



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>

U.F.R. Sciences et Techniques Biologiques
Ecole Doctorale Biologie - Santé - Environnement
Département de Formation Doctorale : Neurosciences



S.C.D. - U.H.P. NANCY 1
BIBLIOTHÈQUE DES SCIENCES
Rue du Jardin Botanique
54500 VILLERS-LES-NANCY

Thèse

présentée pour l'obtention du titre de

Docteur de l'Université Henri Poincaré, Nancy-I
en Neurosciences

soutenue publiquement le 27 Mai 2004

par **Laurent THEVENARD**

**Gestion de la construction de la toile chez une Araignée orbitèle,
Zygiella x-notata : perception et utilisation des informations du milieu**

Président du jury :

M. Stéphane FLAMENT

Professeur, Université Henri Poincaré, Nancy I

Rapporteurs :

M. Alain CANARD

Professeur, Université Rennes I, Rennes I

M. Pierre JOLY

Professeur, Université Claude Bernard, Lyon I

Examineurs :

M. Raymond LEBORGNE

Maître de conférences, Université Henri Poincaré, Nancy I

M. Alain PASQUET

Chargé de recherche, Université Henri Poincaré, Nancy I
(Directeur de thèse)

U.S. DEPARTMENT OF AGRICULTURE
BUREAU OF PLANT INDUSTRY
WASHINGTON, D. C.

A Colette et Robert, mes parents...

2.C.D. - U.S. NAVY
BUDGET OF 2000
BUDGET OF 2000
BUDGET OF 2000

NAVY AND AIR FORCE

Remerciements

Je tiens à remercier ici ceux qui, de près ou de loin, m'ont apporté leur aide et leur soutien lors de la réalisation de ce travail.

Monsieur Alain Pasquet, en tant que Directeur de thèse, et Monsieur Raymond Leborgne, pour m'avoir accueilli dans leur groupe, pour leur patience et les conseils prodigués au cours de ces longues années.

Messieurs Alain Canard et Pierre Joly, ainsi que Monsieur Stéphane Flament, pour avoir accepté d'examiner ce travail et de faire partie du jury.

Monsieur Samuel Venner, pour sa collaboration à certaines études.

Madame Marie-Claude Bel-Venner, pour ses remarques constructives sur la partie publiée de ce travail.

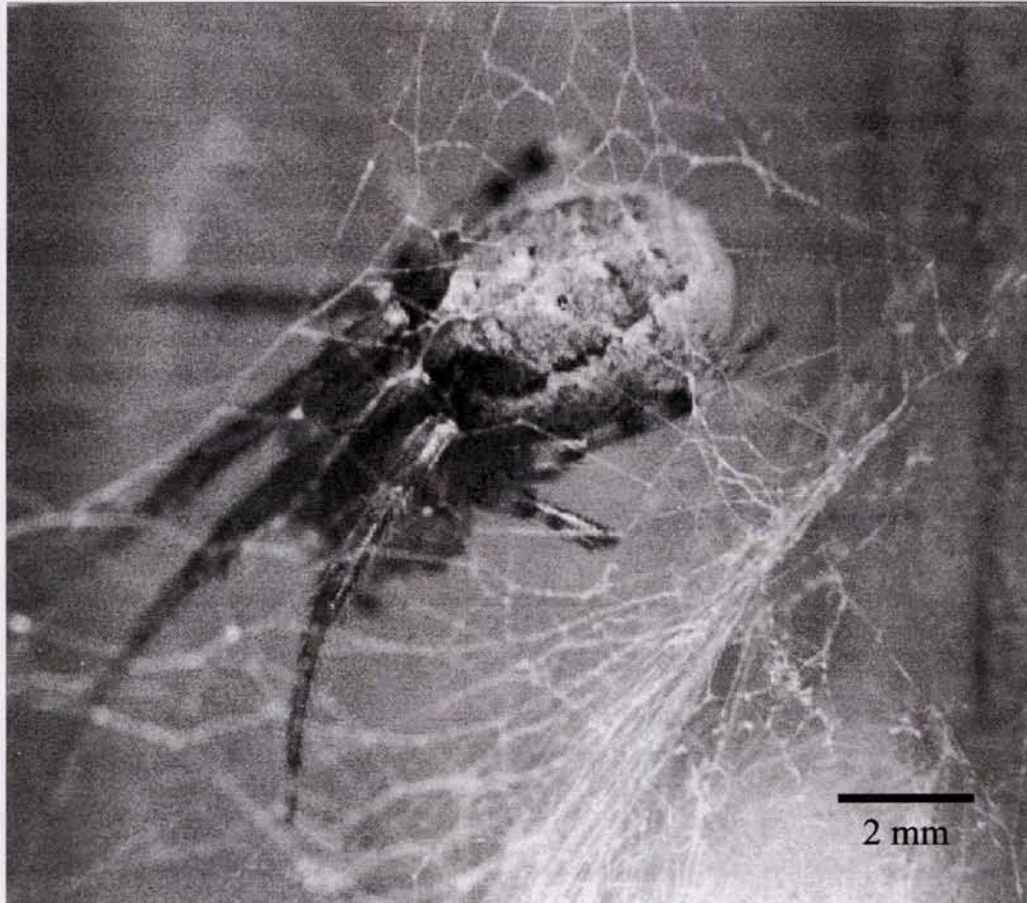
Monsieur Christian Vogel, pour son assistance technique et son empressement à rendre service.

Les membres de l'ex-Laboratoire de Biologie et Physiologie du Comportement. Tout particulièrement, Mesdames Chantal Roland, Monique Déhaut et Andrée Morel, pour les petites attentions de prime abord insignifiantes mais bien souvent réconfortantes.

Mes amis, pour leurs encouragements et leur sollicitude.

Enfin et surtout, ma famille, pour leur patience, leur soutien, et pour tout ce que l'on ne se dit pas...

Et sans oublier ces chères *Zygiella*, pour leur compagnie et pour m'avoir ouvert à d'autres horizons.



Femelle adulte de *Zygiella x-notata*

Sommaire

Introduction.....	11
--------------------------	-----------

Chapitre I.....	21
------------------------	-----------

Matériel et méthodes

I.1. Modèle biologique	23
I.2. Maintenance au laboratoire	25
I.3. Paramètres mesurés	28
I.3.1. Caractéristiques des Araignées étudiées	28
I.3.2. Paramètres liés à la construction de la toile.....	29
I.3.3. Exploitation statistique des données.....	32

Chapitre II.....	33
-------------------------	-----------

Interactions avec les proies et les congénères dans les conditions naturelles

II.1. Protocoles d'étude	37
II.1.1. Etude de la population naturelle "Gymnase"	37
II.1.2. Etude de la population naturelle "Premier cycle"	43
II.2. Structuration des populations naturelles	45
II.3. Positionnement dans le système retraite-toile et activité des Araignées.....	49
II.3.1. Evolution de la position des Araignées au cours de la journée	49
II.3.2. Interactions avec les proies	52
II.3.3. Interactions avec les congénères	63

II.3.4. Construction de la toile géométrique	66
II.3.4.1. Pourcentage de construction de la toile	66
II.3.4.2. Distribution du démontage et de la construction de la toile.....	68
II.3.4.3. Caractéristiques de la toile.....	71
II.4. Relations entre les interactions observées et la construction de la toile	75
II.5. Conclusion	87

Chapitre III 95

Construction de la toile en présence de proies et de congénères

III.1. Influence des proies et des congénères sur la construction de la toile	98
III.1.1. Protocole expérimental	98
III.1.2. Résultats	100
III.1.2.1. Caractéristiques des Araignées étudiées.....	100
III.1.2.2. Pourcentage de construction de la toile	101
III.1.2.3. Distribution de la construction de la toile au cours du temps.....	103
III.1.2.4. Durée de construction de la toile	105
III.1.2.5. Caractéristiques de la toile.....	107
III.1.3. Conclusion	109
III.2. Facteurs de variation pouvant expliquer l'absence d'influence du congénère	112
III.2.1. Influence de la durée de la mise en présence des Araignées	112
III.2.1.1. Protocole expérimental	112
III.2.1.2. Résultats	113
III.2.1.3. Conclusion	115
III.2.2. Influence de l'âge des Araignées sur le comportement de construction	117
III.2.2.1. Protocole expérimental	117
III.2.2.2. Résultats	118
III.2.2.3. Conclusion.....	121

Chapitre IV.....	123
Informations sensorielles prises en compte par l'Araignée lors de la construction de la toile en présence de proies et de congénères	
IV.1. Nature des informations sensorielles prises en compte par l'Araignée	126
IV.1.1. Protocoles expérimentaux.....	126
IV.1.1.1. Généralités.....	127
IV.1.1.2. Influence des informations chimiques volatiles	129
IV.1.1.3. Influence des informations tactochimiques + chimiques volatiles.....	129
IV.1.1.4. Influence des informations vibratoires + chimiques volatiles.....	131
IV.1.2. Résultats.....	131
IV.1.2.1. Comparaison des groupes "contrôle" des trois protocoles expérimentaux .	133
IV.1.2.2. Informations sensorielles liées à la présence de proies	137
IV.1.2.3. Informations sensorielles liées à la présence d'un congénère.....	143
IV.1.2.4. Informations sensorielles liées à la présence simultanée de proies et d'un congénère.....	149
IV.1.3. Conclusion	153
IV.2. Réponse de l'Araignée à différentes intensités d'informations liées à la présence de congénères.....	159
IV.2.1. Protocole expérimental	159
IV.2.2. Résultats.....	160
IV.2.3. Conclusion	165
Discussion générale.....	167
Références bibliographiques.....	179
Annexes	193
Annexe 1 : Venner, Thévenard, Pasquet & Leborgne (2001)	195
Annexe 2 : Thévenard, Leborgne & Pasquet (2004)	205

Introduction

Introduction

La sélection naturelle favoriserait les animaux les mieux adaptés au milieu dans lequel ils vivent. Le comportement constitue pour les animaux un moyen d'interaction avec leur environnement, et peut ainsi donner prise à la sélection. Des différences comportementales, pouvant révéler des différences génétiques, peuvent effectivement conduire à des différences dans la contribution au pool génétique des générations futures. Les mécanismes de la sélection naturelle favoriseraient les individus se comportant au mieux par rapport aux conditions écologiques, que ce soit dans la recherche d'un abri, dans l'exploitation de la nourriture, dans la défense contre les prédateurs ou les parasites, dans la recherche de partenaires sexuels, la copulation ou l'élevage des jeunes. Les animaux devraient au cours de leur vie adopter les stratégies leur permettant de maximiser leurs chances de survie et la transmission de leurs gènes aux générations futures.

Les animaux vivent dans un milieu complexe, soumis à l'influence de facteurs abiotiques - caractéristiques physico-chimiques du milieu - et de facteurs biotiques - proies, partenaires sexuels, compétiteurs conspécifiques et hétérospécifiques pour les ressources du milieu (abris, nourriture, partenaires sexuels...), prédateurs, parasites... Les caractéristiques de ce milieu sont variables dans le temps et dans l'espace, et souvent non-prédictibles pour l'animal : variation des facteurs abiotiques (température, humidité...) et de la disponibilité en nourriture (en qualité et/ou en quantité) entre différentes parcelles ou au cours du temps, variation de la présence des prédateurs et parasites qui s'adaptent eux aussi à la biologie de leurs proies...

Les animaux devraient s'adapter à ce milieu complexe et variable. La plasticité phénotypique est une solution à ce problème d'adaptation. Elle correspond aux changements du phénotype présenté par un individu, un génotype, en réponse aux variations de l'environnement. Autrement dit, c'est la propriété d'un génotype à produire différents phénotypes en réponse à différentes conditions environnementales (Pigliucci 2001) ; notons que le comportement est un trait phénotypique parmi d'autres (morphologie, anatomie, physiologie...). Dans ce milieu variable, les individus faisant preuve de plasticité pourraient être avantagés en terme de survie et de reproduction, et être favorisés par la sélection naturelle. Certains auteurs avancent que la plasticité peut être considérée comme un trait ayant une valeur adaptative, cible directe de la sélection naturelle (Via et al. 1995 ; Pigliucci 2001).

A chaque instant les animaux peuvent s'engager dans une activité, parmi de nombreuses, souvent incompatible avec d'autres : se reposer, se nourrir, parader... Ils peuvent alors avoir le choix entre plusieurs stratégies ; par exemple, un prédateur peut chasser à l'affût

ou traquer ses proies. Cela signifie dans ce cas qu'ils présentent une certaine plasticité comportementale (une forme de plasticité phénotypique), et qu'ils sont capables de moduler leur comportement en réponse à des situations différentes. De nombreux facteurs peuvent influencer sur leur comportement, et agir dans le même sens ou dans des directions opposées générant ainsi un conflit au niveau de l'action à réaliser. La plasticité comportementale des animaux, qui peut leur permettre de répondre à la variabilité environnementale, les place face à une alternative, et les conduit à faire des choix, à prendre des décisions. Afin de maximiser leurs chances de vivre et se reproduire, ils doivent prendre en compte dans leurs processus de prise de décision les variations des différents facteurs environnementaux. Ceci implique qu'ils perçoivent certaines informations les renseignant sur leur environnement. L'adaptation au milieu complexe dans lequel ils vivent nécessite que les animaux soient capables de tenir compte simultanément de plusieurs facteurs, et donc de percevoir et d'intégrer plusieurs types d'informations en même temps.

Les processus de décision peuvent être abordés selon un modèle économique. Le comportement peut être vu comme ayant des coûts et des bénéfices, et les animaux comme étant façonnés par la sélection naturelle pour maximiser le bénéfice net en terme de contribution au pool génétique des générations futures. Dans une situation de choix, les décisions prises par les animaux pourraient résulter de balances entre les coûts et les bénéfices associés à chacune des options, aux différentes activités dans lesquelles ils peuvent s'engager et aux variations des différents facteurs internes et environnementaux. Plusieurs auteurs suggèrent l'existence de tels processus de décision : balances entre la nécessité de remonter respirer à la surface et le comportement de cour chez des Amphibiens (Mc Farland 1977), entre la recherche de nourriture et le kleptoparasitisme chez des Oiseaux (Goss-Custard et al. 1998), entre le risque de prédation et les avantages liés au fourragement, aux relations sociales ou à la reproduction mises en évidence dans divers taxons (Insectes, Arachnides, Crustacés, Mollusques, Poissons, Amphibiens, Reptiles, Oiseaux, Mammifères) (synthèse dans Lima & Dill 1990 ; Rayor & Uetz 1990, 1993 ; Arenz & Leger 2000 ; Rohr & Madison 2001).

Dans les différents groupes biologiques, des études ont montré que les animaux tenaient compte des facteurs du milieu dans leurs décisions : des travaux ont ainsi mis en évidence l'influence du risque de prédation (synthèse dans Lima & Dill 1990), des congénères (e.g. Muller 1998 ; Wiackowski & Starońska 1999 ; Galef & Giraldeau 2001) ou de la disponibilité en nourriture/proies du milieu (e.g. Jacobs 1992 ; Martín et al. 2003) sur les décisions relatives au fourragement, au comportement anti-prédateur, aux relations sociales ou à la reproduction. La plupart des études se sont cependant limitées à une approche

monofactorielle, ne testant la réponse des animaux qu'aux variations d'un seul facteur à la fois. Peu de données mettent clairement en évidence les capacités des animaux à prendre en compte simultanément plusieurs facteurs environnementaux (e.g. Holbrook & Schmitt 1988 ; Hazlett 2000 ; Rohr & Madison 2001) : Rohr & Madison (2001) ont ainsi montré qu'en présence simultanée d'informations sensorielles liées aux prédateurs et aux partenaires sexuels, les mâles *Notophthalmus viridescens* (Caudata, Salamandridae) présentent une réponse intermédiaire entre l'attraction pour l'odeur des femelles et la répulsion vis à vis des informations liées aux prédateurs, ce qui traduit une prise en compte des deux types d'informations par ces mâles. Chez les Araignées, l'étude de Riechert (1985) sur la sélection de l'habitat chez *Agelenopsis aperta* (Araneae, Agelenidae) en fonction de la température et de la présence de proies fait figure d'exception ; elle montre qu'en réponse aux variations de chacun des facteurs testé isolément les Araignées choisissent les sites du milieu fournissant des proies et une certaine température, mais que, contrairement à ce que l'on pouvait attendre, lorsque les deux facteurs sont testés simultanément les Araignées ne sélectionnent pas les sites fournissant à la fois les proies et la température préférentielle mais ceux fournissant soit l'un soit l'autre. L'une des hypothèses avancées pour expliquer ce résultat est que le système nerveux central des Araignées ne serait peut-être pas capable de résoudre ce type de problème nécessitant d'intégrer - i.e. trier, évaluer, comparer, mémoriser - simultanément les influences de multiples facteurs. Les capacités cognitives des Araignées pourraient limiter leurs capacités de gestion à la prise en compte d'un seul facteur à la fois.

D'une manière générale, peu d'auteurs se sont jusqu'à maintenant intéressés aux capacités cognitives des Araignées et peu de données existent (Jackson 1995). L'étude du comportement prédateur de certaines espèces de Salticidae apporte cependant quelques informations sur ces capacités. Ces Araignées errantes repèrent visuellement leurs proies (Forster 1979), et lors de leurs approches elles peuvent réaliser des détours et perdre de vue les proies, mais, néanmoins réussir à les capturer (Tarsitano & Jackson 1992, 1994, 1997 ; Jackson & Stimson Wilcox 1993). Ces détours impliquent que ces Araignées mémorisent la localisation des proies repérées, et, ceci suggère qu'elles seraient capables de "planifier" leur parcours pour atteindre ces proies avant de commencer leur approche (Tarsitano & Jackson 1994).

Afin d'étudier les règles sous-jacentes aux processus de décision, il faut donc un modèle animal présentant un comportement variable en fonction des conditions environnementales. Il faut également que ce comportement influe directement sur la fitness, pour donner prise à la

sélection naturelle. De plus, il doit être facilement quantifiable en terme de coûts et de bénéfices.

Chez les Araignées, la prise alimentaire a un effet positif direct sur la croissance et la production d'une descendance (Palanichamy 1984 ; Fritz & Morse 1985 ; Vollrath 1987a), par conséquent, les décisions relatives au fourragement devraient affecter leur fitness. Chez les Araignées à toile, le comportement prédateur peut se décomposer en quatre étapes successives : le positionnement de l'Araignée dans le milieu, la construction de la toile, la capture des proies interceptées et retenues par la toile, et l'ingestion de ces proies. La construction de la toile est une étape importante du fourragement puisque la toile est pratiquement l'unique moyen pour ces Araignées de se procurer l'énergie nécessaire à leur vie et leur reproduction. La coïncidence temporelle entre la mise en place d'un piège efficace et la présence des proies potentielles dans le milieu, les caractéristiques de la toile construite, et l'efficacité du comportement de capture des Araignées déterminent en partie leur succès de fourragement (Buskirk 1975a ; Chacón & Eberhard 1980 ; Nentwig 1983 ; Craig & Bernard 1990 ; Higgins & Buskirk 1992 ; Ridwan 1993 ; Ap Rhisiart & Vollrath 1994 ; Barghusen et al. 1997 ; Tso 1998). Les décisions relatives à la toile et sa construction devraient donc affecter la fitness des Araignées.

La toile est une structure variable. Même si des études comparatives ont pu implicitement laisser penser que la variation dans le design de la toile résidait essentiellement entre les espèces (Risch 1977 ; Ramousse & Le Guelte 1984), de nombreux travaux ont révélé que les variations entre Araignées d'une même espèce étaient une généralité (synthèse dans Eberhard 1990). Certaines études ont également mis en évidence une variabilité au niveau individuel, entre les constructions successives d'une même Araignée (Higgins 1990 ; Sandoval 1994 ; Schneider & Vollrath 1998 ; Venner et al. 2000).

A chacune des étapes du fourragement, les Araignées doivent tenir compte dans leurs choix de divers facteurs internes et externes : ainsi le choix du site d'installation peut dépendre de la température du milieu (Riechert 1985 ; Henschel et al. 1992), ou de la présence de proies (Riechert 1985) ou de congénères (Pasquet 1984). La construction de la toile (moment et rythme de construction, caractéristiques de la toile...) peut être influencée par l'état interne des Araignées - e.g. croissance, régénération de segments de pattes, alimentation, réserves de soie, production d'œufs, expérience - (Witt & Baum 1960 ; Benforado & Kistler 1973 ; Vollrath 1987b ; Eberhard 1988 ; Higgins 1990 ; Higgins & Buskirk 1992 ; Pasquet et al. 1994 ; Sherman 1994 ; Vollrath & Samu 1997 ; Vollrath et al. 1997 ; Blackledge 1998 ; Heiling &

Herberstein 1998 ; Venner et al. 2000), et les conditions environnementales - e.g. lumière, température, humidité, vent, gravité, supports, présence de proies ou de congénères - (Szlep 1958 ; Le Guelte & Ramousse 1979 ; Hieber 1984 ; Buskirk 1986 ; Eberhard 1987 ; Gillespie 1987 ; Kremer et al. 1987 ; Leborgne & Pasquet 1987a ; Pasquet et al. 1994 ; Sandoval 1994 ; Craig et al. 1996 ; Barghusen et al. 1997 ; Vollrath et al. 1997 ; Jakob et al. 1998 ; Leborgne et al. 1998 ; Schneider & Vollrath 1998). Dans la construction du piège, les Araignées font donc preuve d'une certaine plasticité comportementale qui leur permet d'adapter leur toile à la situation. Elles tiennent compte également de différents facteurs, tels que les caractéristiques des proies piégées par la toile (Pasquet & Leborgne 1990 ; Sébrier et al. 1994) ou des proies précédemment consommées (Sébrier et al. 1994), dans le choix des proies capturées et ingérées.

La construction de la toile présente des bénéfices puisqu'elle permet l'acquisition d'énergie par la capture des proies. A ces bénéfices sont associés des coûts en temps et en énergie : temps nécessaire à la construction de la toile, et énergie nécessaire d'une part à la synthèse des protéines constitutives de la soie et d'autre part à l'activité motrice lors de la mise en place des fils de soie. Les facteurs environnementaux peuvent faire varier les coûts et bénéfices de la construction, par exemple : en fonction de la disponibilité en proies du milieu la prise alimentaire peut être plus ou moins importante, ou en fonction de la température ambiante (dont dépend l'activité enzymatique) les coûts et temps de production et de pose de la soie peuvent être plus ou moins grands. Dans un cadre adaptatif, les Araignées devraient prendre en compte ces coûts et bénéfices, et leur investissement dans la construction devrait refléter cette prise en compte. L'investissement des Araignées à toile dans le fourragement se matérialise directement dans les caractéristiques des toiles construites ; si bien que la mesure de ces caractéristiques peut nous permettre d'étudier l'influence de l'environnement sur le comportement des Araignées, ou encore les capacités des Araignées à répondre aux variations de leur environnement.

Les modifications comportementales en réponse aux variations environnementales indiquent une perception par les Araignées d'informations sur leur environnement. Les Araignées peuvent percevoir des informations sensorielles de nature différente : visuelle, chimique, tactochimique, vibratoire. La nature des informations perçues dépend de l'organisation sensorielle des Araignées. Ainsi, la vue ne semble jouer un rôle important que chez deux familles d'Araignées errantes : Salticidae et Lycosidae (Forster 1979 ; Persons & Uetz 1996, 1998 ; Hebets & Uetz 1999). Chez ces Araignées, en plus de la vision, des

informations de nature chimique et vibratoire peuvent être mises en jeu dans le fourragement, et la communication entre congénères et entre partenaires sexuels (synthèse dans Richman & Jackson 1992 et Uetz & Roberts 2002).

Chez les Araignées tisseuses, la toile est le principal moyen d'interaction avec l'environnement. Sa structure et ses caractéristiques physiques et biochimiques assurent la transmission d'informations aux récepteurs sensoriels de l'Araignée ; la toile constitue une extension de l'espace sensoriel de l'Araignée qui peut émettre et percevoir des informations à partir de cette structure (Witt 1975). La toile peut ainsi être le support d'informations chimiques déposées par l'Araignée, et peut transmettre des signaux vibratoires. Mais, les Araignées tisseuses peuvent aussi interagir avec leur environnement sans utiliser leur toile, par l'émission et/ou la perception d'informations chimiques à distance (volatiles) ou de contact (tactochimiques), et de vibrations se propageant dans l'air. Chez les Araignées à toile, le rôle des informations de nature chimique a essentiellement été abordé dans le cadre de la reproduction et du rapprochement des sexes : les femelles peuvent attirer les mâles et déclencher le comportement de cour de ceux-ci via l'émission de phéromones volatiles ou le dépôt de phéromones au niveau de la soie (fils de cheminement ou toile) (Olive 1982 ; Roland 1984 ; Miyashita & Hayashi 1996) ; cependant peu de ces phéromones ont été identifiées (Schulz & Toft 1993 ; Papke et al. 2001). Des informations de nature chimique, des phéromones en l'occurrence, interviennent aussi dans les relations sociales et notamment dans la tolérance réciproque chez les Araignées sociales (Krafft 1970, 1975). Il y a apparemment peu de données sur l'utilisation d'informations chimiques dans le cadre de la prédation chez les Araignées à toile ; le seul exemple trouvé concerne les Araignées du genre *Mastophora* (Araneae, Araneidae), dont la toile se limite à un fil de soie vertical où bout duquel pend une gouttelette gluante, et qui attirent leurs proies, des phalènes mâles (Lepidoptera, Noctuidae), en produisant une substance volatile qui mime la phéromone sexuelle attractive des femelles des espèces proies (Eberhard 1977 ; Stowe et al. 1987). Par contre, les Araignées tisseuses peuvent détecter leurs proies, s'orienter dans leur direction et les capturer à l'aide des vibrations émises par ces proies lors de leurs déplacements et transmises dans l'air (Riechert 1985) ou lorsqu'elles se débattent dans la toile qui les a piégées (Witt 1975 ; Klärner & Barth 1982) ; ces dernières vibrations peuvent également permettre aux Araignées de discriminer différents types de proies (Suter 1978). Des signaux vibratoires sont également utilisés par les mâles lors de leur approche des femelles et de leur parade sexuelle, transmis par la toile des femelles (Witt 1975). Des informations de nature vibratoire entrent aussi en jeu dans les interactions agonistiques chez les Araignées coloniales (Buskirk 1975b), et dans la tolérance réciproque chez les Araignées sociales (Krafft 1975).

Les Araignées à toile interagissent donc avec leur environnement par le biais de multiples canaux sensoriels (chimique, tactochimique et vibratoire). Ces informations de nature différente peuvent être utilisées individuellement, mais la détection des proies ou des prédateurs et la communication entre congénères pourraient impliquer simultanément différents modes sensoriels, comme des études récentes l'ont montré chez des Araignées errantes du genre *Schizocosa* (Araneae, Lycosidae) (Uetz & Roberts 2002).

Les Araignées à toile sont donc un modèle biologique idéal pour traiter des problèmes de prise en compte d'informations multiples simultanées dans la gestion du comportement. Ces Araignées vivent dans un milieu complexe avec lequel elles interagissent essentiellement via leur toile. Celle-ci est le reflet de leur comportement prédateur, et elle est indispensable à leur survie et leur reproduction. La construction de la toile est un comportement variable, soumis à l'influence de nombreux facteurs, et, qui de plus est aisément quantifiable. Les Araignées devraient être capables de tenir compte des variations des différents facteurs environnementaux afin d'adapter leurs pièges à la situation.

Nous avons choisit d'aborder ce type de problème chez *Zygiella x-notata* (Clerck) (Araneae, Araneidae), une espèce d'Araignée à toile géométrique vivant à proximité de l'homme et de ses habitations, généralement considérée comme solitaire. Différentes études, réalisées sur des populations naturelles de femelles adultes colonisant les fenêtres de bâtiments universitaires, ont cependant mis en évidence l'existence d'une répartition de type agrégatif des Araignées le long des fenêtres (Leborgne & Pasquet 1987a ; Kremer 1989a). Kremer (1989b) a confirmé ces résultats en montrant que la répartition spatiale de type agrégatif des Araignées dans ce type de biotope se retrouvait à chaque stade de développement, de l'émergence du cocon au stade adulte. Il semble que ni les facteurs physiques (supports d'accueil, conditions climatiques) ni la disponibilité en proies du milieu n'expliquent cette répartition des Araignées (Pasquet & Leborgne 1986). Ces auteurs suggèrent que les relations intraspécifiques pourraient être à l'origine de cette répartition ; cette hypothèse étant soutenue par la mise en évidence au laboratoire des effets attractifs de la soie de congénères (Leborgne & Pasquet 1987b). Néanmoins, même si la disponibilité en proies ne peut à elle seule expliquer la répartition agrégative des Araignées, elle peut influencer sur leur positionnement dans le milieu, comme semble le démontrer l'installation préférentielle des Araignées sur les sites les plus riches en proies (Ridwan 1993). Proies et congénères ont donc un effet sur la mise en place des populations naturelles de *Zygiella x-notata*.

Les études antérieures des populations naturelles ont également révélé l'existence de contraintes liées au positionnement agrégatif des Araignées ; ce type de structure de la population entraîne pour certains individus des contraintes exercées par leurs congénères, qui se traduisent par une réduction volontaire de la taille du piège pour une partie de la population (Leborgne & Pasquet 1987a ; Kremer 1989a). Par ailleurs, au laboratoire, Kremer et al. (1987) et Pasquet et al. (1994) ont respectivement montré que la présence d'un congénère ou la présence de proies conduisait à une diminution de la taille des toiles construites. Proies et congénères ont donc un effet sur la construction de la toile chez *Zygiella x-notata*.

Nous cherchons à répondre, chez *Zygiella x-notata*, aux deux questions suivantes : d'une part, est-ce que l'Araignée est capable de prendre en compte simultanément des informations provenant de proies et de congénères, et quelle est sa réponse ? - en nous fixant la construction de la toile comme comportement révélateur de la prise en compte ; d'autre part, quelle est la nature des informations pertinentes pour l'Araignée ?

Ce rapport est divisé en quatre chapitres. Le matériel et les méthodes d'étude utilisés au cours des différents travaux sont présentés dans le premier chapitre ; cependant certaines particularités protocolaires et méthodes d'analyse sont précisées dans les chapitres concernés. Le second chapitre expose les observations faites sur des populations naturelles de *Zygiella x-notata* qui ont permis de déterminer la nature des interactions ayant lieu entre Araignées, et entre Araignées et proies, ainsi que leurs conséquences sur le comportement de construction. Dans le chapitre III, nous avons testé la réponse des Araignées à la présence à la fois de proies et congénères lors de la construction de la toile. Le chapitre IV regroupe une série d'expériences réalisées pour déterminer la nature des informations sensorielles prises en compte par les Araignées dans le cadre de la construction de la toile en présence des deux facteurs proies et congénères.

Chapitre I

Matériel et méthodes

I.1. Modèle biologique

Zygiella x-notata est une Araignée à toile géométrique de la famille des Araneidae, dont la zone de répartition est quasi mondiale (Levi 1974). Elle se rencontre communément à proximité des habitations humaines : typiquement sur le pourtour des fenêtres, mais aussi sur la végétation des jardins, des haies...

La durée de vie de *Zygiella x-notata* est de 8 à 10 mois (Juberthie 1954). Les jeunes Araignées émergent des cocons au printemps, se regroupent sur un édifice soyeux commun, avant de se disperser et de mener une vie solitaire. Elles atteignent le stade adulte au cours de l'été, mâles et femelles sont alors identifiables. Les femelles pondent en Septembre-Octobre, déposant généralement leurs œufs dans plusieurs cocons (2 ou 3 le plus souvent) ; cocons à l'abri desquels les larves passent l'hiver. Les mâles disparaissent peu après s'être reproduit, alors que certaines femelles peuvent survivre jusqu'à l'été suivant.

La taille des femelles adultes varie selon les auteurs de 6 à 8 mm (Gertsch 1964 ; Levi 1974 ; Hubert 1979 ; Kremer 1989a). Le poids moyen et la longueur totale céphalothorax-abdomen moyenne obtenus à partir des mesures des femelles adultes prélevées sur le terrain dans le cadre de nos travaux sont présentés dans le Tableau 1 ; ces deux caractéristiques physiques des Araignées présentent une forte corrélation entre elles.

Tableau 1 : Moyenne (et Erreur Standard), et corrélation entre le poids et la longueur totale de femelles adultes de *Zygiella x-notata* issues de populations naturelles

	Poids (mg)		Longueur (mm)	
<i>N</i>	1399		428	
$\bar{X}$	51,0		6,81	
SE	0,7		0,06	
	<i>N</i>	<i>R</i> ²	<i>Z</i>	<i>P</i>
Test Z	428	0,92	39,44	<0.0001

Les mesures ont été prises au moment de la récolte des Araignées sur le terrain.

Figure 1 : Photographie d'une toile géométrique de *Zygiella x-notata*



Légende : Re=Retraite, Mo=Moyeu, Sl=Secteur libre, Fa=Fil avertisseur, Fc=Fil de cadre, Ra=Rayon, Sc=Spirale de capture, Zv=Zone vide.

Zygiella x-notata est une Araignée active pendant la période nocturne : le jour elle se trouve le plus souvent dans sa retraite conique ouverte à ses deux extrémités et construite sur le support, tandis que la nuit elle se tient fréquemment au centre de sa toile ou moyeu. Cette toile est d'ordinaire reconstruite quotidiennement en fin de période nocturne (Ramousse & Le Guelte 1984). Au stade adulte, les mâles ne construisent plus de toile mais peuvent utiliser la toile des femelles pour capturer des proies et s'en nourrir (observations personnelles sur le terrain).

La toile de *Zygiella x-notata* est une toile géométrique de forme elliptique caractérisée, en général, par la présence d'un secteur libre dépourvu de spire, où passe un fil avertisseur reliant la retraite au moyeu de la toile (Fig. 1). Le moyeu constitué de soie sèche est séparé de la spirale de capture gluante par une zone vide sans spire. Nous pouvons distinguer quatre grandes étapes dans la construction de la toile : elle débute par la mise en place du cadre ancré au support et des rayons qui stabilisent l'ensemble de la structure, puis l'Araignée construit une spirale provisoire de soie sèche de l'intérieur vers l'extérieur, spirale qui est remplacée de suite par la spirale de capture gluante construite de manière centripète, la construction s'achevant par le remodelage du moyeu qui pourrait correspondre à un réajustement des tensions dans la toile. Une description précise de la construction de la toile chez *Zygiella x-notata* a été faite par Le Guelte (1967).

La présence caractéristique d'un secteur libre et d'un fil avertisseur aide à la détermination de cette espèce dans la nature. Cependant certaines femelles adultes peuvent construire des toiles sans secteur libre, notamment lorsque la retraite n'est pas dans le plan de la toile (observations personnelles).

I.2. Maintenance au laboratoire

Les Araignées étudiées au laboratoire sont des femelles adultes issues de populations naturelles de l'Est de la France. Après leur capture ces Araignées sont placées individuellement dans des boîtes en plastique (10,0×7,0×2,5 cm) munies sur le couvercle d'une ouverture couverte d'une fine gaze assurant une aération constante (Fig. 2). Les Araignées ne peuvent pas construire de toile géométrique dans ces boîtes, mais déposent un tapis de soie qui leur permet de capturer les proies qui leur sont distribuées. L'alimentation des Araignées a évolué au cours des années suite à la mise en place d'un élevage de mouches, *Calliphora vomitaria* (Diptera, Calliphoridae), au sein du laboratoire. Ainsi, les Araignées

Figure 2 : Schéma d'une boîte d'élevage

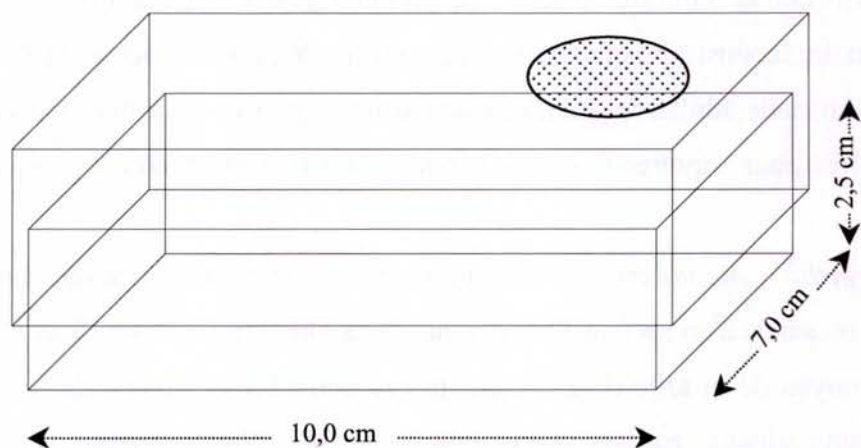
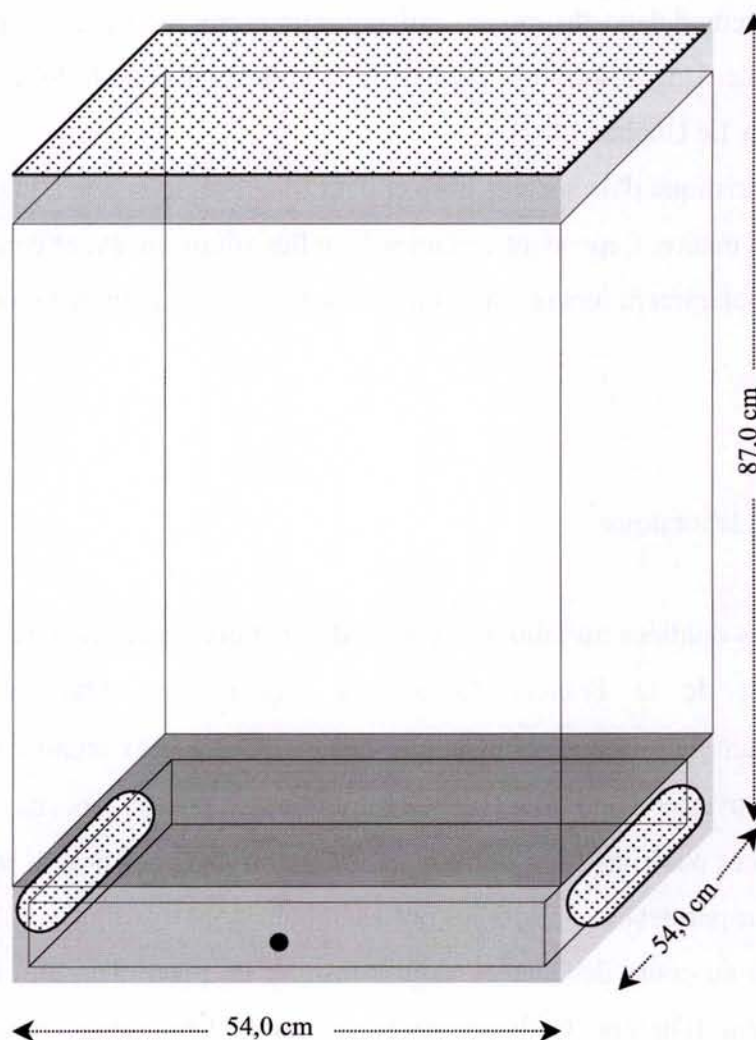


Figure 3 : Schéma d'une enceinte d'élevage



utilisées pour les expériences décrites au Chapitre III reçoivent chacune deux larves de grillon, *Gryllus bimaculatus* (Orthoptera, Gryllidae), dont la taille équivaut à la moitié de la taille des Araignées, ceci deux fois par semaine ; alors que les Araignées utilisées pour les expériences suivantes sont nourries d'une mouche, *Calliphora vomitaria*, par semaine. Un apport en eau est assuré par trois pulvérisations par semaine à travers la gaze du couvercle de la boîte.

La descendance des femelles récoltées sur le terrain est également utilisée, ce qui permet de poursuivre les études expérimentales après la disparition des femelles adultes dans la nature. Les cocons pondus par les femelles conservées dans les boîtes d'élevage sont collectés et placés dans des enceintes en verre (54,0×54,0×87,0 cm) pouvant accueillir plusieurs cocons (Fig. 3). Chaque enceinte est constituée de quatre vitres dont deux sont amovibles afin de permettre les différentes interventions inhérentes à l'élevage, leur base repose sur un cadre en bois munis d'un tiroir permettant le nettoyage et l'introduction de la nourriture, tandis que la partie supérieure des enceintes est coiffée d'un petit cadre de bois amovible couvert d'une fine gaze. L'aération à l'intérieur des enceintes est assurée par la circulation de l'air via les ouvertures recouvertes de gaze de la base et de la coiffe.

Les cocons sont déposés sur les branchages disposés dans chaque enceinte. Après leur émergence, les jeunes Araignées construisent des toiles utilisant montants et branchages comme supports, et peuvent ainsi capturer les drosophiles (Diptera, Drosophilidae) régulièrement introduites dans l'enceinte. De l'eau est régulièrement vaporisée pour maintenir l'humidité ambiante. Une fois le stade adulte atteint, les Araignées sont retirées des enceintes et placées individuellement dans des boîtes d'élevage dans les conditions décrites précédemment.

L'ensemble des boîtes et des enceintes d'élevage est placé dans une salle où règnent des conditions abiotiques constantes : température de 22-24 °C, cycle d'éclairage de 12 heures par jour inversé par rapport à la lumière naturelle avec des périodes diurne et nocturne commençant respectivement à 20h00 et 8h00.

I.3. Paramètres mesurés

I.3.1. Caractéristiques des Araignées étudiées

Au laboratoire, afin d'éviter que des facteurs autres que ceux que nous testons n'influent sur le comportement de construction des Araignées, nous sélectionnons dans l'élevage les Araignées selon certains critères.

Ainsi les Araignées qui ont pondu dans les deux semaines précédant l'expérience ne sont pas sélectionnées ; la production des œufs entraînant des variations importantes des caractéristiques des toiles construites durant les périodes précédant et suivant la ponte (Higgins 1990 ; Sherman 1994).

Nous instaurons un critère d'homogénéisation des Araignées au niveau alimentaire ; des différences de l'état alimentaire entre Araignées pouvant entraîner des différences du comportement de construction (Benforado & Kistler 1973 ; Higgins & Buskirk 1992 ; Pasquet et al. 1994 ; Sherman 1994 ; Vollrath & Samu 1997 ; Blackledge 1998). Rappelons que l'alimentation des Araignées est modifiée au cours des années suite à la mise en place d'un élevage de mouches (cf. I.2.). Une semaine avant l'expérience, les Araignées préparées pour les expériences du Chapitre III reçoivent trois larves de grillon (*Gryllus bimaculatus*) en une seule fois, et les Araignées préparées pour les expériences suivantes reçoivent une mouche (*Calliphora vomitaria*). Pour les expériences ne sont retenues que les Araignées ayant consommé soit au moins deux des larves de grillon, soit la mouche.

Pour les mêmes raisons d'influence éventuelle d'événements étrangers à notre protocole entraînant des modifications de l'état interne des Araignées, toute Araignée qui pond au cours de l'expérience ou qui capture et consomme les proies et/ou congénères pouvant être mis en sa présence lors de l'expérience est exclue de l'analyse des données.

Lors des différentes expériences, le poids des Araignées est déterminé par pesée à 0,1 mg près (Balance Sartorius Basic BA110S). La longueur totale céphalothorax-abdomen des Araignées est mesurée à l'aide d'un pied à coulisse électronique à 0,05 mm près.

Les caractéristiques physiques des Araignées, notamment le poids et la taille, étant connues pour influencer la taille et la structure des toiles géométriques (Witt & Baum 1960 ; Eberhard 1988 ; Higgins & Buskirk 1992), les Araignées sont réparties selon leur poids et leur longueur de façon homogène dans les différents groupes expérimentaux.

Dans le cadre de certaines expériences menées au laboratoire, deux Araignées sont introduites et maintenues dans un même cadre clos pendant quelques jours. Un marquage sur la zone postéro-dorsale de l'abdomen des Araignées, à l'aide de peinture à maquette de couleur différente (Revell, Allemagne), permet la reconnaissance individuelle des Araignées. Toujours dans un souci d'homogénéité, pour ces expériences toutes les Araignées testées sont marquées qu'elles appartiennent à un groupe expérimental où deux congénères sont introduits dans un même cadre ou à un groupe (tel que le groupe contrôle) où une seule Araignée est introduite dans un cadre.

Pour l'étude de populations naturelles de *Zygiella x-notata*, le marquage des Araignées est plus délicat à réaliser. Cette technique nécessite effectivement de pousser délicatement l'Araignée hors de sa retraite, du moins suffisamment pour pouvoir atteindre et marquer l'abdomen d'une fine touche de peinture. Ce dérangement entraîne le départ de quelques Araignées qui quittent leur retraite et se réinstallent sur un autre site du milieu, peu de temps après le marquage ou au cours de la nuit suivante. Ceci nous impose donc d'attendre quelques jours après le marquage avant de commencer les observations, le temps que les Araignées dérangées se stabilisent dans le milieu.

I.3.2. Paramètres liés à la construction de la toile

Au laboratoire, les conditions de température et de luminosité régnant lors de l'expérimentation sont identiques aux conditions d'élevage. L'inversion du cycle lumière/obscurité par rapport aux conditions naturelles facilite l'observation des Araignées actives pendant la période nocturne. Le dispositif expérimental de base est constitué d'un cadre en bois (50,0×10,0×50,0 cm) fermé par deux vitres (Fig. 4). Les Araignées sont introduites dans les cadres lors de la transition nuit-jour (t_0), individuellement ou en présence de proies et/ou de congénères selon les groupes expérimentaux. Les cadres sont répartis au hasard dans la pièce d'expérimentation afin d'éviter tout effet lié à l'hétérogénéité de la pièce. Les expériences se déroulent généralement sur 72 heures (sauf précisions ultérieures), et débutent à t_0 . Les observations commencent dès cet instant et sont effectuées toutes les demi-heures pendant les premières 24 heures, et en continu quand une Araignée est en cours de construction. Ensuite deux observations sont faites à 48h et 72h.

Figure 4 : Schéma d'un cadre expérimental

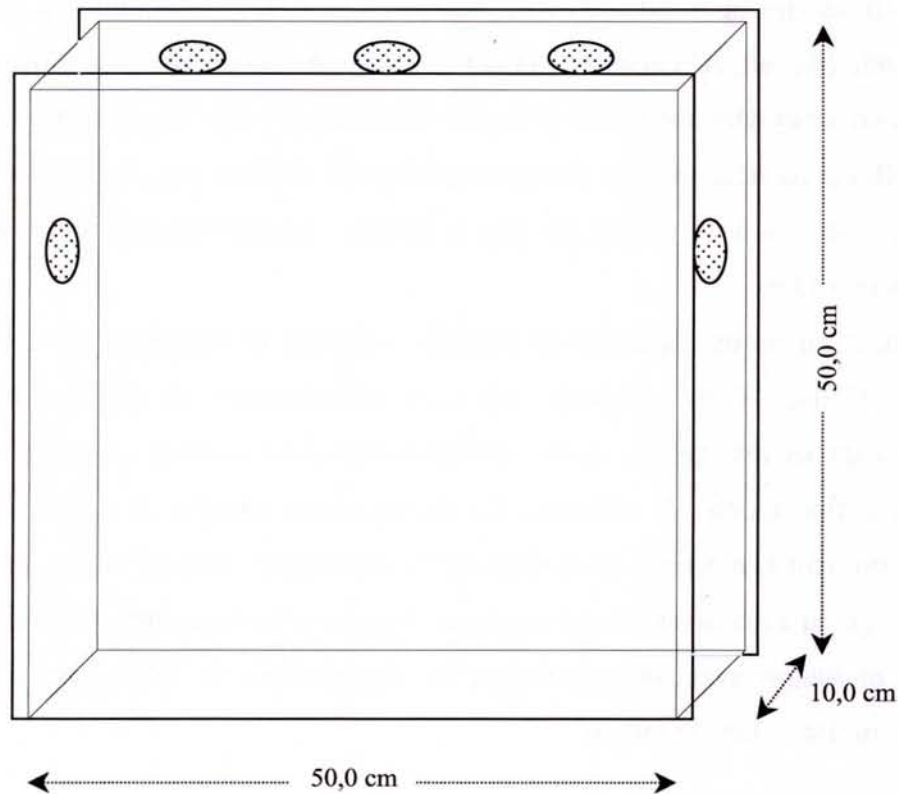


Tableau 2 : Corrélations entre différents paramètres des toiles de *Zygiella x-notata*

	Maille	Distance entre spire externe et spire interne ($R_{o,lo}-R_{i,lo}$)	Nombre de tours de spires (N_{lo})	Nombre de rayons
Diamètre	0,07 *	0,64 **	0,37 **	0,48 **
Nombre de rayons	0,00	0,30 **	0,32 **	
Nombre de tours de spires (N_{lo})	0,09 *	0,51 **		
Distance entre spire externe et spire interne ($R_{o,lo}-R_{i,lo}$)	0,15 **			

Les mesures ont été prises sur des toiles construites au laboratoire par des Araignées placées individuellement dans des cadres expérimentaux. Carré du coefficient de corrélation (R^2) et probabilité statistique (Test Z) : $N=66$, * $P<0.05$, ** $P<0.005$.

Au cours de ces observations, nous nous intéressons uniquement à la première toile construite par chaque Araignée ; certaines Araignées construisant plusieurs toiles successives au cours de l'expérience. Le nombre d'Araignées construisant une toile est relevé, ainsi que deux paramètres temporels de la construction de la toile : le moment de la construction définit comme le temps écoulé entre t_0 et la mise en place des premiers rayons, ainsi que la durée de la construction correspondant à l'intervalle de temps entre la mise en place des premiers rayons et le remodelage du moyeu marquant la fin de la construction de la toile géométrique. Différents paramètres sont mesurés sur les toiles construites : le diamètre entre les deux spires caprices les plus éloignées de la toile géométrique, et le nombre de rayons. Nous relevons également l'ensemble des mesures nécessaires à l'estimation de la longueur de fil de soie investi par l'Araignée dans la spirale de capture à l'aide de la formule mathématique (CTL_{vh}) mise au point par Venner et al. (2001) (Annexe 1), à savoir : le diamètre entre les spires les plus internes (D_i), le diamètre entre les spires les plus externes (D_o), et le nombre de tours de spire (N) sur les axes horizontal et vertical (h,v), ainsi que la base (B) et la hauteur (H) du secteur libre (Fig. 1 et Tab. 1 de l'Annexe 1).

A partir de certaines des mesures nécessaires à la formule précédemment citée, nous estimons la taille moyenne de la maille de la toile. La maille d'une toile géométrique est délimitée par deux rayons et deux spires caprices. Nous estimons sa taille par le calcul de la distance moyenne entre deux tours successifs de la spirale de capture. Chez *Zygiella x-notata*, la partie de la toile géométrique située sous le moyeu est généralement plus grande que la partie supérieure (Le Guelte 1966), et doit vraisemblablement être la portion de la toile la plus impliquée dans la capture, puisqu'elle devrait intercepter plus de proies (Eberhard 1990). Nous choisissons donc d'estimer la taille de la maille sur le plus grand secteur (portion de la toile comprise entre deux rayons) de la partie inférieure de la toile. La formule utilisée est la suivante (cf. Fig. 1 et Tab. 1 de l'Annexe 1 pour les légendes) : $(R_{o,lo} - R_{i,lo}) / N_{lo}$

Tout comme Leborgne & Pasquet (1987a) l'ont mis en évidence sur des populations naturelles, il existe des corrélations entre différents paramètres des toiles construites au laboratoire par les femelles adultes de *Zygiella x-notata* (Tab. 2). Par conséquent, les paramètres retenus pour les comparaisons des différents groupes expérimentaux sont le diamètre et la taille de la maille respectivement considérés comme de bons indicateurs de la taille et de la structure de la toile, ainsi que la longueur du fil de capture qui reflète l'investissement de l'Araignée dans le fourragement.

Lors de l'étude de populations naturelles, les mêmes paramètres liés à la construction sont relevés, à l'exception du fait que le moment de construction de la toile ne correspond plus

à une latence par rapport à un moment de référence (en l'occurrence la mise en cadre des Araignées testées) mais au moment réel de la journée (heure solaire) où l'Araignée débute la construction de la toile.

I.3.3. Exploitation statistique des données

Pour les différentes expériences réalisées, différents groupes expérimentaux ont été constitués. Les comparaisons statistiques entre ces groupes des divers paramètres analysés sont réalisées à l'aide de tests paramétriques lorsque nos données remplissent leurs conditions d'application ou à l'aide de tests non paramétriques le cas échéant (Sokal & Rohlf 1995) :

- comparaison de distribution des groupes : Test du χ^2 , Test exact de Fisher ou Test de Mc Nemar
- comparaison de groupes indépendants : ANOVA ou MANOVA (Analyse de la variance à un ou multiples facteurs), Test t de Student, Test PLSD de Fisher, Test de Kruskal-Wallis ou Test U de Mann-Whitney
- comparaison de groupes appariés : Test de rang de Wilcoxon
- corrélation et régression : Test Z et Régression simple

Les protocoles et méthodes d'analyse statistique plus particuliers sont développés ultérieurement dans les chapitres correspondants.

Chapitre II

Interactions avec les proies et les congénères dans les conditions naturelles

Chez les Araignées à toile, celle-ci est le moyen de capture des proies ; elle fournit ainsi l'énergie pour la survie et la reproduction. C'est aussi le lieu de rencontre des partenaires sexuels ; les mâles adultes partent à la recherche des femelles, par la suite, parade et copulation se déroulent généralement au niveau de la toile. La vie et la reproduction des Araignées dépendent directement de leur toile. Elle doit intercepter suffisamment de proies pour que l'Araignée puisse subvenir à ses besoins. Dans cette optique, l'Araignée devrait adapter son comportement de construction aux conditions environnementales, ce qui implique qu'elle devrait prendre en compte les informations qu'elle perçoit de son environnement.

Dans le milieu naturel, les Araignées vivent en présence de proies potentielles, de partenaires sexuels, de compétiteurs conspécifiques et hétérospécifiques pour les ressources (nourriture, site d'accueil...), de prédateurs et de parasites. Les relations entre l'Araignée et son environnement se font très souvent par l'intermédiaire de sa toile. Elle constitue effectivement une extension de l'espace sensoriel de l'Araignée : sa structure, et ses caractéristiques physiques et biochimiques assurent la transmission d'informations aux récepteurs sensoriels de l'Araignée (Witt 1975). Les Araignées devraient donc tenir compte des événements se produisant au niveau de leur toile, des informations qu'elles perçoivent via la toile de leur environnement, et moduler leur comportement afin de l'ajuster aux conditions environnementales.

Nous recherchons dans un premier temps s'il existe des relations entre les événements vécus par l'Araignée avec une toile et la construction de la toile suivante. De telles relations pourraient indiquer que l'Araignée a perçu des informations sur son environnement via sa toile, et en a tenu compte pour mettre en place le piège suivant. Nous abordons ce problème par l'étude de populations naturelles de *Zygiella x-notata*. Puisque nous avons mis en évidence que les Araignées de cette espèce peuvent vivre en agrégation et entrent en compétition pour les ressources du milieu (Leborgne & Pasquet 1987a), nous nous intéressons aux interactions existant au cours de la journée entre les congénères, et entre les Araignées et leurs proies potentielles, ainsi qu'aux conséquences éventuelles de ces interactions sur le comportement de construction des Araignées.

Figure 5 : Photographie du site d'étude du "Gymnase"



T1, T2, T3 : Travées de vitres.

R : Point de référence (x_0 , y_0) pour la position spatiale des retraites des Araignées.

Flèches grisées : Montants des vitres, supports d'installation pour les Araignées.

II.1. Protocoles d'étude

Deux populations naturelles de *Zygiella x-notata* ont été étudiées. Les Araignées de ces populations sont alignées le long des vitres d'un gymnase pour la première population, et d'un bâtiment universitaire pour la seconde. La première étude vise à récolter des informations générales sur la construction de la toile, et sur les interactions de l'Araignée avec ses proies et ses congénères dans les conditions naturelles. Le but de la seconde étude est d'essayer de quantifier plus précisément ces interactions et leurs influences mutuelles sur le comportement de construction de l'Araignée.

Une cartographie des deux sites d'étude a été effectuée afin de pouvoir évaluer les densités respectives d'Araignées et de proies ; des études antérieures ayant montré que la construction de la toile pouvait dépendre de ces densités (Leborgne & Pasquet 1987a ; Ridwan 1993).

II.1.1. Etude de la population naturelle "Gymnase"

L'étude a été réalisée sur une population colonisant les baies vitrées d'un gymnase. Trois travées de vitres se succèdent le long du bâtiment, d'une longueur d'environ 65 m, séparées les unes des autres par des pans de mur (Fig. 5). Les montants verticaux et horizontaux, en bois, des vitres constituent les supports potentiels où les Araignées peuvent construire leur retraite, et sont, de même que les vitres, les sites d'attachement des toiles. Les deux travées latérales (T1 et T3) présentent les mêmes structures d'accueil ; il en est de même pour les deux vitres latérales de chacune de ces travées. La longueur totale des structures d'accueil disponibles le long du bâtiment est de 89,9 m.

Cette étude a eu lieu en Septembre-Octobre 1999, et coïncide en partie (Septembre) avec la période de reproduction de l'espèce. La population est donc essentiellement constituée de femelles adultes et de mâles.

Avant le début des observations, une cartographie de l'ensemble de l'habitat a été réalisée afin de repérer les sites occupés par les Araignées le long des vitres. L'occupation d'un site par une Araignée est matérialisée par la présence d'une retraite renfermant une Araignée. La position spatiale de chaque retraite, dans le plan de la vitre, est relevée (± 1 cm) par des coordonnées x et y correspondant respectivement à la longueur et la hauteur par rapport à un

Tableau 3 : Position de l'Araignée par rapport au système retraite-toile

Position de l'Araignée	
Re	Retraite
Re	L'Araignée est entièrement à l'intérieur de la retraite
Re _{1/2p}	L'Araignée est à l'intérieur de la retraite, une patte, dont seuls les articles terminaux sont visibles, posée sur la fil avertisseur
Re _p	L'Araignée est à l'intérieur de la retraite, une patte étendue entièrement visible posée sur le fil avertisseur
Re _c	L'Araignée toujours en contact avec le fil avertisseur est positionnée plus en avant dans la retraite, son céphalothorax étant visible
Re _a	L'Araignée se situe à l'entrée de la retraite et son abdomen est visible
Fa	Fil avertisseur : l'Araignée est totalement sortie de la retraite et se tient sur le fil la reliant au moyeu
Mo	Moyeu : l'Araignée est positionnée sur la zone de soie sèche centrale
Sc	Spirale de capture : l'Araignée se situe sur l'aire occupée par la spirale gluante
Cd	Cadre : l'Araignée est sur les fils de cadre de la toile
Su	Support : l'Araignée est sur le support où elle a ancré sa toile, reliée à celle-ci par le fil de cheminement

La position plus précise de l'Araignée au sein de sa retraite n'a été relevée que pour les observations diurnes des cinquième et sixième journées ; pour les premières journées nous nous sommes contentés de noter qu'elle était dans sa retraite.

point de référence (x_0 , y_0) situé en haut à gauche de la première vitre de la première travée (Fig. 5). Les Araignées repérées sont marquées comme décrit en I.3.1., avec un code couleur différent de leurs proches voisines. La cartographie et le marquage sont réactualisés hebdomadairement pour prendre en compte les changements de sites et les arrivées de nouvelles Araignées dans la zone d'étude.

Six journées d'observation ont été effectuées : 8, 10, 15 et 21 Septembre, 8 et 27 Octobre. Au début de chaque journée, les sites occupés par les femelles adultes sont relevés, de même que la présence ou non sur ces sites d'une toile, ainsi que les caractéristiques de cette toile (cf. I.3.2. pour un rappel des mesures prises sur les toiles). Parmi les toiles présentes, nous distinguons les nouvelles toiles construites au cours de la nuit écoulée des anciennes toiles datant de plus d'une journée ; toute toile ne présentant aucun dommage (ni spires caprices accolées ou détruites, ni rayons rompus) est considérée comme étant une nouvelle toile. Les observations des femelles adultes possédant une toile commencent alors.

Des observations diurnes sont effectuées de 8h00 à 19h00-20h00 (tombée de la nuit) : deux observateurs font des passages réguliers devant chaque site, l'un effectuant des séries d'observation (scans) d'une minute devant chaque site (il lui faut environ une heure pour tous les visiter, environ 60 sites suivis à chaque journée), le second fait des passages plus rapides lui permettant deux passages par heure devant chaque site. Des observations nocturnes sont également effectuées de 0h00 à 8h00-8h30 (fin de la période de construction) pour les quatre premières journées, et de 5h00 à 8h00 pour la cinquième journée (pas de données nocturnes pour la sixième journée) : un observateur réalise des scans d'une minute devant chaque site, soit un passage par heure, à l'aide d'une lampe de poche munie d'un filtre rouge.

Au cours de ces périodes d'observation diurnes et nocturnes, nous relevons, à chaque passage devant un site occupé, la position de l'Araignée par rapport au système retraite-toile (Tab. 3) et son activité générale (Tab. 4). Nous notons également pour toute interaction entre Araignée et proies, le moment et la nature de l'interaction, la taille de la proie impliquée, la section de la toile où se situe l'interaction, ainsi que la réponse immédiate de l'Araignée à cette interaction. De même pour toute interaction entre Araignées, nous relevons le moment et la nature de l'interaction, le statut résident (propriétaire de la toile, de la retraite) ou intrus des Araignées impliquées, et la réponse immédiate de chacune d'elles. La température et le taux d'humidité régnant sur la zone d'étude sont relevés toutes les heures au point de référence (x_0 , y_0).

A l'issue de la période d'observation nocturne, un état des lieux de la population est réalisé. Nous relevons les sites occupés par les femelles adultes et la présence ou non sur ces sites d'une toile, nouvelle ou ancienne. Nous mesurons aussi les caractéristiques des nouvelles toiles.

Tableau 4 : Activité générale de l'Araignée

Activité de l'Araignée	
Im	Immobilité : aucune activité observée
Dp	Déplacement de l'Araignée
Dét	Détection d'une proie : sortie de la retraite et généralement déplacement jusqu'au moyeu, tiraillement des fils de soie (fil avertisseur ou rayons), orientation en direction de la proie
Ca	Capture d'une proie : maîtrise et morsure de la proie qui est généralement ramenée à la retraite, mais parfois laissée sur la toile
Ig	Ingestion d'une proie : consommation de la proie en général au niveau de la retraite
D°	Destruction de la toile existante
C°	Construction d'une nouvelle toile

La cartographie des sites occupés par les Araignées permet de calculer les distances inter-retraites (une distance inter-retraites étant la distance séparant les retraites respectives de deux Araignées), et sur cette base de déterminer pour chaque Araignée son plus proche voisin, ceci pour chacune des journées d'observation. Ces distances au plus proche voisin sont utilisées par différents auteurs pour rendre compte du mode de distribution des individus d'une population dans un biotope donné (Campbell & Clarke 1971 ; Schoener & Toft 1983 ; Pasquet 1984 ; Leborgne & Pasquet 1987a). Afin de déterminer le type de répartition (régulier, au hasard ou agrégatif) des Araignées de la population naturelle étudiée, nous utilisons la méthode du "goodness of fit test" (Campbell & Clarke 1971). Cette méthode consiste à comparer la distribution observée des distances au plus proche voisin des Araignées de la population étudiée à une distribution théorique obtenue pour une population de même

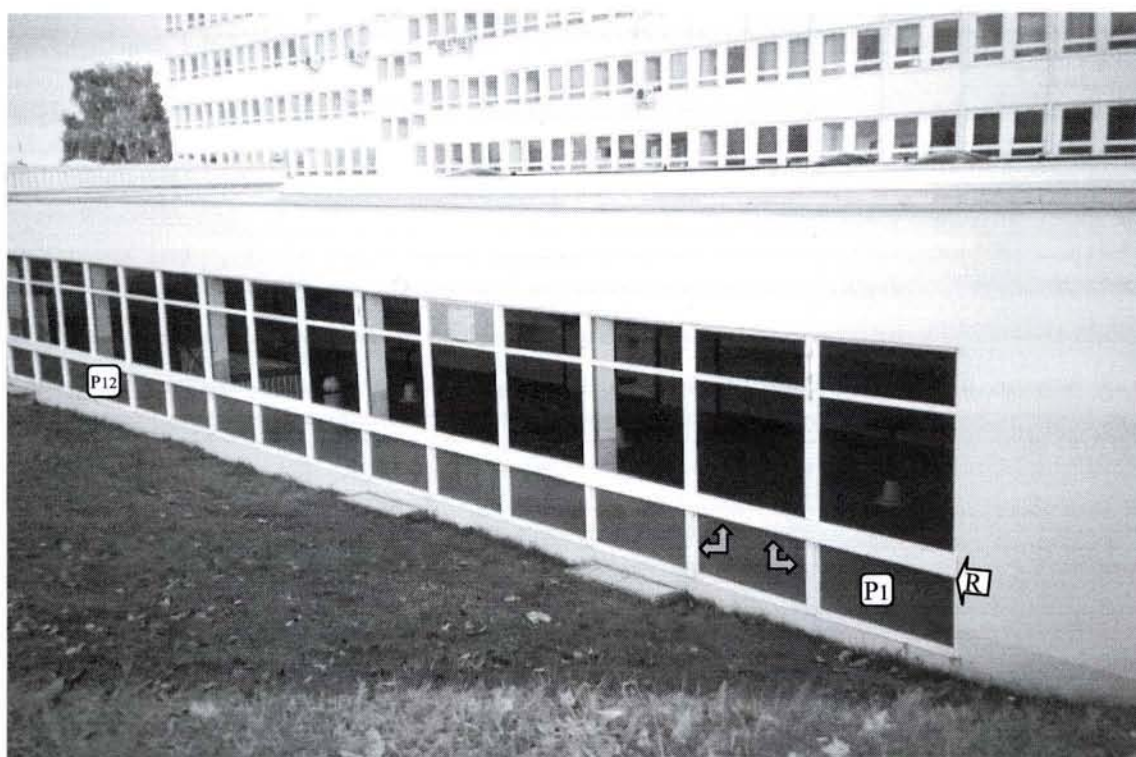
densité dont les Araignées sont réparties au hasard (Crisp 1961) par un test du χ^2 (Campbell & Clarke 1971). Pour cela, nous considérons que les Araignées sont distribuées de façon linéaire le long des vitres. Notons que la méthode présentée ci-dessus nécessite de déterminer la densité de la population étudiée. Pour ce calcul, bien que les montants ne soient pas forcément tous occupés le jour des observations, ils l'ont tous été sur l'ensemble de la saison comme le prouve les anciennes retraites toujours présentes ; ils constituent donc tous des supports potentiels qui doivent être pris en compte pour calculer la densité d'Araignées de la population.

La densité d'Araignées ne semble pas constante tout au long des supports. A partir de la densité moyenne calculée sur l'ensemble des supports du bâtiment, nous pouvons déterminer des zones de forte densité d'Araignées correspondant aux vitres dont la densité est supérieure à la densité moyenne, et des zones de faible densité correspondant aux vitres dont la densité est inférieure à la densité moyenne.

Sur le même principe nous définissons des zones (vitres) de plus grande et des zones de plus petite disponibilité en proies, en comparant la disponibilité de chaque vitre à la disponibilité moyenne déterminée sur l'ensemble des supports du bâtiment. La disponibilité en proies est évaluée à partir du nombre d'interactions entre Araignées et proies relevées au cours de nos observations.

Des données récoltées, nous avons retiré des informations générales sur la répartition des Araignées dans le milieu, sur la capture des proies et le comportement de construction de la toile, ainsi que des précisions sur la nature des interactions entre les Araignées et leurs proies. Mais, très peu de données sur les interactions entre congénères ont été récoltées : seulement six interactions observées se limitant à des contacts via la soie, n'autorisant pas une analyse correcte. Deux raisons principales à cette lacune. Premièrement, la difficulté de repérage et d'observation des Araignées au moyen d'un mince faisceau de lumière rouge tamisée dans un lieu plongé dans l'obscurité totale ; deuxièmement, la méthode retenue d'effectuer des passages rapides devant chaque site, résultant du grand nombre d'Araignées à suivre et par ailleurs efficace pour obtenir un grand nombre d'informations sur la capture des proies, mais vraisemblablement peu adaptée à l'observation d'interactions entre congénères pouvant être très furtives.

Figure 6 : Photographie du site d'étude du "Premier cycle"



P1... P12 : Panneaux de la zone d'étude du site.

R : Point de référence (x_0 , y_0) pour la position spatiale des retraites des Araignées.

Flèches grisées : Montants des panneaux, supports d'installation pour les Araignées.

II.1.2. Etude de la population naturelle "Premier cycle"

L'étude a été réalisée sur une population occupant le pourtour de panneaux situés sous les fenêtres d'une aile d'un bâtiment universitaire. Sur toute la longueur de l'aile, soit environ 54 m, se succèdent une trentaine de panneaux offrant les mêmes structures d'accueil, et séparés les uns des autres par des poteaux. Cependant la zone d'étude est restreinte aux douze premiers panneaux à compter de l'extrémité de l'aile ; les Araignées étant absentes de la quasi-totalité des autres panneaux, et le douzième marquant la limite d'un "no spider's land". Les montants verticaux et horizontaux, métalliques, des panneaux constituent les supports potentiels où les Araignées peuvent construire leur retraite et fixer leur toile (Fig. 6). Le fond des panneaux est constitué d'une plaque de métal argenté. La longueur totale des supports potentiels de la zone d'étude est de 40,2 m.

Cette étude a eu lieu en Septembre-Octobre 2000. La population est alors constituée essentiellement de femelles adultes.

Comme pour l'étude précédente (cf. II.1.1.), une cartographie de l'habitat a été réalisée afin de repérer les sites occupés par les Araignées, et permettre de déterminer les distances au plus proche voisin et d'analyser la répartition des Araignées le long des supports. Le point de référence (x_0, y_0) étant situé en haut à droite du premier panneau (Fig. 6).

Trois journées d'observation ont été effectuées : 12 et 27 Septembre, 17 Octobre. Au début de chaque journée, les sites occupés par les femelles adultes sont repérés. A partir de là, six panneaux présentant des densités en Araignées apparemment différentes sont retenus pour les observations. La présence ou non de nouvelles ou d'anciennes toiles est relevée pour les sites occupés des panneaux retenus, ainsi que les caractéristiques des toiles présentes.

Les dimensions des panneaux sont telles qu'elles permettent à l'observateur de se positionner de façon à avoir l'ensemble des structures d'accueil et donc des Araignées d'un panneau dans son champ de vision, tout en étant à une distance permettant les observations (1,5 m), sans interférer avec les flux de proies potentielles. Des observations diurnes (de 12h00 à 19h00) et nocturnes (de 23h00 à 8h00) sont effectuées sous forme de périodes de dix minutes passées successivement devant chacun des six panneaux retenus, soit en une heure une période d'observation de dix minutes pour chaque panneau. Pendant la nuit, des passages sont aussi effectués régulièrement devant chaque site occupé, afin de relever les paramètres temporels

Tableau 5 : Distributions observées et théoriques des distances au plus proche voisin déterminées pour chaque journée d'observation des deux populations étudiées

Gymnase													
		1° jour		2° jour		3° jour		4° jour		5° jour		6° jour	
		<i>N</i>	59	<i>N</i>	64	<i>N</i>	66	<i>N</i>	67	<i>N</i>	67	<i>N</i>	63
		ρ	0,7	ρ	0,7	ρ	0,7	ρ	0,7	ρ	0,7	ρ	0,7
Classes (cm)		Obs	Th	Obs	Th	Obs	Th	Obs	Th	Obs	Th	Obs	Th
	0-18	8	6,6	10	7,7	10	8,2	12	8,4	6	8,4	12	7,5
	18-36	12	5,8	15	6,8	20	7,1	18	7,4	22	7,4	15	6,6
	36-54	11	5,2	11	6,0	7	6,3	11	6,4	12	6,4	16	5,8
	54-72	10	4,6	12	5,2	11	5,5	10	5,6	9	5,6	8	5,1
	>72	18	36,8	16	38,3	18	38,9	16	39,2	18	39,2	12	38,0
<i>df</i>		4		4		4		4		4		4	
χ^2		29,20		36,66		40,25		37,27		48,12		50,88	
<i>P</i>		<0.001		<0.001		<0.001		<0.001		<0.001		<0.001	

Premier cycle							
		1° jour		2° jour		3° jour	
		<i>N</i>	92	<i>N</i>	81	<i>N</i>	80
		ρ	2,3	ρ	2,0	ρ	2,0
Classes (cm)		Obs	Th	Obs	Th	Obs	Th
	0-7	7	13,6	9	10,7	10	10,4
	7-14	45	11,6	37	9,2	24	9,0
	14-21	22	9,9	17	8,0	25	7,9
	21-28	5	8,4	7	7,0	12	6,8
	28-35	5	7,2	1	6,1	1	6,0
	35-42	0	6,1	4	5,3	1	5,2
	>42	8	35,2	6	34,7	7	34,7
<i>df</i>		6		6		6	
χ^2		143,38		121,76		95,44	
<i>P</i>		<0.001		<0.001		<0.001	

La comparaison des distributions observées (Obs) des distances au plus proche voisin aux distributions théoriques (Th) obtenues pour des populations de mêmes densités (ρ) dont les individus sont répartis au hasard est réalisée par la méthode du "goodness of fit test".

liés à la construction de la toile (début et durée de construction). Les observations nocturnes sont facilitées par la présence, à une quinzaine de mètres du bâtiment, de deux lampadaires qui assurent un éclairage diffus tout au long de la nuit permettant les observations générales sur la position des Araignées ; une lampe de poche munie d'un filtre rouge étant utilisée pour les observations plus précises des interactions entre congénères ou de l'état de la toile et de l'avancement de sa reconstruction.

Tous les paramètres mesurés au cours de ces observations et à l'issue de la période nocturne ont été décrits pour l'étude de terrain précédente (cf. II.1.1.).

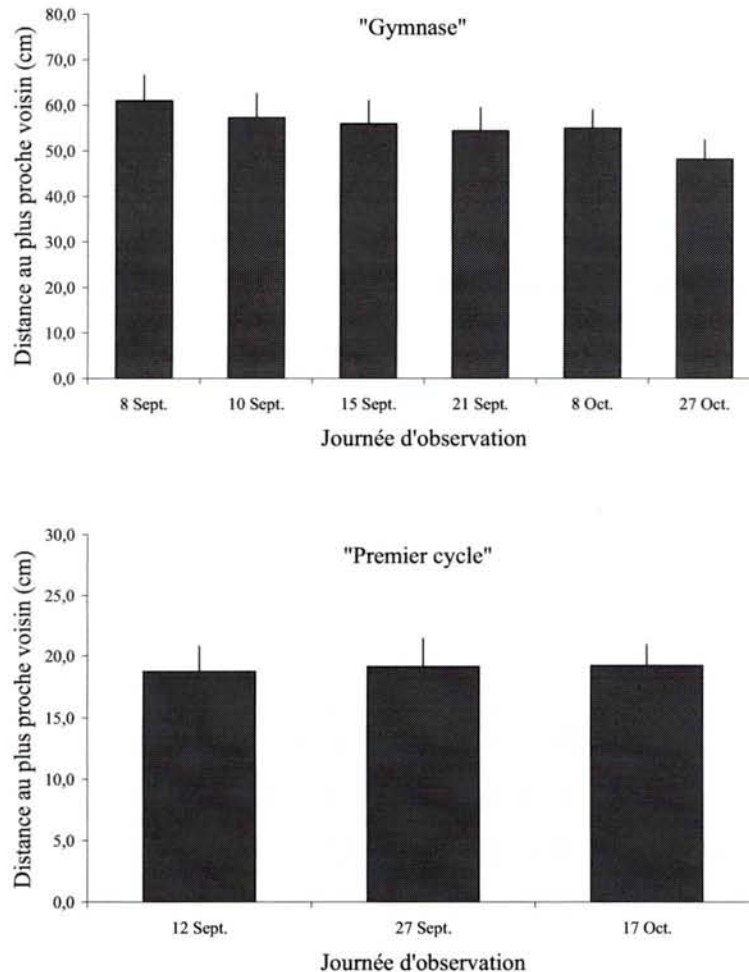
II.2. Structuration des populations naturelles

La méthode du "goodness of fit test" permet la comparaison par un Test du χ^2 de la distribution observée des distances au plus proche voisin de la population étudiée à une distribution théorique obtenue pour une population de même densité dont les individus sont répartis au hasard. Comme pour tout Test du χ^2 , la fréquence théorique de chaque classe de distance doit être supérieure ou égale à cinq. La taille de classe retenue pour notre analyse est donc la plus petite distance au plus proche voisin permettant la formation du plus grand nombre de classes dont la fréquence théorique est supérieure ou égale à cinq.

Pour chaque journée d'observation de chacun des biotopes, la distribution observée des distances au plus proche voisin diffère significativement de la distribution théorique (Tab. 5). Les fréquences observées significativement supérieures (Tests du χ^2 : $P < 0.05$) aux fréquences théoriques pour les distances au plus proche voisin de 18 à 54-72 cm pour le "Gymnase" et de 7 à 21 cm pour le "Premier cycle", et inversement significativement inférieures (Tests du χ^2 : $P < 0.05$) aux fréquences théoriques pour les distances respectivement > 72 cm et > 28 cm, montrent que les Araignées des deux populations naturelles étudiées ne sont pas réparties au hasard le long des supports mais présentent une répartition de type agrégatif. Néanmoins, pour la population du "Premier cycle", le fait que la fréquence observée pour des distances au plus proche voisin de 0 à 7 cm soit plus petite que la fréquence théorique semble indiquer, au moins pour cette population, le maintien d'une distance minimale entre les Araignées.

Cette structure de population semble se maintenir au cours du temps, puisque l'on retrouve la répartition agrégative à chaque journée d'observation ; de plus la distance moyenne au plus proche voisin ne diffère pas entre les différentes journées (ANOVA, "Gymnase" : $F_{5,380}=0,69$; "Premier cycle" : $F_{2,250}=0,02$ NS) (Fig. 7).

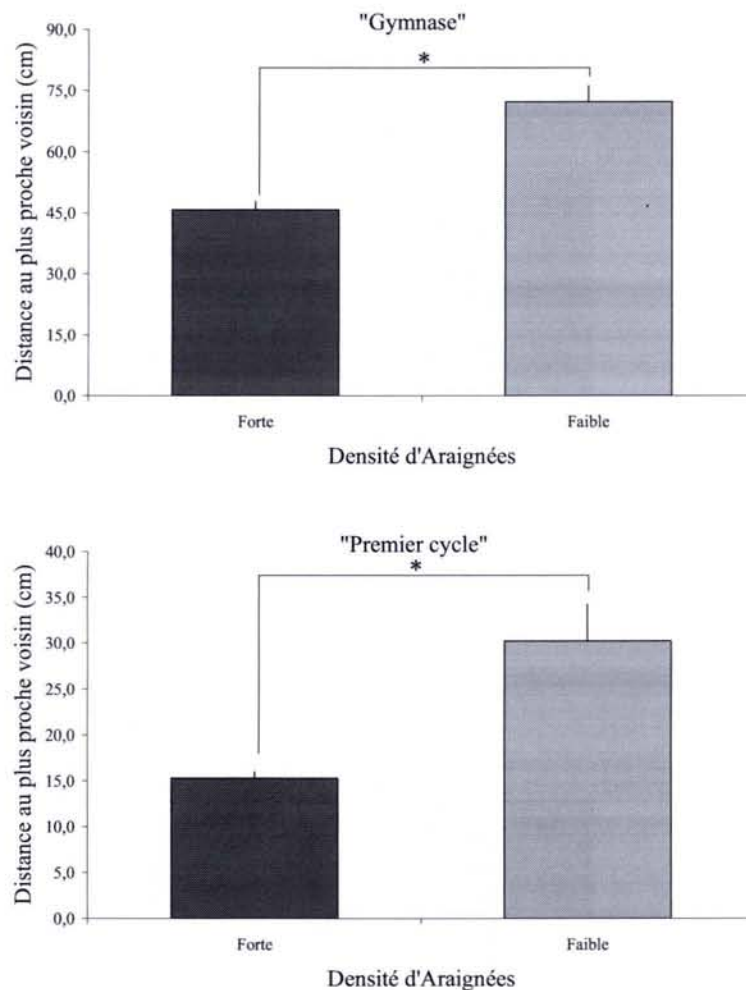
Figure 7 : Moyenne (et Erreur Standard) de la distance au plus proche voisin lors des différentes journées d'observation des deux populations étudiées



Il n'y a pas de différence significative entre les journées d'observation.

La comparaison en fonction de la densité d'Araignées des distances au plus proche voisin montre qu'elles sont significativement plus petites dans les zones de forte densité que dans les zones de faible densité d'Araignées (Test de Mann-Whitney, "Gymnase" : $N_1=249$ $N_2=137$ $U=6,06$ $P<0.0001$; "Premier cycle" : $N_1=190$ $N_2=63$ $U=3,60$ $P=0.0003$) (Fig. 8).

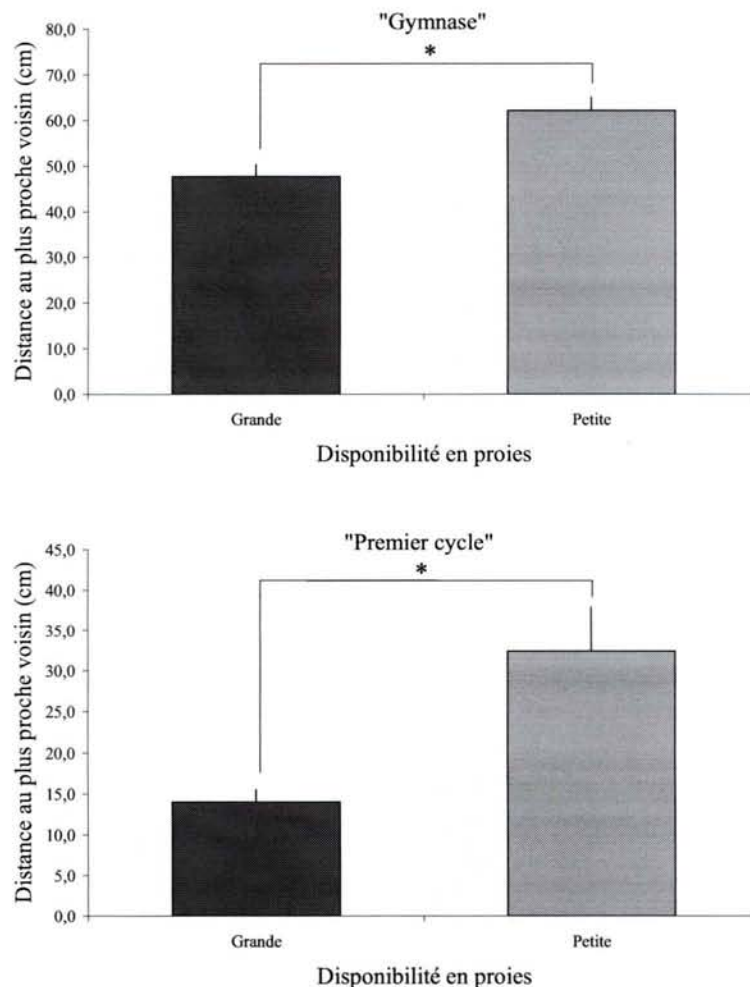
Figure 8 : Moyenne (et Erreur Standard) de la distance au plus proche voisin sur les zones de densité d'Araignées différente des deux populations étudiées



* indique une différence significative en fonction de la densité d'Araignées.

La comparaison en fonction de la disponibilité en proies montre que les distances au plus proche voisin sont significativement plus petites dans les zones de plus grande disponibilité en proies que dans les zones de plus petite disponibilité en proies (Test de Mann-Whitney, "Gymnase" : $N_1=200$ $N_2=186$ $U=4,05$ $P<0.0001$; "Premier cycle" : $N_1=72$ $N_2=41$ $U=4,48$ $P<0.0001$) (Fig. 9).

Figure 9 : Moyenne (et Erreur Standard) de la distance au plus proche voisin sur les zones de disponibilité en proies différente des deux populations étudiées



* indique une différence significative en fonction de la disponibilité en proies.

A noter que, pour les deux populations, l'analyse de la distribution des vitres ou panneaux en fonction à la fois de la densité d'Araignées et de la disponibilité en proies ne montre pas de combinaison particulière entre les zones de forte/faible densité d'Araignées et les zones de plus grande/plus petite disponibilité en proies (Tests du χ^2 : NS).

II.3. Positionnement dans le système retraite-toile et activité des Araignées

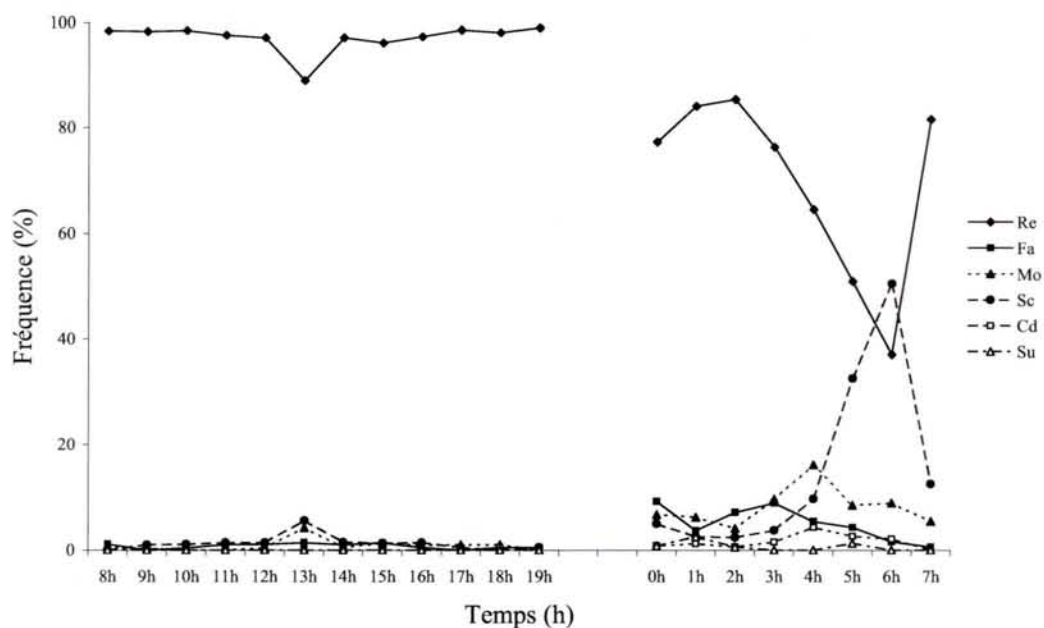
II.3.1. Evolution de la position des Araignées au cours de la journée

La position des Araignées dans le système retraite-toile et au sein de la retraite varie au cours de la journée (Etude de la population du "Gymnase" : Fig. 10 et 11). La comparaison d'heure en heure de la répartition des Araignées sur les différentes positions de la retraite et de la toile permet d'analyser l'évolution de la position des Araignées au cours du temps. Pendant la période diurne, les Araignées passent la majeure partie de leur temps dans leur retraite : à chaque relevé horaire (excepté entre 13h-14h), plus de 96 % des Araignées suivies sont à l'intérieur de leur retraite (Fig. 10). La seule variation significative de la position des Araignées est observée entre 13h-14h, où 11,2 % des Araignées sont hors de leur retraite : sur le fil avertisseur (1,4 %), au niveau du moyeu (4,2 %) et de la spirale de capture (5,6 %).

Au sein de la retraite, la plupart des Araignées (>70 %) sont en contact avec le fil avertisseur reliant la retraite au moyeu. Cependant la position de l'Araignée dans la retraite évolue également au cours de la période diurne ; la position précise de l'Araignée au sein de la retraite n'a été relevée que lors des cinquième et sixième journées d'observation (Fig. 11). Nous notons une diminution constante de la proportion d'Araignées entièrement à l'intérieur de la retraite (Re), et une augmentation de la proportion d'Araignées dont une patte est posée sur le fil avertisseur (Re_p) notamment de 11h-12h à 13h-14h et en fin de période diurne. Le pourcentage d'Araignées dont le céphalothorax ou l'abdomen est visible (Re_c , Re_a) augmente progressivement à partir de 13h. La position des Araignées au niveau de la retraite évolue au cours de la période diurne, il semble qu'elles s'avancent progressivement vers la sortie de la retraite.

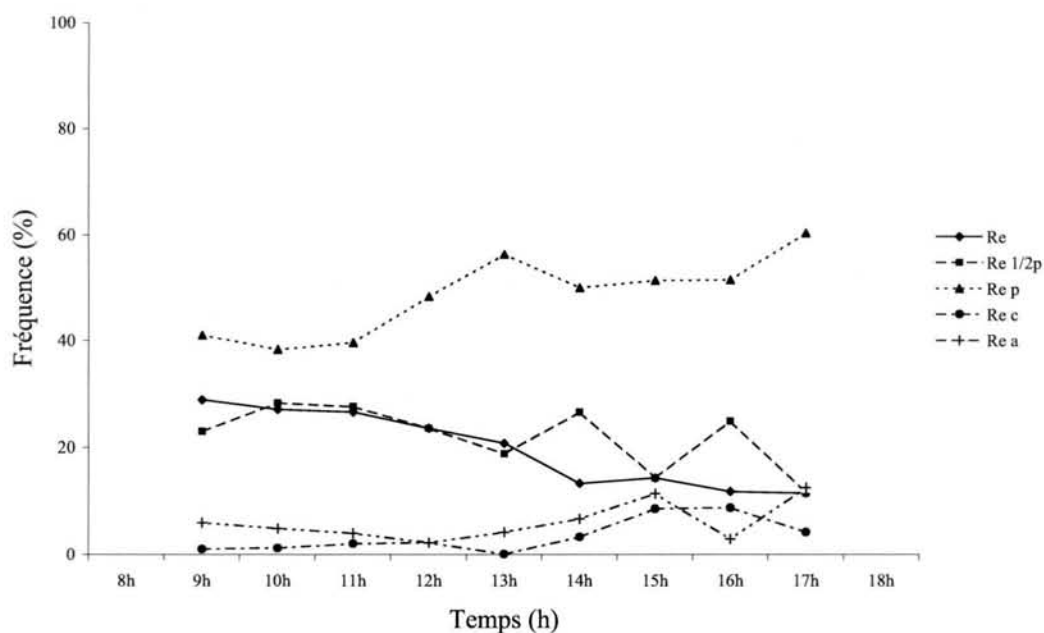
Au cours de la transition entre nos observations diurnes et nocturnes, la position des Araignées a évolué (Fig. 10) : à 20h, 99,0 % des Araignées de la population sont dans leur retraite, tandis qu'à 0h, 22,5 % de ces Araignées ont quitté leur retraite et se situent sur leur fil avertisseur (9,2 %), leur moyeu (6,7 %) ou leur spirale de capture (5,0 %) ; quelques Araignées sont également à la périphérie de leur toile sur leur cadre (0,8 %) ou sur le support (0,8 %). Cette répartition varie peu de 0h-1h à 3h-4h, avec une fluctuation de la proportion d'Araignées occupant la retraite de 76,3 % à 85,3 %. A partir de 3h-4h, la répartition des Araignées sur les différentes positions varie de façon remarquable à chaque relevé horaire : nous notons ainsi une augmentation du nombre d'Araignées présentes au niveau du moyeu de

Figure 10 : Position des Araignées au cours de la journée dans le système retraite-toile



Les données sont issues des observations de la population du "Gymnase".
Pour les légendes, se référer aux définitions du Tableau 3.

Figure 11 : Position des Araignées au cours de la journée au sein de la retraite

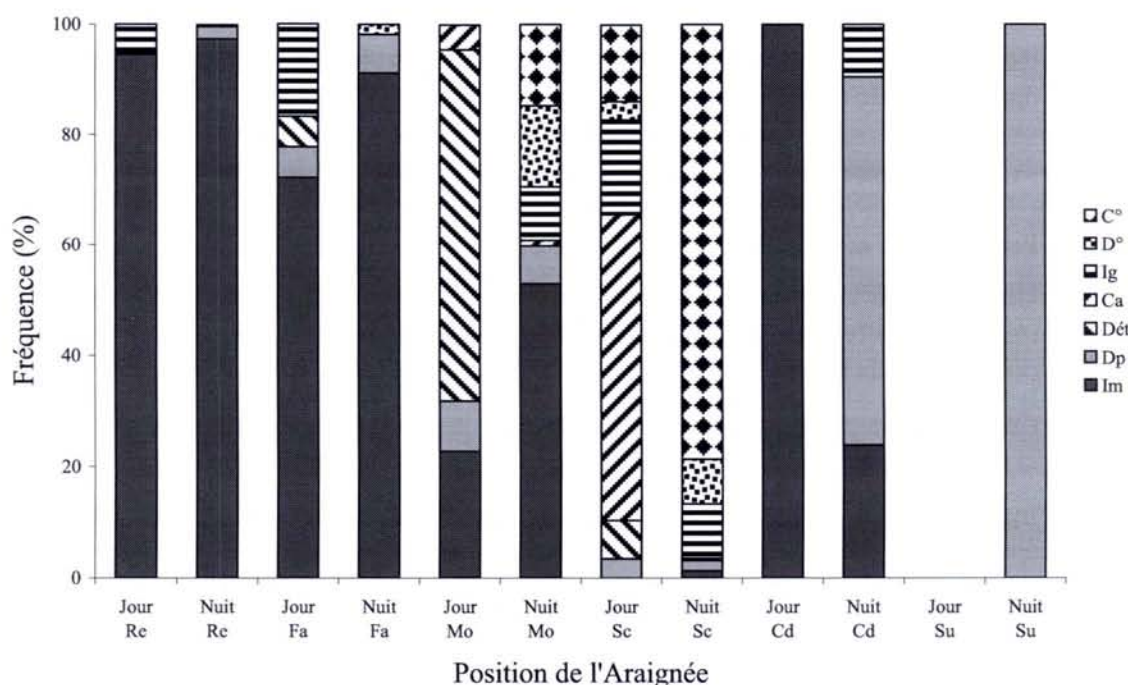


Les données sont issues des cinquième et sixième journées d'observation de la population du "Gymnase". Pour les légendes, se référer aux définitions du Tableau 3.

2h-3h à 4h-5h (de 4,1 % à 16,1 %), puis au niveau de la spirale de capture de 3h-4h (3,7 %) jusqu'à 6h-7h où la moitié des Araignées suivies (50,5 %) se trouve sur leur spirale. Parmi ces Araignées se trouvant sur leur spirale, 95,4 % sont engagées dans la construction d'une nouvelle toile alors que 4,6 % conservent leur ancienne toile. Après 7h, les Araignées retournent à leur retraite.

Si nous nous intéressons à l'activité des Araignées sur chacune des positions du système retraite-toile au cours de la journée, nous pouvons mettre en évidence l'existence d'une part d'une relation étroite entre certaines activités et certaines positions, et d'autre part d'une variation de l'activité liée à certaines positions entre les périodes diurnes et nocturnes (Fig. 12). Si l'on essaie de relier l'activité de l'Araignée à l'évolution de sa position au cours de la journée, il ressort qu'au cours de la période diurne l'Araignée reste essentiellement immobile à l'intérieur de sa retraite, sortant au niveau du moyeu et de la spirale de capture pour détecter et capturer les proies piégées par la toile. En début de période nocturne, l'Araignée est généralement immobile dans sa retraite, ou au niveau du fil avertisseur ou du moyeu, avant de s'engager dans la reconstruction de sa toile. A la fin de la construction elle regagne sa retraite généralement après quelques minutes.

Figure 12 : Relation entre la position de l'Araignée au cours de la journée (jour et nuit) et son activité



Les données sont issues des observations de la population du "Gymnase".
Pour les légendes, se référer aux définitions des Tableaux 3 et 4.

II.3.2. Interactions avec les proies

Le passage d'Insectes à proximité de l'Araignée et de sa toile pourrait être perçu par celle-ci et ainsi constituer une forme d'interaction à distance entre Araignées et proies potentielles. Les impacts et rétentions de proies dans la toile sont des interactions indirectes où la toile est l'interface d'interaction. La réponse immédiate de l'Araignée à ces contacts, qu'il s'agisse de la détection, la capture ou l'ingestion de la proie, fait elle-même partie intégrante de l'interaction puisqu'elle peut être source d'informations complémentaires sur les proies potentielles. Nous avons donc pris en compte ces différents événements lors de nos observations (cf. Tab. 6 pour les définitions).

Tableau 6 : Interactions entre l'Araignée et les proies potentielles

Contact entre l'Araignée et les proies potentielles	
P	Passage de la proie dans un rayon de 50 cm de l'Araignée et de sa toile sans aucun contact avec celles-ci
I	Impact : contact de la proie avec la toile sans rétention
R	Rétention : contact de la proie avec la toile à la suite duquel la proie reste piégée dans la spirale de capture et essaie de se dégager
Réponse de l'Araignée au contact avec les proies potentielles	
Im	Immobilité : aucune réponse observée
Dét	Détection de la proie : sortie de la retraite et généralement déplacement jusqu'au moyeu, tiraillement des fils de soie (fil avertisseur ou rayons), orientation en direction de la proie
Ca	Capture de la proie : maîtrise et morsure de la proie qui est généralement ramenée à la retraite, mais parfois laissée sur la toile
Ig	Ingestion de la proie : consommation de la proie en général au niveau de la retraite

L'étude des deux populations du "Gymnase" et du "Premier cycle" a mis en évidence que les Araignées ne répondent pas systématiquement suite à un contact avec les proies. Ainsi seul un des passages d'Insectes à proximité de la toile ("Gymnase" : $N=209$; "Premier cycle" : $N=703$) a conduit à une tentative de détection de la part de l'Araignée observée, tous les autres n'ont pas entraîné de réponse. Moins de la moitié des impacts provoquent une tentative de détection par l'Araignée ("Gymnase" : 45,4 %, $N=22$; "Premier cycle" : 26,9 %, $N=26$) ; une seule Araignée du "Premier cycle", située au niveau du moyeu, a réussi à capturer un Insecte ayant frappé la toile juste à côté de sa position. Suite à la rétention d'un Insecte dans la toile, la réponse prédatrice de l'Araignée vis à vis de cette proie est généralement détection-capture-ingestion ; mais là encore cette réponse n'est pas systématique puisque seulement 37,4 % et 36,4 % des rétentions observées dans les deux populations ("Gymnase" : $N=492$; "Premier cycle" : $N=195$) déclenchent une réponse à court terme de l'Araignée. Cependant lorsqu'elle existe, la séquence prédatrice est généralement complète et s'achève par l'ingestion de la proie capturée ("Gymnase" : 96,1 %, $N=182$; "Premier cycle" : 88,4 %, $N=69$), même si l'ingestion peut ne pas être immédiatement consécutive à la capture notamment dans le cas de plusieurs captures successives. Pour la population du "Gymnase" et la population du "Premier cycle", dans respectivement cinq et six cas la séquence prédatrice s'est limitée à une tentative de détection, et dans deux cas l'Araignée a laissé la proie capturée dans la toile et ne l'a pas ingéré. Deux rejets de proies ont également été observés pour chaque population.

Les valeurs moyennes par Araignée des contacts avec les proies - passages, impacts et rétentions de proies - et des captures totales de proies (proies ingérées de suite ou non) sont présentées dans le Tableau 7. Dans la population du "Gymnase", le plus petit nombre de passages et d'impacts observés par rapport aux rétentions résulte sans doute de la méthode d'observation par passage rapide devant chaque toile. Les valeurs obtenues lors du suivi par périodes d'observation continue de la population du "Premier cycle" montrent que le nombre de passages à proximité de la toile et d'impacts dans la toile doivent en réalité être plus importants (Tab. 7). Pour la population du "Premier cycle", les valeurs de rétentions et de captures totales présentées correspondent aux données relevées lors des périodes d'observation continue uniquement (Tab. 7) ; si l'on prend en compte les rétentions et captures constatées en dehors des périodes d'observation, les valeurs moyennes par Araignée (Rétentions : $N=113$ $\bar{X} \pm SE = 1,72 \pm 0,25$; Captures totales : $N=113$ $\bar{X} \pm SE = 0,57 \pm 0,07$) sont alors assez proches des données de la population du "Gymnase". Les données relevées pour les deux populations montrent que le nombre d'impacts d'Insectes et le nombre de rétentions

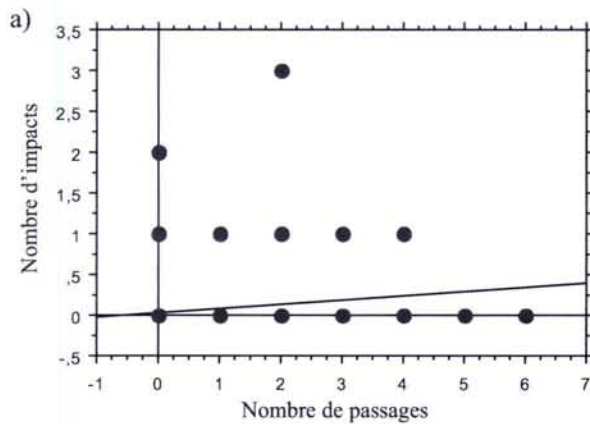
dans la toile sont tous deux positivement reliés au nombre de passages à proximité de la toile (Fig. 13a,b et 14a,b). Le nombre de proies capturées par l'Araignée est positivement relié au nombre de proies retenues par la toile (Fig. 13c et 14c). Nos résultats montrent que plus il y a de proies qui circulent dans le milieu, plus il y en a d'intercepté par les toiles, et plus les Araignées en capturent.

Tableau 7 : Moyenne (et Erreur Standard) par Araignée du nombre de contacts avec les proies et des captures totales (suivies ou non d'une ingestion) de proies observés dans les deux populations étudiées

Gymnase		
	<i>N</i>	$\bar{X} \pm SE$
Passages	298	0,71±0,06
Impacts	294	0,07±0,02
Rétentions	294	1,67±0,11
Captures totales	249	0,71±0,05
Premier cycle		
	<i>N</i>	$\bar{X} \pm SE$
Passages	113	6,22±0,44
Impacts	113	0,23±0,05
Rétentions	113	0,50±0,08
Captures totales	107	0,37±0,07

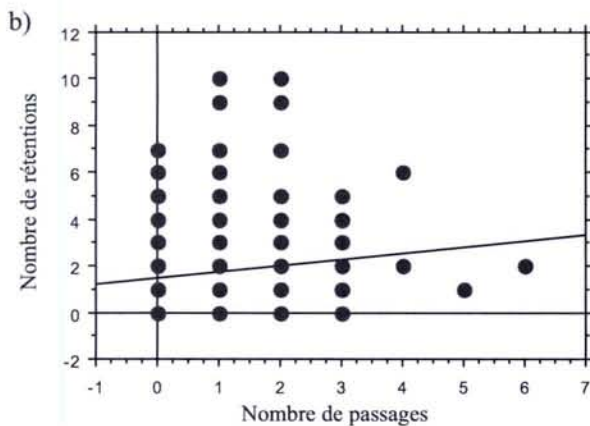
Pour les Araignées ayant eu au cours de la journée des contacts avec les proies, les valeurs moyennes des réponses immédiates de l'Araignée à ces contacts - limitées à la détection ou la capture, ou allant jusqu'à l'ingestion des proies - sont présentées dans le Tableau 8. A une exception près, les Araignées n'expriment pas de réponse immédiate apparente suite au passage d'un Insecte à proximité de leur toile. Les Araignées dont la toile est heurtée par des Insectes répondent à ces impacts, par une tentative de détection, dans moins de la moitié des

Figure 13 : Régression simple a) du nombre d'impacts sur le nombre de passages d'Insectes, b) du nombre de rétentions de proies sur le nombre de passages d'Insectes, et c) du nombre de captures sur le nombre de rétentions de proies observés dans la population du "Gymnase"



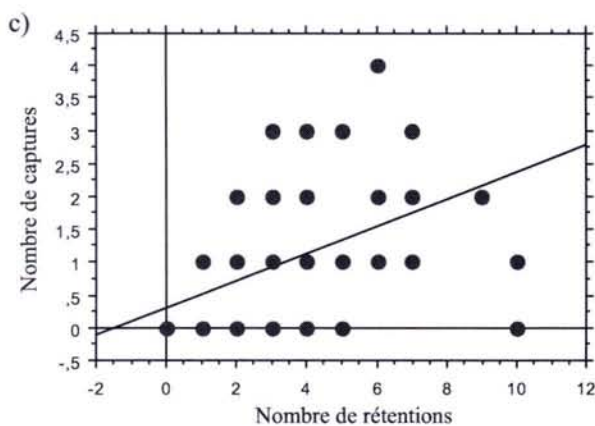
$$F_{1,292}=8,12 \quad R^2=0,03 \quad P=0.005$$

$$y=0,04+0,05x$$



$$F_{1,292}=6,31 \quad R^2=0,02 \quad P=0.012$$

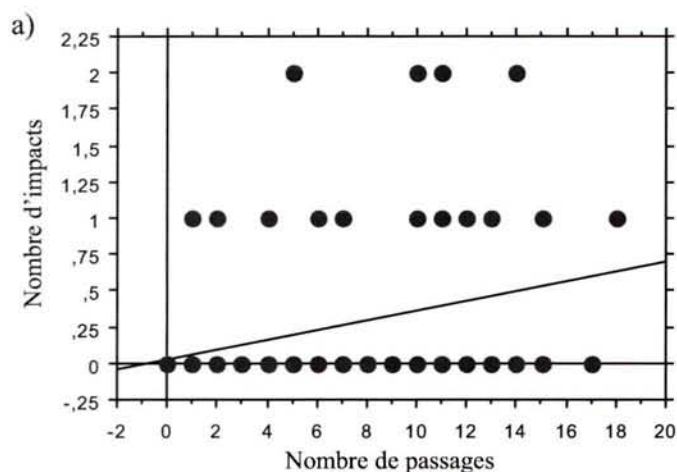
$$y=1,48+0,26x$$



$$F_{1,247}=65,61 \quad R^2=0,21 \quad P<0.0001$$

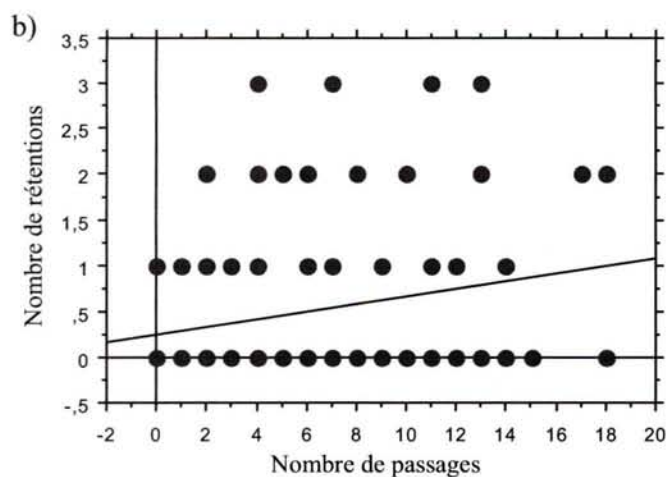
$$y=0,31+0,20x$$

Figure 14 : Régression simple a) du nombre d'impacts sur le nombre de passages d'Insectes, b) du nombre de rétentions de proies sur le nombre de passages d'Insectes, et c) du nombre de captures sur le nombre de rétentions de proies observés dans la population du "Premier cycle"



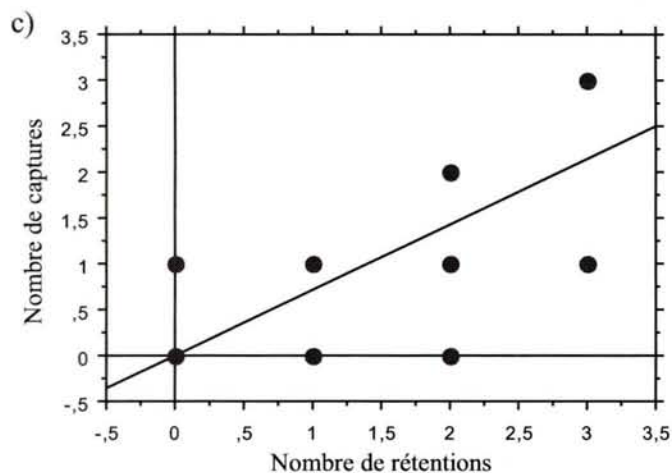
$$F_{1,111}=12,21 \quad R^2=0,10 \quad P=0.0007$$

$$y=0,02+0,03x$$



$$F_{1,111}=6,33 \quad R^2=0,05 \quad P=0.013$$

$$y=0,24+0,04x$$



$$F_{1,105}=255,89 \quad R^2=0,71 \quad P<0.0001$$

$$y=-0,01+0,71x$$

cas ; les Araignées de la population du "Gymnase" répondant plus fréquemment que celles du "Premier cycle". Le nombre moyen de rétentions observées par Araignée est plus élevé dans la population du "Gymnase", mais les Araignées du "Premier cycle" répondent plus fréquemment suite à la rétention d'une proie dans la toile, si bien que le nombre moyen par Araignée de rétentions entraînant une réponse prédatrice de l'Araignée allant jusqu'à l'ingestion de la proie est similaire dans les deux populations (Tab. 8).

L'étude des contacts entre les Araignées et les proies, et des réponses immédiates des Araignées à ces contacts, nous permet de déterminer certains événements pouvant avoir valeur d'information pour l'Araignée : des passages d'Insectes à proximité de la toile pour lesquels l'Araignée n'exprime pas de réponse immédiate, des impacts d'Insectes dans la toile provoquant ou non une tentative de détection de la part de l'Araignée, et des rétentions de proies dans la toile entraînant ou non une réponse prédatrice de l'Araignée allant jusqu'à l'ingestion des proies piégées.

Tableau 8 : Moyenne (et Erreur Standard) par Araignée du nombre de contacts avec les proies pour les Araignées ayant été en interaction avec les proies au cours de la journée, et des réponses immédiates de l'Araignée à ces contacts dans les deux populations étudiées

Gymnase					
	<i>N</i>	$\bar{X} \pm SE$	Détections $\bar{X} \pm SE$	Captures $\bar{X} \pm SE$	Ingestions $\bar{X} \pm SE$
Passages	128	1,65±0,08	0,00±0,00	0,00±0,00	0,00±0,00
Impacts	19	1,16±0,11	0,53±0,19	0,00±0,00	0,00±0,00
Rétentions	208	2,36±0,12	0,03±0,01	0,01±0,01	0,84±0,06
Premier cycle					
	<i>N</i>	$\bar{X} \pm SE$	Détections $\bar{X} \pm SE$	Captures $\bar{X} \pm SE$	Ingestions $\bar{X} \pm SE$
Passages	106	6,63±0,44	0,01±0,01	0,00±0,00	0,00±0,00
Impacts	22	1,18±0,08	0,27±0,12	0,00±0,00	0,04±0,04
Rétentions	36	1,58±0,11	0,19±0,07	0,08±0,05	1,00±0,14

Figure 15 : Distribution au cours de la journée des contacts avec les proies et des captures de proies observés dans la population du "Gymnase"

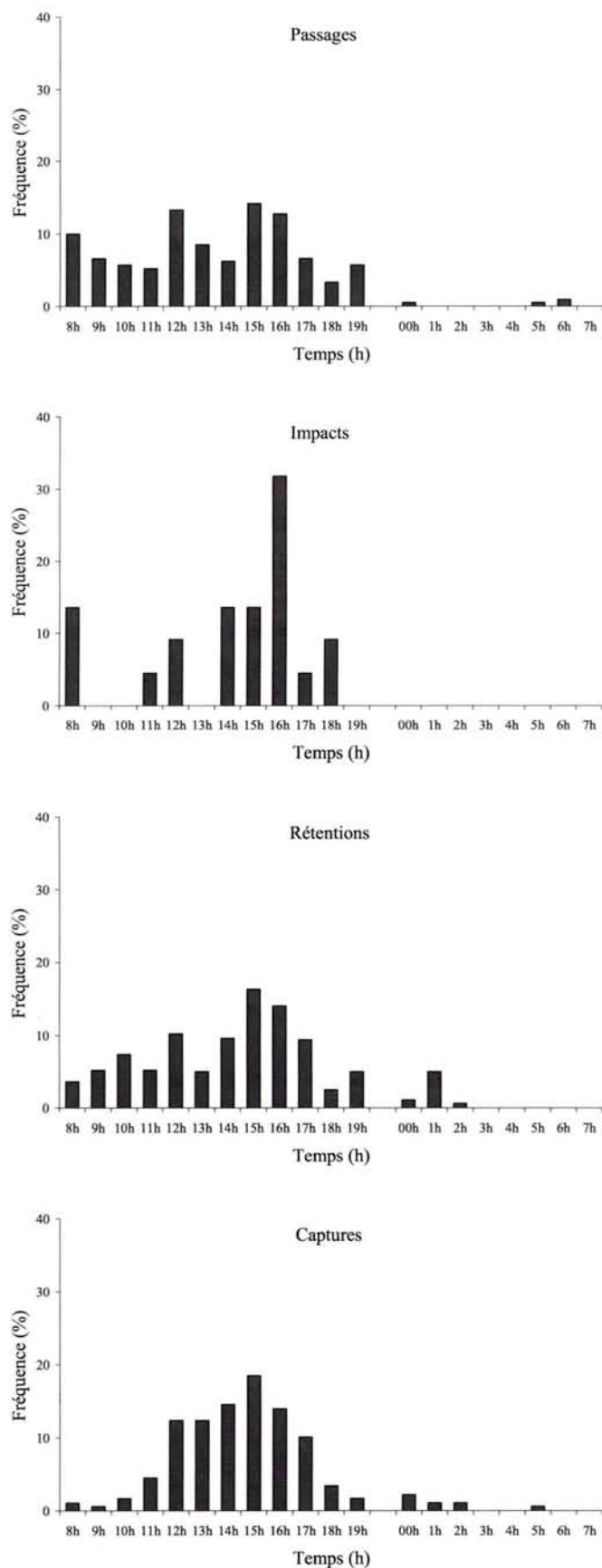


Figure 16 : Régression simple du nombre de rétentions (a,b) et du nombre de captures de proies (c,d) sur le diamètre (a,c) et sur la longueur du fil de capture de la toile (b,d) observés dans la population du "Gymnase"

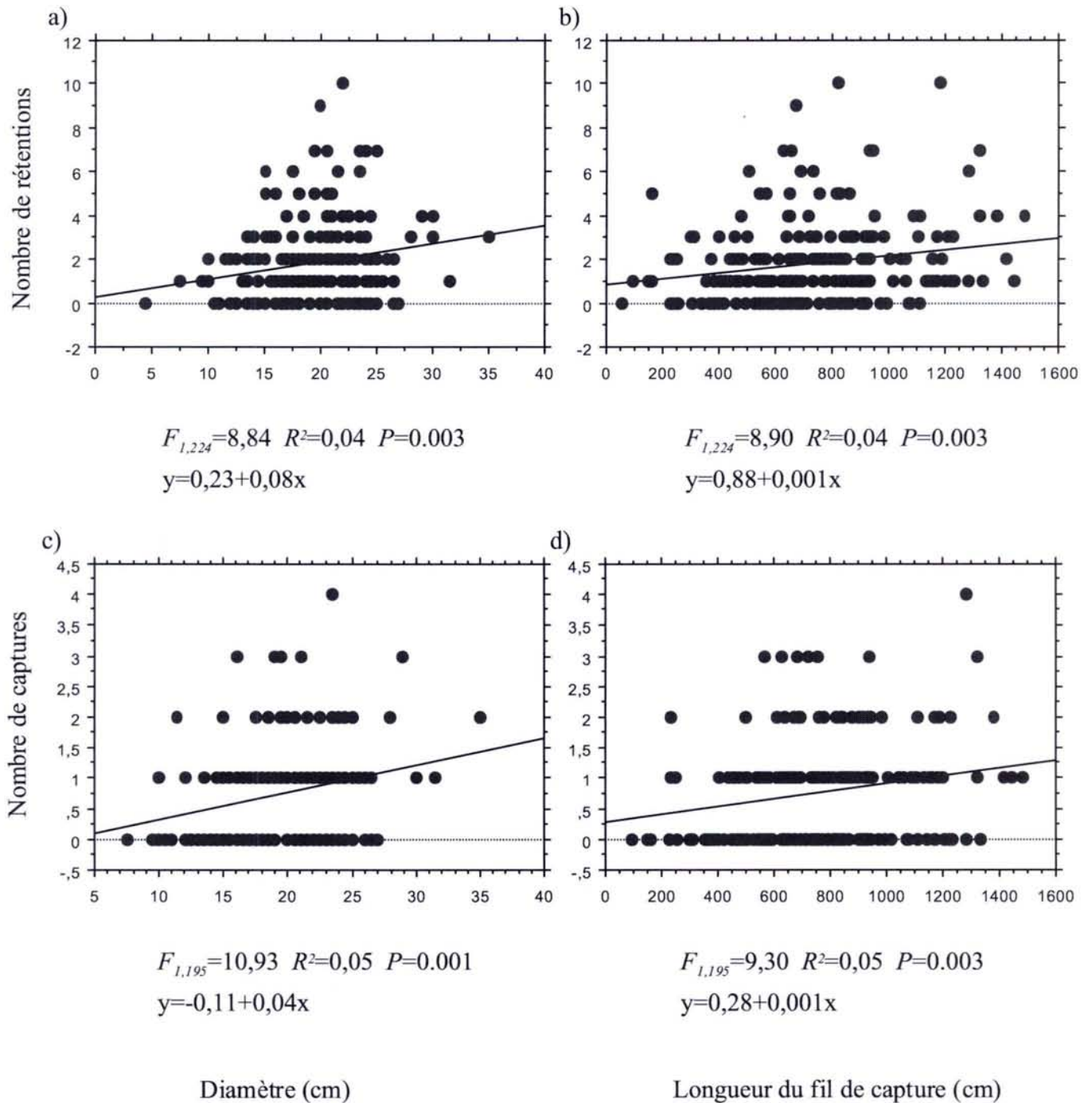
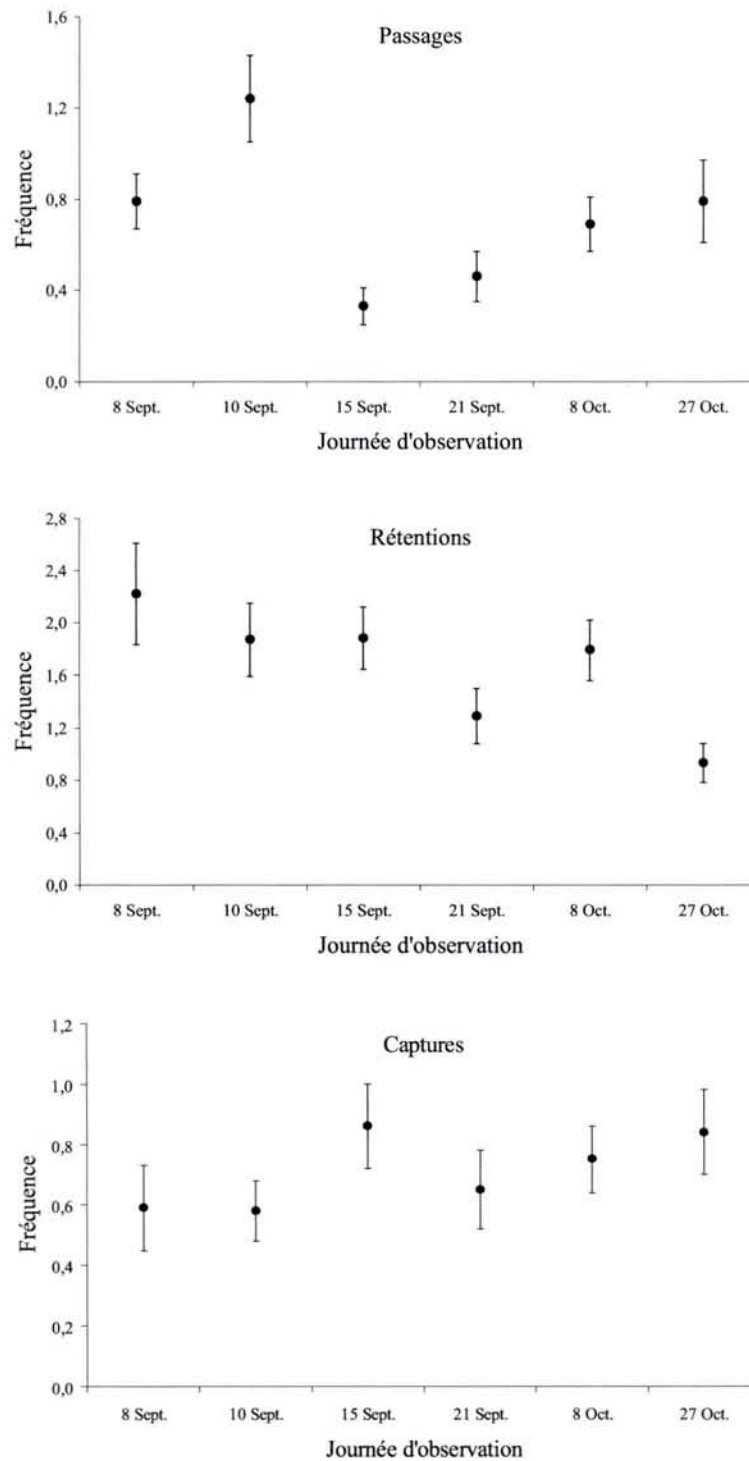


Figure 17 : Moyenne (et Erreur Standard) par Araignée du nombre de passages, rétentions et captures de proies relevé au cours des différentes journées d'observation de la population du "Gymnase"



L'étude de la population du "Gymnase" montre que les distributions au cours de la journée des différents contacts avec les proies et des captures observés diffèrent significativement entre elles (Test du χ^2 : $\chi^2_{48}=102,91$ $P<0.0001$) (Fig. 15). Des passages de proies sont observés tout au long de la période diurne mais avec des pics d'observation en début de matinée (entre 8h-9h), entre 12h-13h et 15h-17h. Les impacts dans la toile présentent sensiblement la même répartition 8h-9h, 12h-13h et 14h-17h. Très peu de passages et d'impacts sont relevés en période nocturne, ce qui est dû bien sûr à l'inactivité de nombreux Insectes durant la nuit et surtout à la difficulté d'observation de ces contacts dans l'obscurité. Le nombre de rétentions observées augmente régulièrement au cours de la période diurne jusqu'à 15h-16h avant de diminuer, alors que les captures de proies se concentrent entre 12h-17h avec un nombre maximum pour 15h-16h. A noter quelques rétentions et captures en début (0h-3h) et fin de période nocturne (5h-6h) ; les captures nocturnes représentent 5 % du total des captures observées.

La quantité d'interactions ayant lieu au cours de la journée entre Araignées et proies peut dépendre des caractéristiques des toiles des Araignées ; les toiles ne sont pas toutes aussi efficaces dans l'interception des proies. Ainsi, le nombre de rétentions relevé est d'autant plus grand que le diamètre et la longueur du fil de la spirale de capture sont grands (Fig. 16a,b). Le nombre de proies capturées est également positivement relié à ces deux paramètres de la toile (Fig. 16c,d). Cependant, il n'y a pas de relation significative du nombre de rétentions et du nombre de captures avec la taille de la maille de la toile (Régressions simples respectives : $F_{1,224}=0,26$ $R^2=0,00$; $F_{1,195}=2,55$ $R^2=0,01$ NS), et le nombre d'impacts n'est lié à aucun paramètre de la toile (Régression simple, Diamètre : $F_{1,224}=0,25$ $R^2=0,00$; Maille : $F_{1,224}=2,17$ $R^2=0,01$; Longueur du fil : $F_{1,224}=0,13$ $R^2=0,00$ NS).

La comparaison des différentes journées d'observation met en évidence des variations dans la disponibilité en proies au cours du temps : variations du nombre de passages de proies et de proies piégées par la toile, ainsi que du moment de la journée où ces proies sont présentes. Les variations du nombre moyen par Araignée de passages et de rétentions (Test de Kruskal-Wallis, Passages : $H_5=17,32$ $P=0.004$; Rétentions : $H_5=13,34$ $P=0.020$) d'une journée d'observation à la suivante ne sont pas régulières (Fig. 17). Bien que l'on retrouve pour chaque journée le profil général des distributions au cours de la journée des passages et rétentions décrit précédemment (Fig. 15), l'importance relative des différents pics de proies fait que les distributions diffèrent significativement entre les journées d'observation (Test du χ^2 , Passages : $\chi^2_{70}=180,83$ $P<0.0001$; Rétentions : $\chi^2_{70}=158,30$ $P<0.0001$).

Figure 18 : Température moyenne et taux d'humidité moyen relevés lors des différentes journées d'observation de la population du "Gymnase"

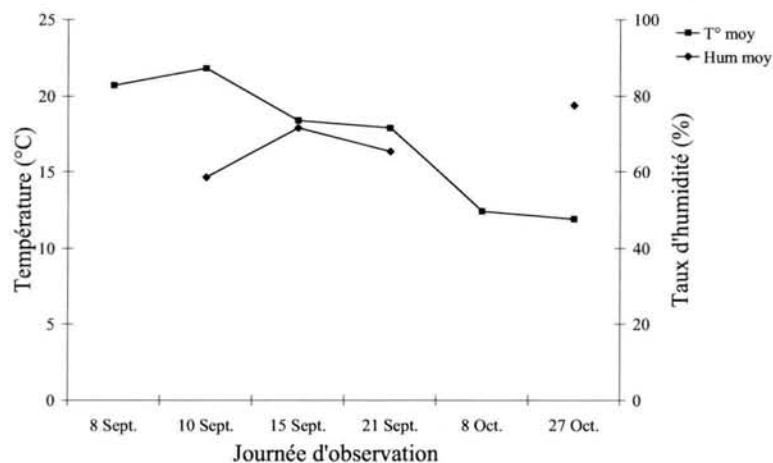
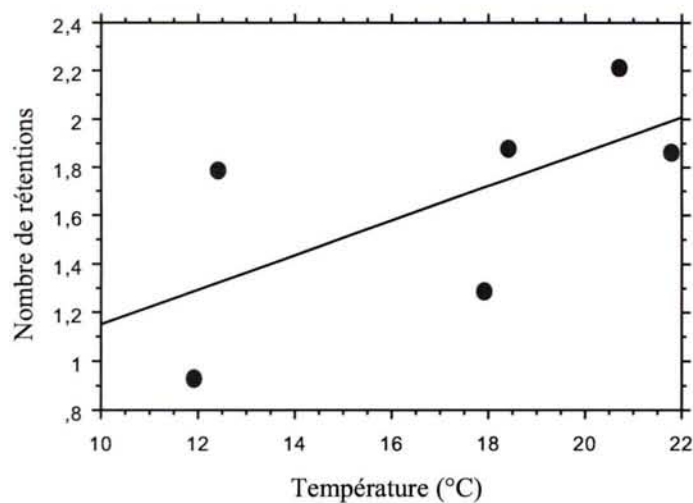


Figure 19 : Régression simple du nombre moyen par Araignée de proies retenues dans la toile sur la température moyenne de la journée relevés dans la population du "Gymnase"



$$F_{1,4}=2,71 \quad R^2=0,40 \quad P=0.175$$

$$y=0,44+0,07x$$

Le nombre moyen de proies capturées par Araignée ne varie pas significativement entre les journées d'observation (Test de Kruskal-Wallis : $H_3=4,45$ NS) (Fig. 17). Par contre, la distribution des captures au cours de la journée diffère significativement entre les journées (Tests du χ^2 : $\chi^2_{75}=121,53$ $P=0.0005$), et ces variations vont dans le même sens que les variations observées pour les passages et rétentions de proies.

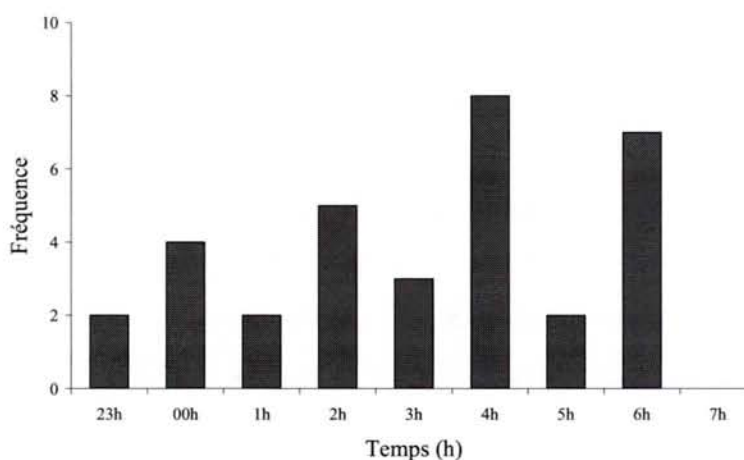
L'ensemble de ces variations entre les différentes journées d'observation (Fig. 17) ne semble pas être lié aux variations de la température et du taux d'humidité relevées entre ces journées (Fig. 18), puisqu'il n'y a pas de relation significative entre le nombre moyen par Araignée de passages, de rétentions ou de captures et la température moyenne ou le taux d'humidité moyen de la journée (Régressions simples : NS). Néanmoins, le nombre moyen de rétentions tend à diminuer avec la température moyenne de la journée (Fig. 19).

La comparaison des nombres moyens par Araignée et des distributions au cours de la journée des passages, impacts, rétentions et captures ne révèle aucune différence significative en fonction de la densité d'Araignées (Tests de Mann-Whitney : NS ; Tests du χ^2 : NS).

II.3.3. Interactions avec les congénères

Les interactions décrites ci-après ont été observées lors de l'étude de la population du "Premier cycle". Au cours des trois journées d'observation, 33 interactions entre congénères ont pu être relevées, toutes au cours de la période nocturne. Elles sont distribuées tout au long de cette période, même si elles sont plus nombreuses entre 4h-5h et 6h-7h (Fig. 20) ; et elles ont généralement lieu avant la construction de la toile des deux Araignées impliquées (si celles-ci tissent) (66,7 % des interactions), moins fréquemment pendant (15,1 %) ou après (18,2 %) la construction de la toile par une des deux Araignées. Ces interactions prennent place significativement plus souvent sur les zones de forte densité d'Araignées que sur les zones de faible densité (Test du χ^2 : $\chi^2_1=13,36$ $P<0.001$), et sur les zones de plus grande disponibilité en proies que sur les zones de plus petite disponibilité (Test du χ^2 : $\chi^2_1=5,12$ $P<0.05$). Seules deux des interactions observées ont conduit à un changement de propriétaire de la retraite et de la toile ; à l'issue de toutes les autres interactions, l'intrus s'est retiré et le résident a conservé sa retraite et sa toile.

Figure 20 : Distribution des interactions entre congénères au cours de la période d'observation nocturne de la population du "Premier cycle"



Les données des trois journées d'observation sont réunies.

Deux grands types d'interactions entre congénères peuvent être distingués : des interactions où la toile constitue l'interface de communication entre les deux congénères qui échangent des signaux vibratoires, et des contacts directs entre les deux Araignées. Ces interactions ont été observées dans différents contextes.

Au sein de la population suivie, quelques toiles sont reliées entre elles par des connections de fils de cadre. Dans ce cas les déplacements d'une des Araignées sur sa propre toile, notamment lors de sa destruction et reconstruction, provoquent en général chez l'Araignée voisine une réponse de détection (tiraillements du fil avertisseur ou des rayons selon sa position initiale, et mouvement d'orientation) voir un déplacement en direction du congénère jusqu'aux limites de sa propre toile.

Des interactions entre congénères peuvent aussi survenir lors de la construction de la toile. Si l'Araignée n'a pas conservé le cadre de la toile précédente ou s'il s'agit d'une première construction en un site donné, la mise en place du cadre de la toile (étape initiale de la construction) nécessite que l'Araignée se déplace sur les supports pour y ancrer ses fils. Au cours de ses déplacements, l'Araignée peut ainsi entrer en contact avec les fils de cadre des toiles de ses proches voisins. Dans ce cas également les interactions sont très furtives, puisque

l'intrus ne fait que percuter ces fils de cadre ou les emprunter pendant son trajet, et l'Araignée résidente présente généralement une réponse de détection-orientation.

Certaines Araignées se déplaçant le long des supports ne sont pas engagées dans une phase de construction, et lorsqu'elles rencontrent une toile elles s'engagent systématiquement sur les fils de cadre. Ce sont vraisemblablement des Araignées en recherche d'un site d'accueil potentiel. L'Araignée résidente répond toujours à cette intrusion par une réaction de détection-orientation. A la suite de quoi l'intrus soit quitte la toile, soit s'immobilise temporairement ; plusieurs phases déplacement-détection-immobilisation pouvant se succéder. Si l'intrus, au lieu de se retirer, rejoint la spirale de capture, la résidente rejoint le moyeu (si elle n'y est déjà), tiraille les rayons et secoue la toile, et si l'intrus ne se retire pas, elle se dirige vers celui-ci. Des contacts directs entre congénères n'ont été observés qu'à cinq reprises : ils s'établissent par les premières paires de pattes relevées, les Araignées semblant adopter une posture de menace. Sur trois des cinq cas observés l'intrus rompt le contact et se retire, dans les deux autres cas le contact débouche sur un combat entre les deux Araignées d'où l'intrus sort vainqueur. Le résident s'enfuit poursuivit jusqu'aux limites de la toile par l'intrus. Les résidents vaincus ont essayé par la suite de reprendre possession de leur retraite mais se sont fait chasser par le nouveau propriétaire.

Différents types d'interactions ont été observés : des interactions via la toile impliquant des échanges de signaux vibratoires (déplacement sur la toile, tiraillement des fils de soie, secousse de la toile), et des interactions directes entre les Araignées (menace, combat).

Le petit nombre d'interactions observées, peut-être lié aux difficultés à repérer et suivre ces interactions dans l'obscurité, est cependant relativisé par le constat que les interactions observées impliquent en moyenne 27 % des Araignées suivies. Les relevés à l'issue de la période nocturne des changements de site ayant eu lieu au cours de la nuit indiquent qu'en moyenne 11 % des Araignées changent de site et que 5 % des sites ne sont plus occupés par la même Araignée d'un jour au suivant. Ceci montre qu'au sein d'une population déjà en place, il existe un "turn-over" lié aux déplacements des Araignées déjà installées et des Araignées arrivant de l'extérieur. Ce sont ces déplacements qui semblent le plus souvent être à l'origine d'interactions agonistiques pouvant conduire au contact direct et à la lutte entre intrus et résident.

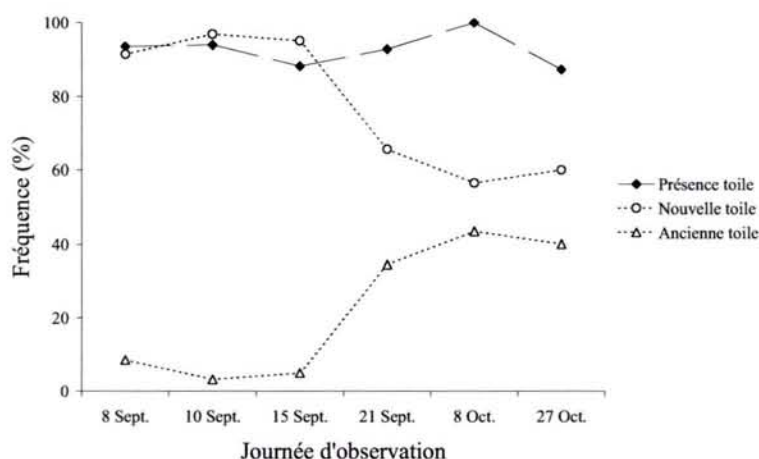
II.3.4. Construction de la toile géométrique

II.3.4.1. Pourcentage de construction de la toile

Les données suivantes sont issues de l'étude de la population du "Gymnase" ; l'étude de la population du "Premier cycle" apportant certaines données complémentaires qui seront alors signalées.

Au sein de la population la plupart des Araignées ont une toile : 92,7 % de l'ensemble des Araignées étudiées au "Gymnase" ($N=397$) possèdent une toile au début des journées d'observation. Parmi ces Araignées, certaines ont une nouvelle toile c'est-à-dire une toile construite au cours de la nuit précédente (77,2 %), d'autres une ancienne toile âgée de plus d'une journée (22,8 %). Le pourcentage d'Araignées ayant ou n'ayant pas de toile au sein de la population ne diffère pas entre les journées d'observation (Test du χ^2 : $\chi^2_5=10,36$ NS), alors que le pourcentage d'Araignées ayant une nouvelle ou une ancienne toile est significativement différent (Test du χ^2 : $\chi^2_5=61,75$ $P<0.0001$) (Fig. 21). Nous constatons une diminution significative de la proportion d'Araignées de la population ayant une nouvelle toile (donc à l'inverse une augmentation de la proportion ayant une ancienne toile) entre les troisième et quatrième journées (Test du χ^2 : $\chi^2_1=16,60$ $P<0.0001$) ; les pourcentages avant et après cette transition étant respectivement comparables entre eux. Le pourcentage de construction de la toile varie donc au cours du temps.

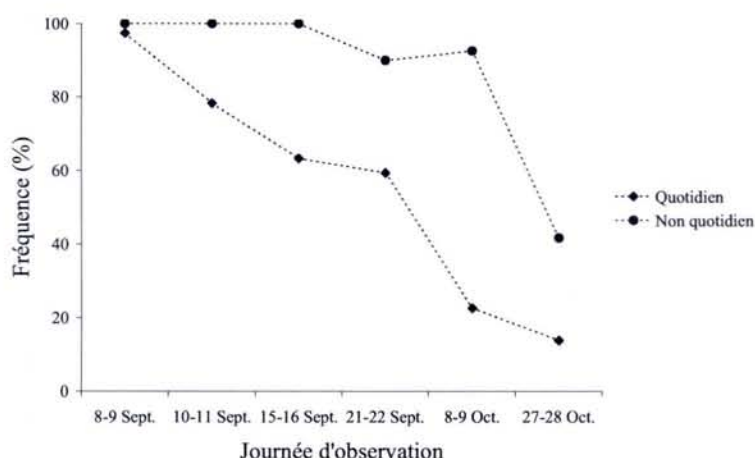
Figure 21 : Variation du pourcentage de construction de la toile au sein de la population du "Gymnase" au cours des journées d'observation



Pourcentages d'Araignées ayant une toile, et parmi ces Araignées pourcentages d'Araignées ayant une nouvelle ou une ancienne toile.

Cette variation entre les différentes journées, nous amène à nous interroger sur l'évolution du renouvellement de la toile par l'Araignée au cours du temps ; la reconstruction journalière généralement reconnue comme une caractéristique de cette espèce n'étant pas apparemment systématique. Nous distinguons deux types de renouvellement : un renouvellement quotidien qui correspond à la proportion d'Araignées qui ayant une nouvelle toile un jour donné reconstruit une toile au cours de la nuit suivante, ces Araignées présentent donc deux nouvelles toiles sur deux jours consécutifs ; et un renouvellement non quotidien qui correspond à la proportion d'Araignées qui ayant une ancienne toile un jour donné reconstruit une toile au cours de la nuit suivante, ces Araignées présentent donc successivement une ancienne puis une nouvelle toile sur deux jours consécutifs. L'étude de l'évolution de ces pourcentages de renouvellement au cours des observations montre qu'ils varient significativement (Test du χ^2 , Renouvellement quotidien : $\chi^2_5=73,11$ $P<0.0001$; Renouvellement non quotidien : $\chi^2_5=17,85$ $P=0.003$) (Fig. 22). Le pourcentage de renouvellement quotidien diminue régulièrement au cours des observations ; la diminution est significative entre les première et deuxième journées (Test du χ^2 : $\chi^2_1=6,89$ $P=0.009$), et entre les quatrième et cinquième journées (Test du χ^2 : $\chi^2_1=8,79$ $P=0.003$). Le pourcentage de renouvellement non quotidien reste à un niveau élevé tout au long des observations et ne diminue de façon significative qu'entre les cinquième et sixième journées (Test du χ^2 : $\chi^2_1=12,14$ $P=0.0005$).

Figure 22 : Variation des pourcentages de renouvellement quotidien et non quotidien de la toile au sein de la population du "Gymnase" au cours des journées d'observation



Il apparaît donc qu'au début des observations (début Septembre) la majeure partie des Araignées de la population reconstruisent une nouvelle toile toutes les nuits. Mais progressivement le renouvellement quotidien de la toile évolue vers un rythme de reconstruction d'un jour sur deux qui semble se généraliser au sein de la population fin Septembre-début Octobre ; rythme qui est encore moins régulier lors de la dernière journée d'observation (fin Octobre).

Les pourcentages de construction et de renouvellement quotidien et non quotidien de la toile ne diffèrent pas en fonction de la densité d'Araignées ni en fonction de la disponibilité en proies (Tests du χ^2 : NS).

II.3.4.2. Distribution du démontage et de la construction de la toile

Le démontage correspond à la destruction complète de la spirale de capture et des rayons de la toile ; le cadre peut être détruit ou être conservé pour servir de support à la construction de la nouvelle toile. La soie de la toile démontée peut être ingérée ou roulée en boulettes rejetées par l'Araignée. Les différentes étapes de la construction d'une toile ont été décrites précédemment (cf. I.1.).

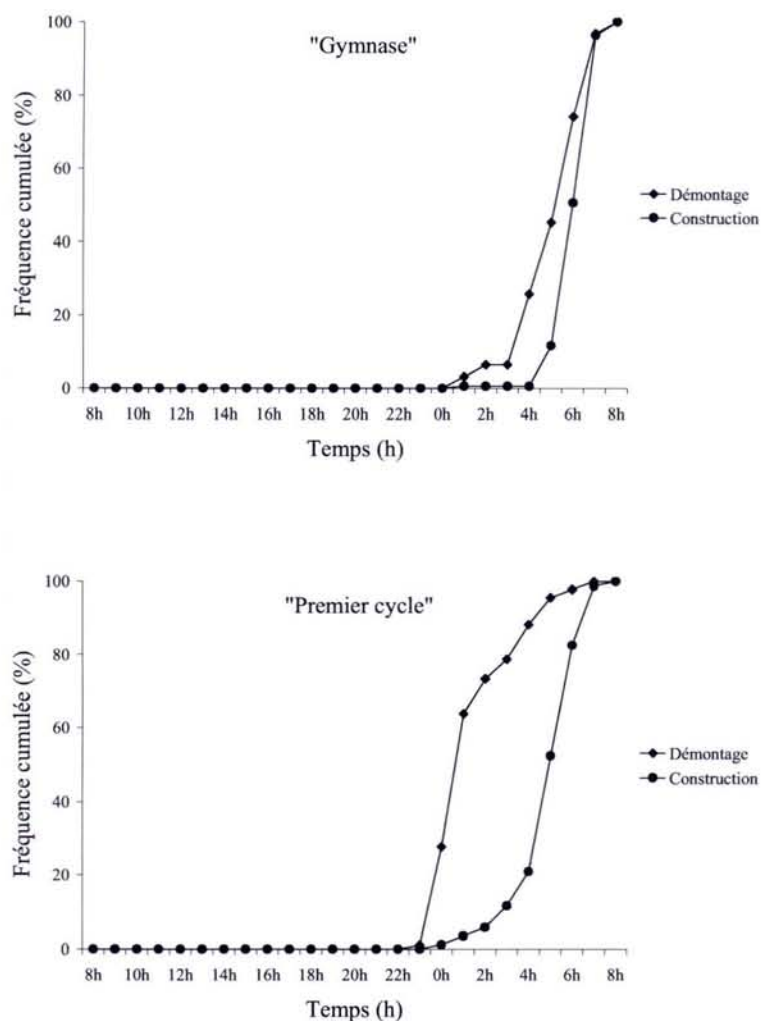
Les distributions au cours de la journée du démontage et de la construction de la toile dans les deux populations naturelles étudiées sont présentées en Figure 23. Concernant le démontage de la toile, pour chaque relevé horaire toute Araignée observée en cours de démontage est comptabilisée, tandis que pour la construction de la toile nous relevons le début de la construction (mise en place des premiers rayons) de chaque Araignée.

La courbe du pourcentage cumulé du démontage de la toile de la population du "Gymnase" (Fig. 23) pourrait nous laisser penser que ce démontage par les Araignées s'effectue au cours d'une période s'étalant de 3h à 7h. Cependant, l'état de la toile au début de la période d'observation nocturne (0h pour la population du "Gymnase") nous indique que le démontage de la toile ne s'effectue généralement pas d'une seule traite mais au moins en deux phases. Effectivement, selon la journée, dans 20,8 à 43,9 % des toiles plusieurs secteurs de la moitié inférieure de la spirale de capture ont été détruits ; ces destructions concernent généralement les secteurs autour de l'axe vertical de la toile, mais peuvent représenter jusqu'à

la moitié de la surface de la spirale de capture. Les observations réalisées sur la population du "Premier cycle" confirment ce fait : pour cette population 63,8 % des actes de démontage relevés le sont entre 23h et 1h (Fig. 23) ; les Araignées achevant le démontage de leur toile généralement juste avant de construire la nouvelle toile.

La construction de la toile est normalement réalisée en une seule fois, en fin de nuit. Dans la population du "Gymnase" la période de construction se situe ainsi entre 4h et 7h (Fig. 23), cependant nous notons que dans la population du "Premier cycle" 20,9 % des Araignées commencent de construire leur toile avant cette période.

Figure 23 : Pourcentages cumulés d'Araignées démontant et construisant leur toile au cours de la journée au sein des deux populations étudiées

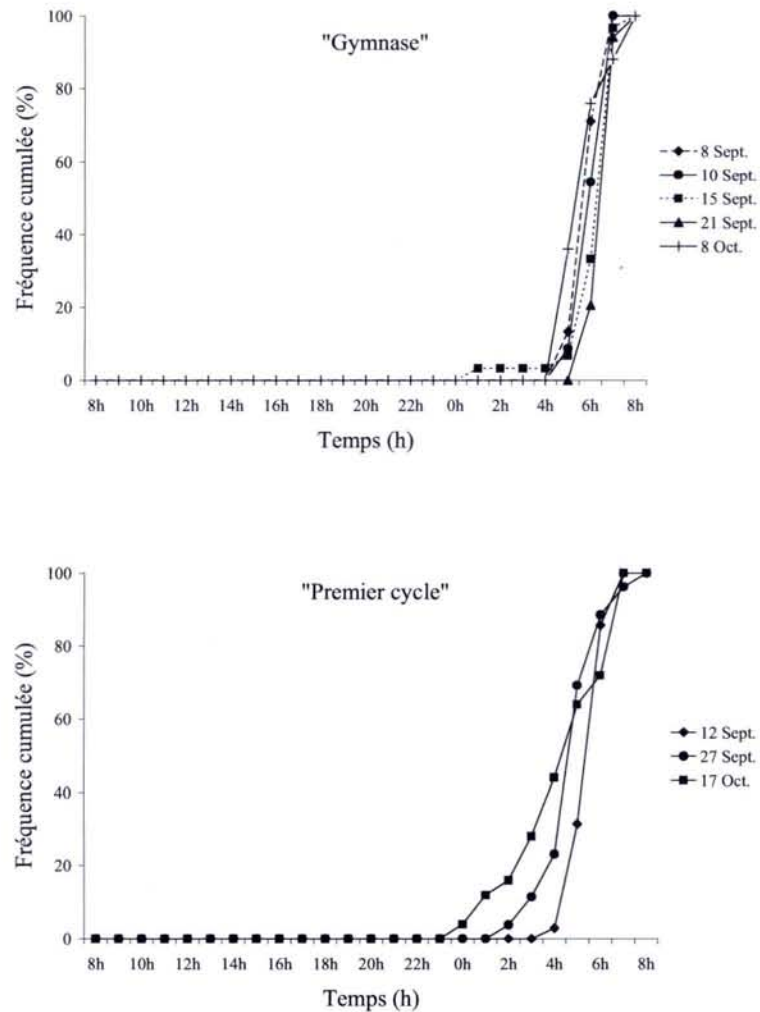


La comparaison des actes de démontage observés entre les différentes journées ne peut être réalisée pour la population du "Gymnase" du fait du manque de données pour certaines journées, ce qui est en partie lié aux difficultés d'observation sur ce site. Pour la population du "Premier cycle", cette comparaison ne montre pas de différence significative (Tests du χ^2 : NS).

En plus de variations entre les populations, le moment de construction de la toile peut varier selon la journée (Fig. 24). Dans la population du "Gymnase", la comparaison entre les journées d'observation du nombre d'Araignées ayant construit ou non à différents moments de la nuit révèle des différences significatives à 5h et 6h (Test du χ^2 , 5h : $\chi^2_4=19,90$ $P=0.0005$; 6h : $\chi^2_4=28,83$ $P<0.0001$) : au cours des quatre premières journées les Araignées retardent de plus en plus le début de la construction de la toile, alors que la majorité des Araignées de la cinquième journée commencent de construire plus tôt par rapport aux autres journées. Dans la population du "Premier cycle", des différences significatives du nombre d'Araignées ayant construit ou non existent entre les journées d'observation pour chaque relevé horaire de 1h à 5h (Test du χ^2 , 1h : $\chi^2_2=7,58$ $P=0.022$; 5h : $\chi^2_2=10,47$ $P=0.005$) (Fig. 24) : certaines Araignées commencent de construire plus tôt lors de la troisième journée que lors des journées précédentes, même constat pour certaines Araignées de la deuxième journée par rapport à la première.

Lors de l'étude de la population du "Gymnase", aucune différence significative des moments de démontage et de construction de la toile n'a été mise en évidence entre les zones de forte et de faible densité d'Araignées, ni entre les zones de plus grande et plus petite disponibilité en proies (Tests du χ^2 : NS). Par contre, dans la population du "Premier cycle", la comparaison des moments de construction montre qu'à 4h significativement plus d'Araignées ont commencé de construire leur toile à la fois sur les zones de faible densité d'Araignées par rapport à celles de forte densité (Test du χ^2 : $\chi^2_1=10,12$ $P=0.001$), et sur les zones de plus petite disponibilité en proies par rapport à celles de plus grande disponibilité en proies (Test du χ^2 : $\chi^2_1=7,01$ $P=0.008$).

Figure 24 : Pourcentage cumulé d'Araignées construisant une toile au cours de la journée pour chacune des journées d'observation des deux populations étudiées



II.3.4.3. Caractéristiques de la toile

Nous devons d'abord signaler que du fait de la méthode d'observation utilisée (un passage ou une période de dix minutes d'observation par heure) il a été difficile de récolter les données qui auraient pu permettre une analyse de la durée de construction de la toile. Les valeurs moyennes des données obtenues sont fournies à titre indicatif : "Gymnase", $N=22$ $\bar{X} \pm SE = 85,7 \pm 3,9$ mn ; "Premier cycle", $N=12$ $\bar{X} \pm SE = 94,2 \pm 10,4$ mn.

Les valeurs moyennes des diamètre et taille de maille des nouvelles toiles construites, et de la longueur de fil investi dans la spirale de capture obtenues pour chacune des deux études de populations naturelles sont présentées dans le Tableau 9.

Tableau 9 : Moyenne (et Erreur Standard) des caractéristiques des toiles construites dans les deux populations étudiées

Gymnase		
	<i>N</i>	$\bar{X} \pm SE$
Diamètre (cm)	227	19,5±0,3
Maille (mm)	227	2,82±0,04
Longueur du fil de capture (cm)	227	733,8±18,5
Premier cycle		
	<i>N</i>	$\bar{X} \pm SE$
Diamètre (cm)	85	18,6±0,5
Maille (mm)	85	2,86±0,06
Longueur du fil de capture (cm)	79	661,9±32,3

Les caractéristiques des toiles construites par les Araignées de chacune des deux populations varient au cours du temps. Les diamètre et taille de maille des toiles mesurés dans la population du "Gymnase" diffèrent significativement entre les journées d'observation (ANOVA, Diamètre : $F_{5,221}=2,96$ $P=0.013$; Maille : $F_{5,221}=3,92$ $P=0.002$) : les moyennes de ces deux paramètres augmentent au cours du temps (Fig. 25). La longueur de fil investi dans la spirale de capture ne varie pas significativement d'une journée à l'autre (ANOVA : $F_{5,221}=1,05$ NS).

Dans la population du "Premier cycle", le diamètre des toiles construites par les Araignées ne varie pas significativement entre les journées d'observation (ANOVA : $F_{2,82}=0,67$ NS) (Fig. 26). Par contre, la taille de la maille augmente significativement (ANOVA : $F_{2,82}=6,51$ $P=0.002$), et la longueur du fil de la spirale de capture diminue significativement entre les journées (ANOVA : $F_{2,76}=7,92$ $P=0.0007$).

Les Araignées des deux populations semblent donc gérer différemment la taille et la structure de leur toile en fonction de leur investissement matériel.

Figure 25 : Moyenne (et Erreur Standard) des caractéristiques des toiles construites lors des différentes journées d'observation de la population du "Gymnase"

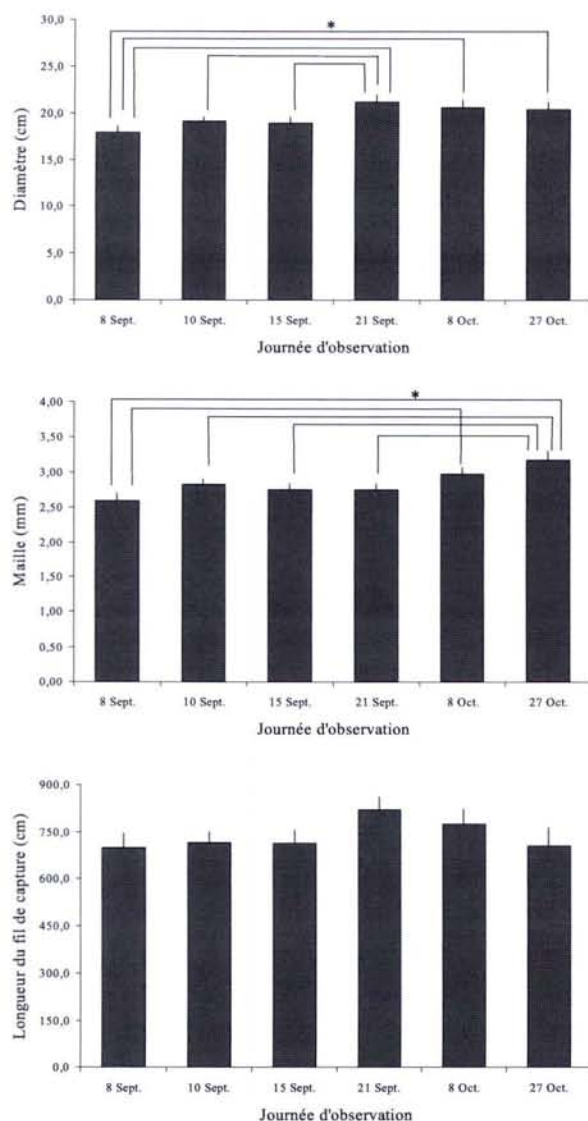
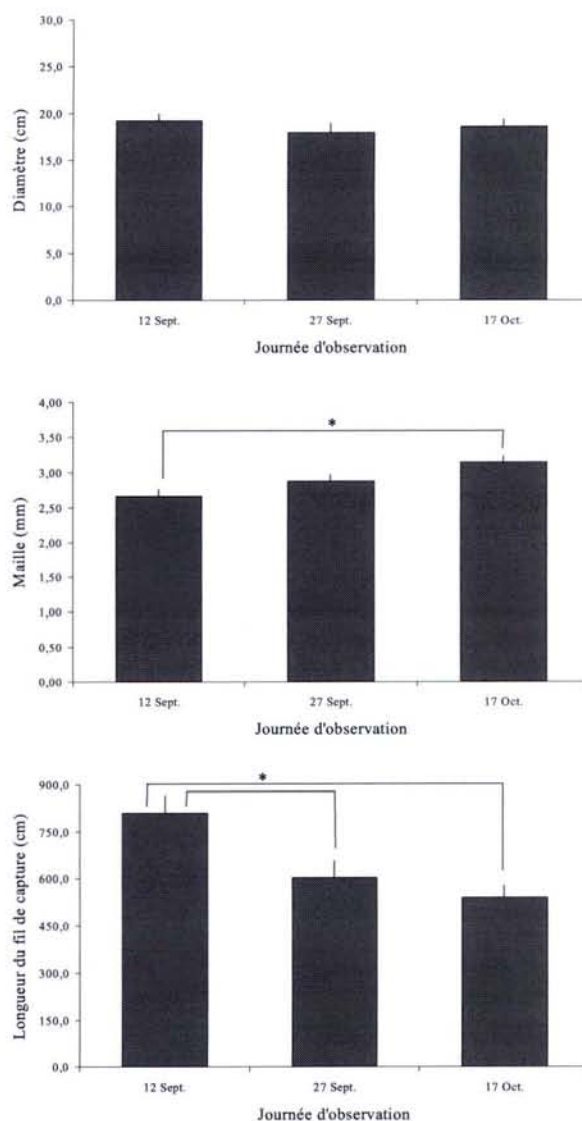


Figure 26 : Moyenne (et Erreur Standard) des caractéristiques des toiles construites lors des différentes journées d'observation de la population du "Premier cycle"



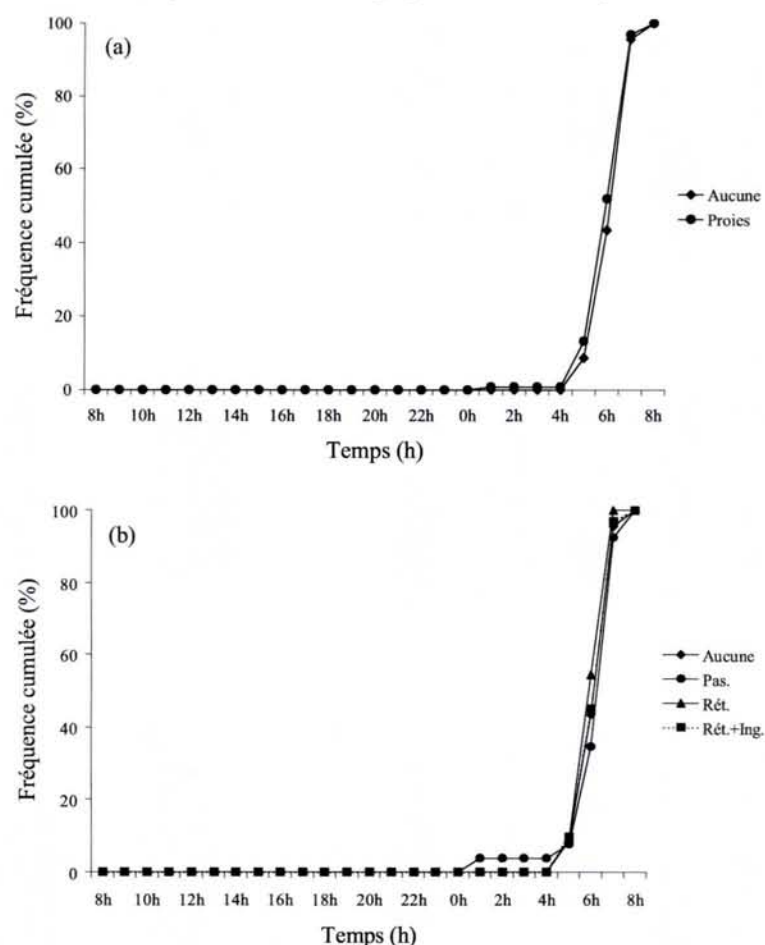
* indique une différence significative entre les journées d'observation ainsi désignées.

Tableau 10 : Pourcentage d'Araignées renouvelant leur toile en fonction des événements vécus au cours de la journée dans la population du "Gymnase"

Nature de l'interaction	Nombre d'Araignées	Pourcentage de renouvellement	χ^2	P
Aucune	41	65,8		
Proies	233	63,9	0,05	0.814
Passage	36	80,6	2,09	0.148
Rétention	38	65,8	0,00	0.995
Rétention + Ingestion	61	60,7	0,28	0.594

Les valeurs χ^2 et P sont le résultat statistique de la comparaison, par un Test du χ^2 , des effectifs d'Araignées ayant eu au cours de la journée des interactions d'une certaine nature avec les proies et renouvelant ou non leur toile la nuit suivante avec les effectifs d'Araignées n'ayant eu aucun contact avec proies et congénères et renouvelant ou non leur toile.

Figure 27 : Pourcentage cumulé d'Araignées reconstruisant leur toile en fonction des événements vécus au cours de la journée dans la population du "Gymnase"



Les Araignées peuvent n'avoir eu aucun contact avec proies et congénères, ou avoir eu des interactions avec des proies : des passages de proies à proximité de leur toile (Pas.), des rétentions de proies dans leur toile auxquelles elles ne répondent pas immédiatement (Rét.) ou des rétentions auxquelles elles répondent par la capture et l'ingestion des proies (Rét.+Ing.).

La comparaison des caractéristiques des toiles en fonction de la densité d'Araignées montre que dans les deux populations les toiles des Araignées des zones de faible densité sont significativement plus grandes que les toiles des Araignées des zones de forte densité (Test t, "Gymnase" : $t=2,00$ $P=0.046$; "Premier cycle" : $t=2,58$ $P=0.011$), et présentent une longueur du fil de capture significativement plus grande (Test t, "Gymnase" : $t=2,18$ $P=0.030$; "Premier cycle" : $t=2,16$ $P=0.034$). La taille de la maille ne varie pas significativement en fonction de la densité d'Araignées (Test t, "Gymnase" : $t=0,15$; "Premier cycle" : $t=0,14$ NS). Les caractéristiques des toiles construites dans les deux populations ne varient pas en fonction de la disponibilité en proies (Tests t : NS).

II.4. Relations entre les interactions observées et la construction de la toile

Différents événements peuvent apporter à l'Araignée des informations sur la disponibilité en proies et la présence de congénères dans le milieu. L'étude des contacts entre l'Araignée, ses proies et ses congénères, et de la réponse immédiate de l'Araignée à ces contacts, nous a permis de déterminer certains de ces événements : des passages d'Insectes à proximité de la toile pour lesquels l'Araignée n'exprime pas de réponse immédiate, des impacts d'Insectes dans la toile provoquant ou non une tentative de détection de la part de l'Araignée, et des rétentions de proies dans la toile entraînant ou non une réponse prédatrice de l'Araignée allant jusqu'à l'ingestion des proies piégées ; ainsi que des échanges vibratoires via la toile et des contacts directs avec des congénères. Afin d'analyser l'influence éventuelle de ces événements sur le comportement de construction des Araignées qui y ont été confrontées au cours de la journée, nous essayons d'isoler au sein de la population suivie les Araignées qui d'après nos observations n'ont été confrontées qu'à un seul type d'événement, et de comparer le comportement de ces Araignées à celui des Araignées n'ayant eu aucune interaction apparente avec proies et congénères. Nous effectuons ces comparaisons pour les toiles construites la nuit précédente et mesurées au début de chaque journée d'observation, et pour les toiles construites et mesurées à l'issue de chaque journée. Nous comparons aussi, pour des Araignées ayant été confrontées à un type d'événement donné, les caractéristiques des toiles construites la veille et à l'issue des journées d'observation par une même Araignée.

A partir des données de la population du "Gymnase", nous avons pu tester isolément l'effet sur le comportement de construction des interactions avec les proies d'une manière

Figure 28 : Moyenne (et Erreur Standard) des caractéristiques des toiles construites par les Araignées à l'issue des observations en fonction des événements vécus par les Araignées au niveau de leur précédente toile dans la population du "Gymnase"

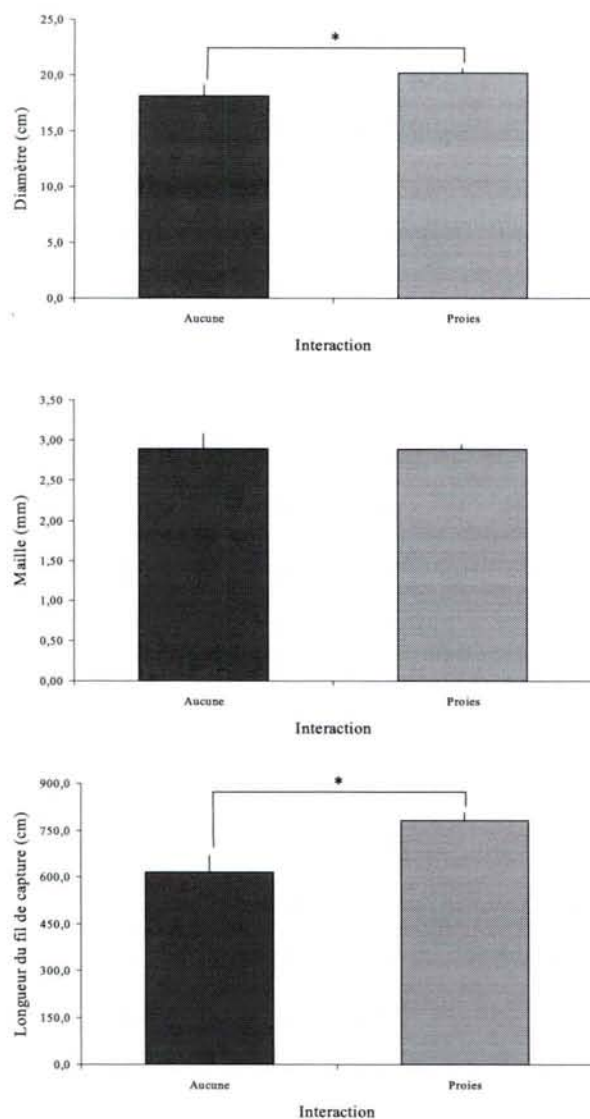
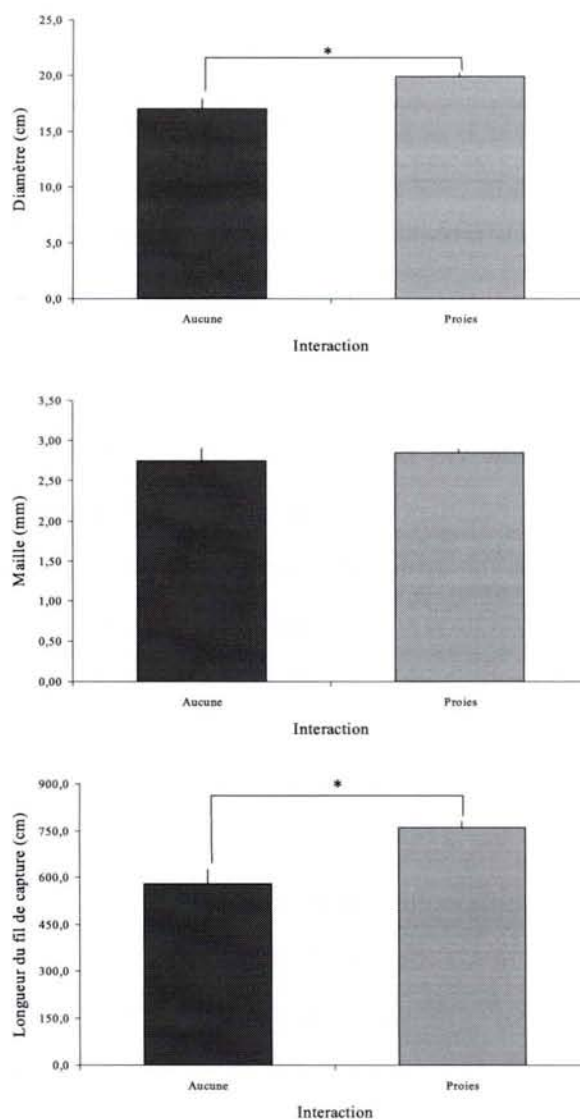


Figure 29 : Moyenne (et Erreur Standard) des caractéristiques des toiles construites par les Araignées la veille des observations en fonction des événements vécus au niveau de ces toiles par les Araignées dans la population du "Gymnase"



* indique une différence significative entre les deux types d'interactions.

générale ; tout contact - passage, impact ou rétention - qu'il ait ou non provoqué une réponse immédiate de l'Araignée est ici pris en compte. La comparaison du pourcentage d'Araignées renouvelant leur toile (renouvellements quotidien et non quotidien réunis) ne révèle pas de différence significative entre les Araignées ayant été au cours de la journée en interaction avec des proies uniquement et les Araignées n'ayant eu d'après nos observations aucun contact avec proies et congénères (Tab. 10). La distribution du moment de construction au cours de la nuit ne diffère pas significativement entre les deux groupes d'Araignées (Test du χ^2 : $\chi^2=0,80$ NS) (Fig. 27a). La comparaison des caractéristiques des toiles montre que les Araignées ayant eu des interactions avec les proies uniquement ont construit des toiles dont le diamètre et la longueur du fil de la spirale de capture sont significativement plus grands par rapport aux Araignées n'ayant eu aucune interaction (Test de Mann-Whitney, $N_1=143$ $N_2=24$, Diamètre : $U=1,97$ $P=0.049$; Maille : $U=0,10$ NS ; Longueur du fil : $U=2,81$ $P=0.005$) (Fig. 28). Cependant, ces différences existaient déjà entre ces deux groupes d'Araignées pour les toiles construites la veille des observations (Test de Mann-Whitney, $N_1=185$ $N_2=27$, Diamètre : $U=3,07$ $P=0.002$; Maille : $U=0,85$ NS ; Longueur du fil : $U=2,96$ $P=0.003$) (Fig. 29). De plus, les toiles construites la veille et à l'issue des observations ne sont pas significativement différentes d'une part pour les Araignées ayant eu des interactions avec les proies uniquement (Test de Wilcoxon, $N=100$, Diamètre : $Z=-0,25$; Maille : $Z=-0,47$; Longueur du fil : $Z=-0,17$ NS), et d'autre part pour les Araignées n'ayant eu aucune interaction, même si ces dernières tendent à diminuer le diamètre et la longueur du fil de la spirale de capture d'une journée à l'autre (Test de Wilcoxon, $N=16$, Diamètre : $Z=-1,53$ $P=0.125$; Maille : $Z=-0,03$ NS ; Longueur du fil : $Z=-1,65$ $P=0.098$). Ces résultats pourraient suggérer l'existence pour certaines Araignées d'interactions régulières avec les proies, sur plusieurs jours consécutifs, entraînant la construction de plus grandes toiles avec une plus grande longueur de fil investi dans la spirale de capture par rapport à des Araignées n'ayant aucune interaction avec proies et congénères.

Afin de déterminer quelle nature d'interaction avec les proies pourrait expliquer les différences observées, nous essayons d'isoler des Araignées ayant été confrontées au cours de la journée à un seul type d'événement. Nous avons réussi à isoler des Araignées ayant été confrontées uniquement à des passages d'Insectes pour lesquels elles n'ont pas exprimé de réponse immédiate. La comparaison du pourcentage d'Araignées renouvelant leur toile ne révèle pas de différence significative par rapport aux Araignées n'ayant eu d'après nos observations aucun contact avec proies et congénères (Tab. 10) ; de même pour la comparaison de la distribution du moment de construction au cours de la nuit (Test du χ^2 :

Figure 30 : Moyenne (et Erreur Standard) des caractéristiques des toiles construites par les Araignées à l'issue des observations en fonction des interactions ayant eu lieu au niveau des précédentes toiles entre les Araignées et les proies dans la population du "Gymnase"

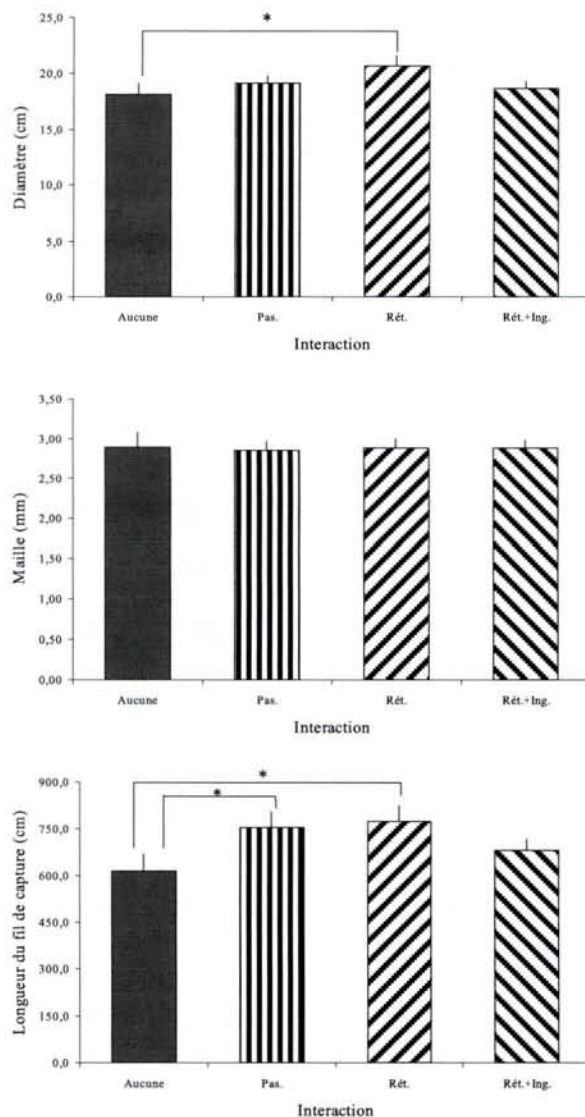
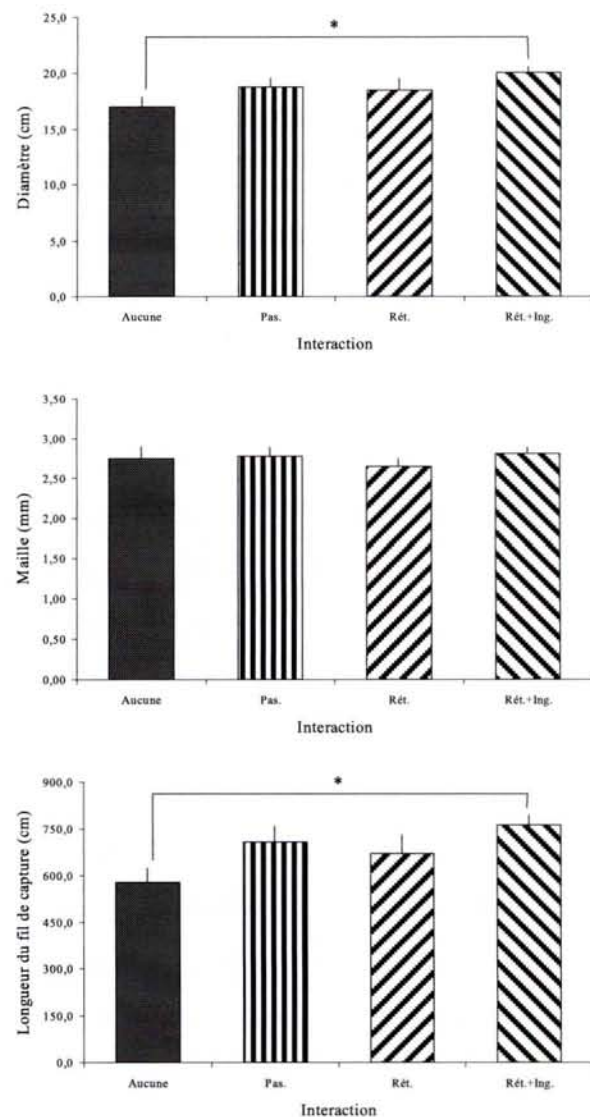


Figure 31 : Moyenne (et Erreur Standard) des caractéristiques des toiles construites par les Araignées la veille des observations en fonction des interactions ayant eu lieu au niveau de ces toiles entre les Araignées et les proies dans la population du "Gymnase"



Pour les légendes des interactions, se référer à la Figure 27.

* indique une différence significative entre les types d'interactions ainsi désignés.

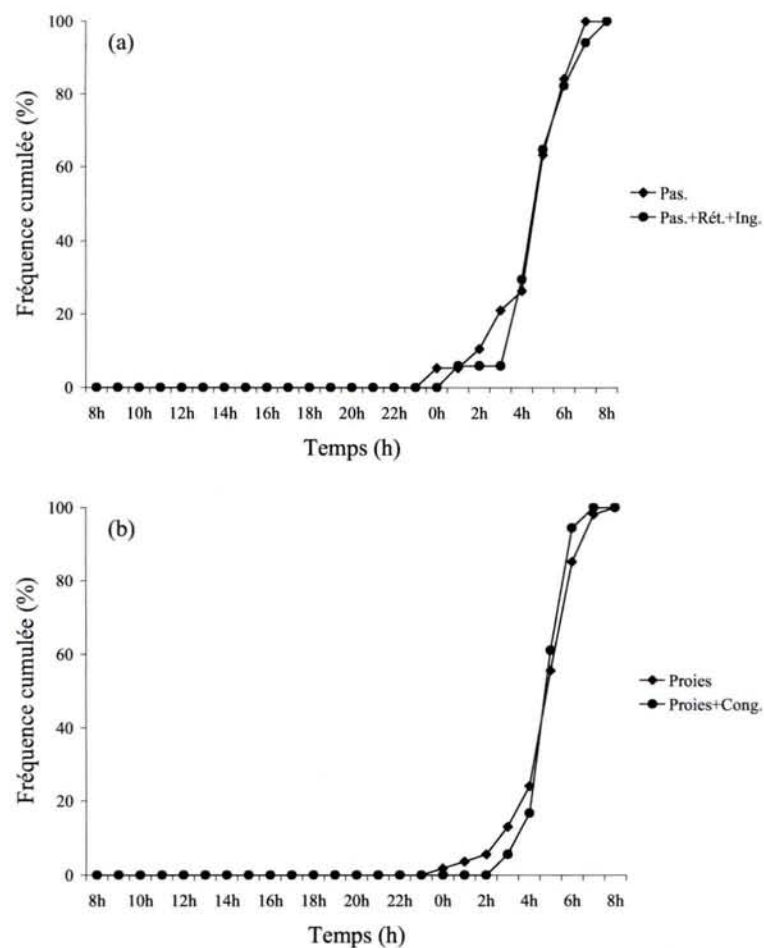
$\chi^2_4=1,89$ NS) (Fig. 27b). La comparaison des caractéristiques des toiles montre que les Araignées confrontées uniquement à des passages d'Insectes ont construit des toiles dont la longueur du fil de la spirale de capture est significativement plus grande par rapport aux Araignées n'ayant eu aucune interaction (Test de Mann-Whitney, $N_1=29$ $N_2=24$, Diamètre : $U=0,71$ NS ; Maille : $U=0,21$ NS ; Longueur du fil : $U=1,97$ $P=0.049$) (Fig. 30). Cette différence n'existait pas entre ces deux groupes d'Araignées pour les toiles construites la veille des observations (Test de Mann-Whitney, $N_1=27$ $N_2=25$, Diamètre : $U=1,68$; Maille : $U=0,39$; Longueur du fil : $U=1,57$ NS) (Fig. 31) ; et les caractéristiques des toiles construites la veille et à l'issue des observations par les Araignées confrontées uniquement à des passages d'Insectes ne diffèrent pas significativement (Test de Wilcoxon, $N=19$, Diamètre : $Z=-0,61$; Maille : $Z=-1,05$; Longueur du fil : $Z=-0,68$ NS). Ces résultats, et la tendance de la plupart des Araignées n'ayant eu aucune interaction à diminuer la longueur du fil de la spirale de capture d'une journée à l'autre, semblent indiquer qu'en présence de passages de proies potentielles les Araignées maintiennent le même investissement dans la spirale de capture d'une journée à l'autre.

Le petit nombre d'impacts d'Insectes relevé, provoquant ou non une tentative de détection de la part de l'Araignée, ne peut permettre d'isoler ces deux événements des passages et rétentions de proies pour l'analyse. Par contre, nous pouvons étudier l'influence des rétentions de proies sur la construction de la toile. Commençons par les Araignées ayant été confrontées uniquement à des rétentions de proies pour lesquelles elles n'ont pas exprimé de réponse immédiate. La comparaison du pourcentage d'Araignées renouvelant leur toile ne révèle pas de différence significative entre ces Araignées et les Araignées n'ayant eu d'après nos observations aucun contact avec proies et congénères (Tab. 10) ; de même pour la comparaison de la distribution du moment de construction au cours de la nuit (Test du χ^2 : $\chi^2_3=1,38$ NS) (Fig. 27b). La comparaison des caractéristiques des toiles montre que les Araignées confrontées uniquement à des rétentions de proies auxquelles elles ne répondent pas immédiatement ont construit des toiles dont le diamètre et la longueur du fil de la spirale de capture sont significativement plus grands par rapport aux Araignées n'ayant eu aucune interaction (Test de Mann-Whitney, $N_1=27$ $N_2=24$, Diamètre : $U=2,00$ $P=0.045$; Maille : $U=0,19$ NS ; Longueur du fil : $U=2,57$ $P=0.010$) (Fig. 30). Ces différences n'existaient pas entre ces deux groupes d'Araignées pour les toiles construites la veille des observations (Test de Mann-Whitney, $N_1=28$ $N_2=27$, Diamètre : $U=1,19$; Maille : $U=0,15$; Longueur du fil : $U=1,31$ NS) (Fig. 31) ; et les caractéristiques des toiles construites la veille et à l'issue des observations par les Araignées confrontées uniquement à des rétentions de proies auxquelles

Tableau 11 : Pourcentage d'Araignées renouvelant leur toile en fonction des événements vécus au cours de la journée dans la population du "Premier cycle"

Nature de l'interaction	Nombre d'Araignées	Pourcentage de renouvellement
Proies	66	83,3
Passage	26	76,9
Passage + Rétention + Ingestion	18	94,4
Proies + Congénères	22	86,4

Figure 32 : Pourcentage cumulé d'Araignées reconstruisant leur toile en fonction des événements vécus au cours de la journée dans la population du "Premier cycle"



Les Araignées peuvent avoir eu des interactions avec des proies (pour les légendes, se référer à la Figure 27) ou avec des proies et des congénères.

elles ne répondent pas immédiatement ne diffèrent pas significativement (Test de Wilcoxon, $N=16$, Diamètre : $Z=-1,47$; Maille : $Z=-0,13$; Longueur du fil : $Z=-1,09$ NS). Ces résultats et la tendance de la plupart des Araignées n'ayant eu aucune interaction à diminuer le diamètre et la longueur du fil de la spirale de capture d'une journée à l'autre semblent indiquer qu'en présence de rétentions de proies mais sans réponse prédatrice immédiate les Araignées maintiennent la même taille de toile et le même investissement dans la spirale de capture d'une journée à l'autre.

Nous avons également réussi à isoler des Araignées ayant été confrontées à des rétentions de proies auxquelles elles répondent par la détection, la capture et l'ingestion des proies piégées. Donc, afin de tester l'influence de la réponse prédatrice de l'Araignée (détection-capture-ingestion des proies) sur la construction de la toile, nous comparons le comportement des Araignées pour lesquelles nous avons observé des rétentions provoquant une réponse prédatrice allant jusqu'à l'ingestion de proies à celui des Araignées pour lesquelles nous avons observé uniquement des rétentions de proies n'entraînant pas de réponse immédiate de la part de l'Araignée. Les comparaisons du pourcentage d'Araignées renouvelant leur toile, et de la distribution du moment de construction au cours de la nuit ne révèlent pas de différence significative entre ces deux groupes d'Araignées (Test du χ^2 , Renouvellement de la toile : $\chi^2_1=0,26$; Moment de construction : $\chi^2_3=1,14$ NS) (Tab. 10 ; Fig. 27b). La comparaison des caractéristiques des toiles montre que les Araignées confrontées à des rétentions de proies auxquelles elles répondent par l'ingestion de proies tendent à construire des toiles dont le diamètre et la longueur du fil de la spirale de capture sont plus petits par rapport aux Araignées confrontées uniquement à des rétentions de proies auxquelles elles ne répondent pas immédiatement (Test de Mann-Whitney, $N_1=39$ $N_2=27$, Diamètre : $U=1,93$ $P=0.054$; Maille : $U=0,16$ NS ; Longueur du fil : $U=1,70$ $P=0.089$) (Fig. 30). Ces tendances n'existaient pas entre ces deux groupes d'Araignées pour les toiles construites la veille des observations (Test de Mann-Whitney, $N_1=57$ $N_2=28$, Diamètre : $U=0,98$ $P=0.328$; Maille : $U=1,25$ NS ; Longueur du fil : $U=1,05$ $P=0.295$) (Fig. 31). De plus, les Araignées confrontées à des rétentions de proies auxquelles elles répondent par l'ingestion de proies construisent des toiles dont la maille et la longueur du fil de la spirale de capture sont respectivement plus grande et plus petite à l'issue des observations que la veille (Test de Wilcoxon, $N=31$, Diamètre : $Z=-1,54$ NS ; Maille : $Z=-2,31$ $P=0.021$; Longueur du fil : $Z=-2,29$ $P=0.022$). Ces résultats montrent que la capture suivie de l'ingestion de proies piégées par la toile entraînent une diminution de la longueur de fil investi par l'Araignée dans la spirale de capture se traduisant par une augmentation de la taille de la maille.

Figure 33 : Moyenne (et Erreur Standard) des caractéristiques des toiles construites par les Araignées la veille des observations en fonction des interactions ayant lieu au niveau de ces toiles entre les Araignées et les proies dans la population du "Premier cycle"

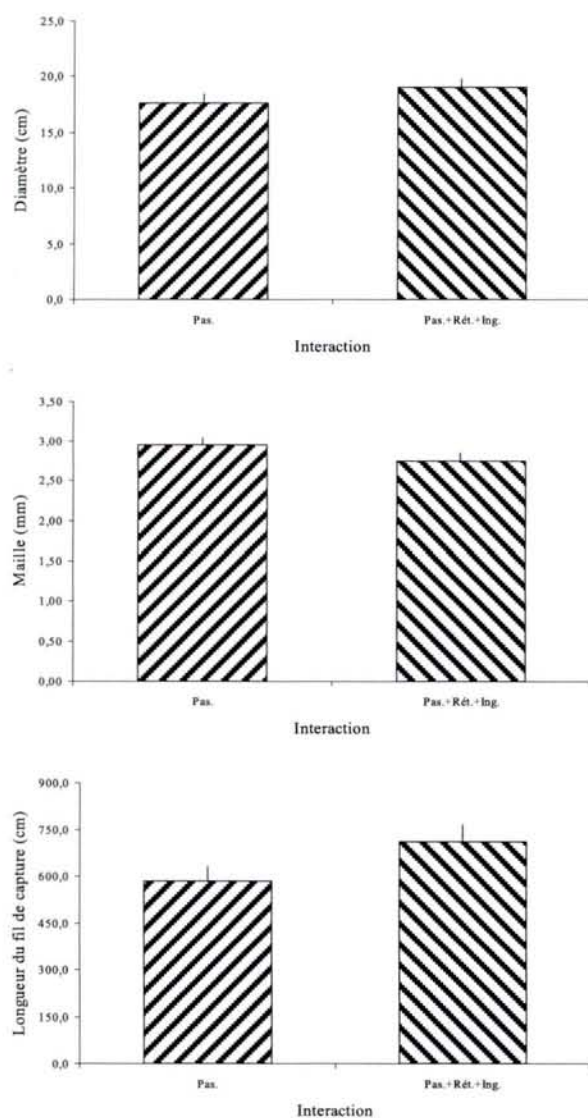
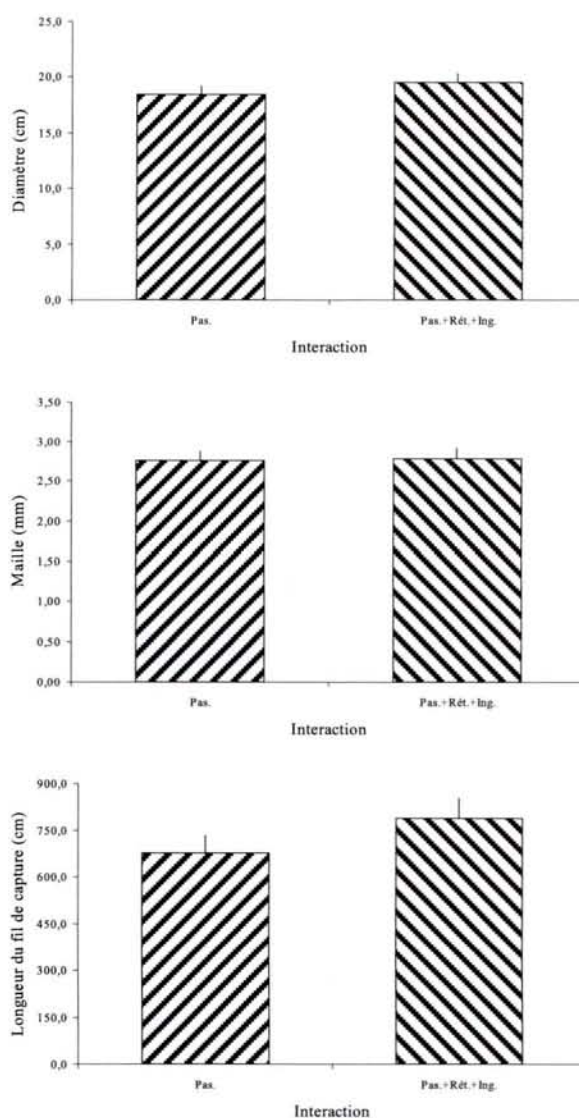


Figure 34 : Moyenne (et Erreur Standard) des caractéristiques des toiles construites par les Araignées à l'issue des observations en fonction des interactions ayant eu lieu au niveau des précédentes toiles entre les Araignées et les proies dans la population du "Premier cycle"



Pour les légendes des interactions, se référer à la Figure 27.

Il n'y a pas de différence significative entre les deux types d'interactions.

Parmi les données de la population du "Premier cycle", seulement cinq Araignées, dont seules trois construisent une toile, n'ont eu aucune interaction avec proies et congénères ; toutes les autres ont au moins eu des contacts avec les proies. Nous ne pouvons donc pas tester d'une manière générale l'effet pour l'Araignée d'avoir des interactions avec les proies sur la construction de sa toile. De plus, parmi ces Araignées ayant eu des interactions avec les proies, seules deux n'ont pas été confrontées à des passages d'Insectes. Ceci, allié au petit nombre d'impacts d'Insectes relevé (provoquant ou non une tentative de détection de la part de l'Araignée), ne nous permet pas d'isoler ces événements des passages et rétentions de proies pour l'analyse. En ce qui concerne les rétentions de proies, nous ne pouvons donc pas les isoler des passages d'Insectes ; de plus, à l'exception d'une seule, toutes les Araignées ayant au cours de la journée été confrontées à des rétentions de proies pour lesquelles elles n'ont pas exprimé de réponse immédiate ont également été confrontées à des rétentions auxquelles elles répondent par l'ingestion des proies. Par conséquent, le seul test que nous puissions effectuer est de comparer la construction de la toile entre les Araignées confrontées à des passages d'Insectes pour lesquels elles n'ont pas exprimé de réponse immédiate et à des rétentions de proies auxquelles elles répondent par l'ingestion de proies, et les Araignées confrontées uniquement à des passages d'Insectes pour lesquels elles n'ont pas exprimé de réponse immédiate. Les comparaisons du pourcentage d'Araignées renouvelant leur toile (Test exact de Fisher : NS) (Tab. 11), et de la distribution du moment de construction au cours de la nuit (Test du χ^2 : $\chi^2_8=8,13$ NS) (Fig. 32a) ne révèlent pas de différence significative entre ces deux groupes d'Araignées. La comparaison des caractéristiques des toiles entre les deux groupes d'Araignées ne montre pas de différence significative d'une part pour les toiles construites la veille des observations (Test de Mann-Whitney, Diamètre : $N_1=32$ $N_2=26$ $U=0,92$; Maille : $N_1=32$ $N_2=26$ $U=1,40$; Longueur du fil : $N_1=29$ $N_2=24$ $U=1,68$ NS) (Fig. 33), ni d'autre part pour les toiles construites à l'issue des observations (Test de Mann-Whitney, Diamètre : $N_1=32$ $N_2=27$ $U=0,88$; Maille : $N_1=33$ $N_2=27$ $U=0,24$; Longueur du fil : $N_1=29$ $N_2=24$ $U=1,52$ NS) (Fig. 34). De plus, les toiles construites la veille et à l'issue des observations ne sont pas significativement différentes d'une part pour les Araignées confrontées à des passages d'Insectes pour lesquels elles n'ont pas exprimé de réponse immédiate et à des rétentions de proies auxquelles elles répondent par l'ingestion de proies (Test de Wilcoxon, Diamètre : $N=24$ $Z=-0,41$; Maille : $N=24$ $Z=-0,30$; Longueur du fil : $N=22$ $Z=-0,67$ NS), et d'autre part pour les Araignées confrontées uniquement à des passages d'Insectes pour lesquels elles n'ont pas exprimé de réponse immédiate (Test de Wilcoxon, Diamètre : $N=23$ $Z=-0,10$; Maille : $N=23$ $Z=-0,57$; Longueur du fil : $N=20$ $Z=-1,08$ NS). Ces

Figure 35 : Moyenne (et Erreur Standard) des caractéristiques des toiles construites par les Araignées la veille des observations en fonction des événements vécus au niveau de ces toiles par les Araignées dans la population du "Premier cycle"

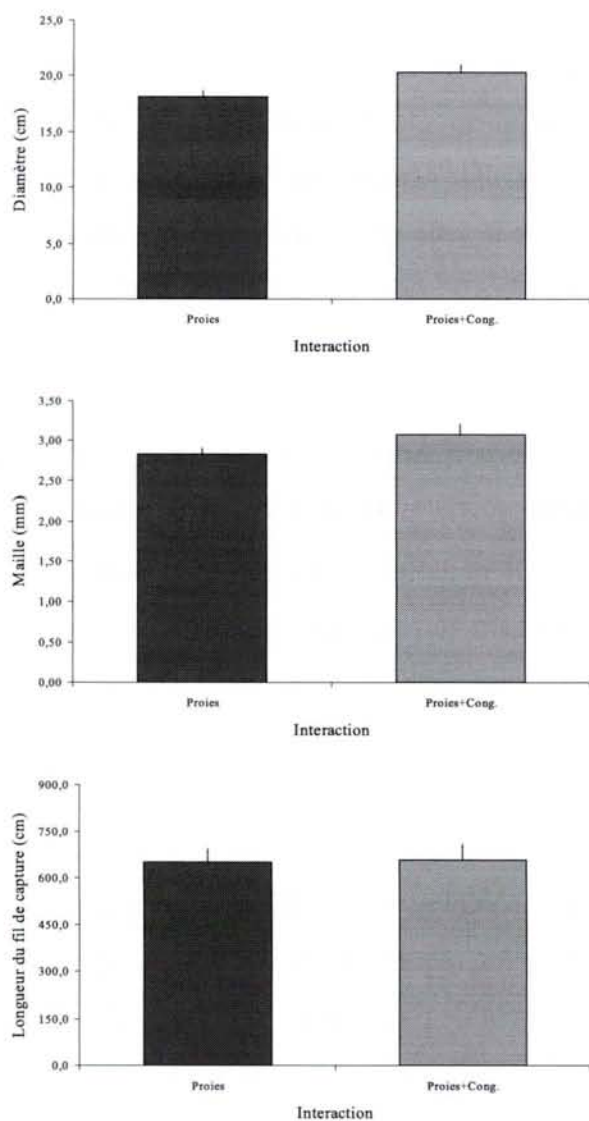
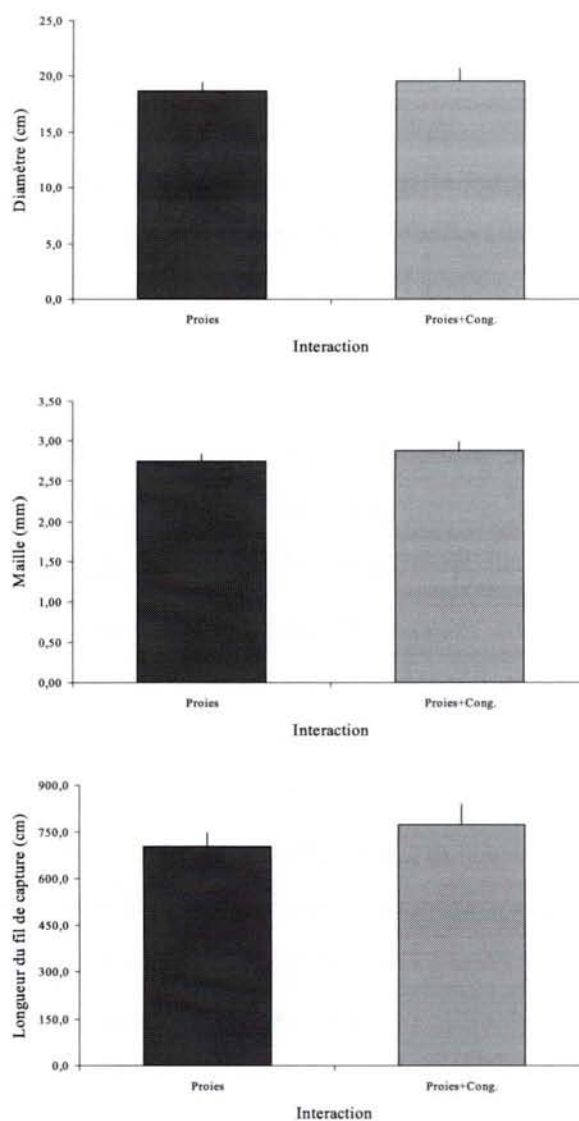


Figure 36 : Moyenne (et Erreur Standard) des caractéristiques des toiles construites par les Araignées à l'issue des observations en fonction des événements vécus par les Araignées au niveau de leur précédente toile dans la population du "Premier cycle"



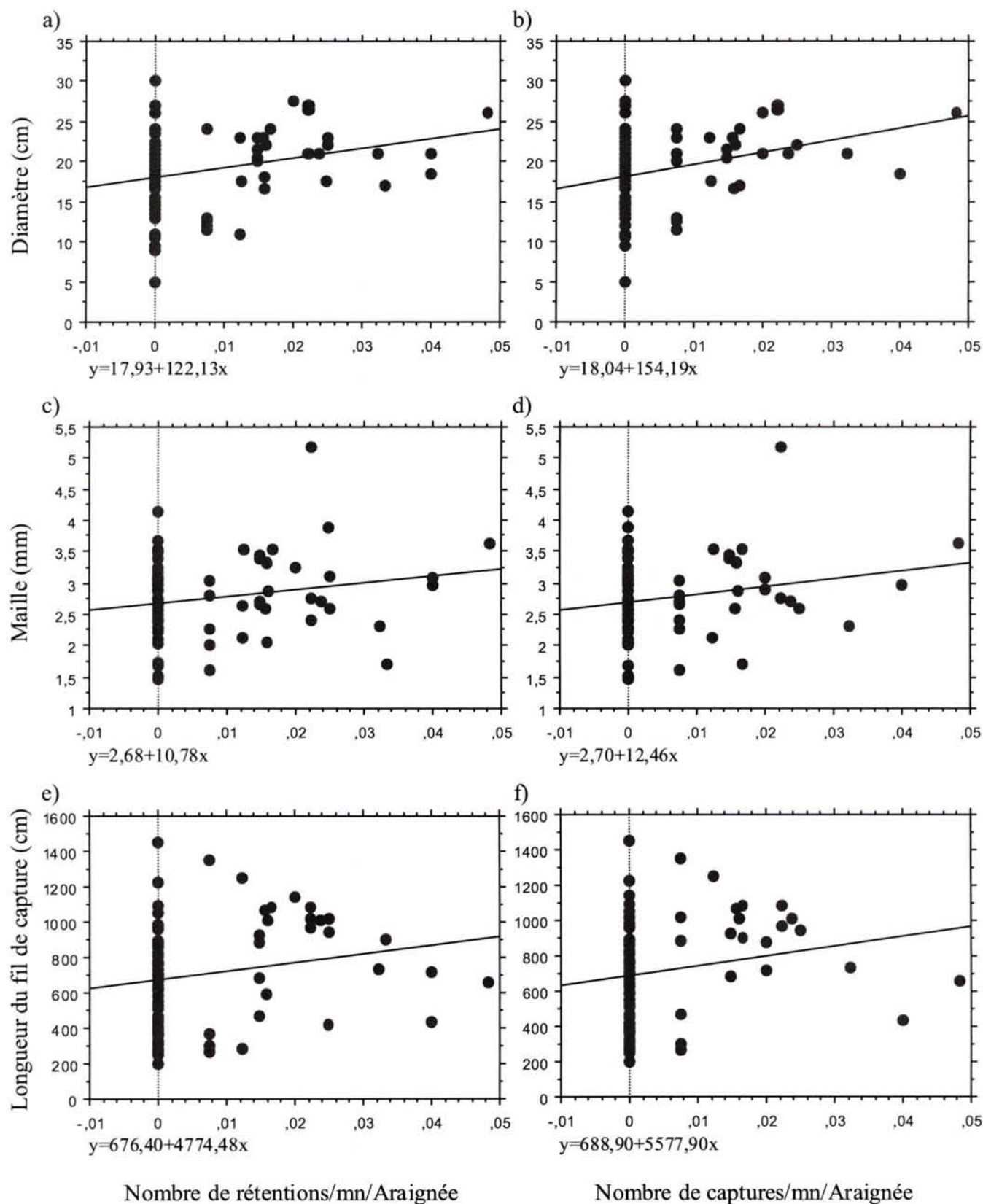
Il n'y a pas de différence significative entre les deux types d'interactions.

résultats suggèrent que, pour la population du "Premier cycle", la rétention de proies dans la toile suivie de l'ingestion de certaines proies piégées n'a pas d'effet sur la construction de la toile suivante.

Pour les deux populations naturelles étudiées, les Araignées ayant été en interaction avec des congénères l'ont également été avec des proies au cours de la journée. Afin de tester si les interactions avec les congénères en général ont un effet sur la construction de la toile suivante, nous comparons le comportement d'Araignées ayant eu des interactions avec proies et congénères au cours des observations à celui d'Araignées ayant eu des interactions avec les proies uniquement ; les données ne permettant une analyse que pour la population du "Premier cycle". Les comparaisons du pourcentage d'Araignées renouvelant leur toile (Test exact de Fisher : NS) (Tab. 11), et de la distribution du moment de construction au cours de la nuit (Test du χ^2 : $\chi^2_{8}=2,78$ NS) (Fig. 32b) ne révèlent pas de différence significative entre ces deux groupes d'Araignées. La comparaison des caractéristiques des toiles entre les deux groupes d'Araignées ne montre pas de différence significative d'une part pour les toiles construites la veille des observations (Test de Mann-Whitney, Diamètre : $N_1=57$ $N_2=19$ $U=1,85$; Maille : $N_1=58$ $N_2=18$ $U=1,44$; Longueur du fil : $N_1=55$ $N_2=18$ $U=0,35$ NS) (Fig. 35), ni d'autre part pour les toiles construites à l'issue des observations (Test de Mann-Whitney, Diamètre : $N_1=57$ $N_2=18$ $U=0,90$; Maille : $N_1=57$ $N_2=19$ $U=1,03$; Longueur du fil : $N_1=53$ $N_2=16$ $U=1,04$ NS) (Fig. 36). De plus, les toiles construites la veille et à l'issue des observations ne sont pas significativement différentes d'une part pour les Araignées ayant eu des interactions avec proies et congénères (Test de Wilcoxon, Diamètre : $N=15$ $Z=-0,20$; Maille : $N=14$ $Z=-0,97$; Longueur du fil : $N=14$ $Z=-1,35$ NS), et d'autre part pour les Araignées ayant eu des interactions avec les proies uniquement (Test de Wilcoxon, Diamètre : $N=44$ $Z=-0,38$; Maille : $N=45$ $Z=-0,72$; Longueur du fil : $N=41$ $Z=-0,06$ NS). Ces résultats suggèrent que les interactions observées avec les congénères n'ont pas d'effet sur la construction de la toile suivante.

Pour les données relevées lors de l'étude de la population du "Premier cycle", la méthode d'observation utilisée (par périodes de temps fixe passé devant chaque zone) permet une approche quantitative de l'influence des interactions avec les proies mise en évidence qualitativement. Des analyses reliant les caractéristiques des toiles construites par les Araignées à l'issue de la journée d'observation aux différents types d'interactions observés entre ces Araignées et les proies au cours de cette journée, montrent que le diamètre des toiles

Figure 37 : Régression simple du diamètre (a,b), de la maille (c,d) et de la longueur du fil de capture de la toile (e,f) sur le nombre de rétentions (a,c,e) et sur le nombre de captures de proies par minute et par Araignée (b,d,f) observés dans la population du "Premier cycle"



est positivement relié au nombre de rétentions observées par minute et par Araignée (Régression simple : $F_{1,84}=7,46$ $R^2=0,08$ $P=0.008$) et au nombre de captures observées par minute et par Araignée (Régression simple : $F_{1,80}=9,19$ $R^2=0,10$ $P=0.003$) (Fig. 37a,b). Des analyses similaires ne révèlent que des tendances non significatives pour la maille de la toile (Régression simple, Rétentions/mn/Araignée : $F_{1,85}=3,06$ $R^2=0,03$ $P=0.084$; Captures/mn/Araignée : $F_{1,81}=3,04$ $R^2=0,04$ $P=0.085$) (Fig. 37c,d), et pour la longueur du fil de la spirale de capture (Régression simple, Rétentions/mn/Araignée : $F_{1,76}=2,72$ $R^2=0,03$ $P=0.103$; Captures/mn/Araignée : $F_{1,72}=2,73$ $R^2=0,04$ $P=0.103$) (Fig. 37e,f).

Les conséquences des événements vécus par une Araignée avec une toile, i.e. les interactions de nature différente avec les proies et les congénères, sur la construction de la toile suivante sont résumées dans le Tableau 12.

II.5. Conclusion

L'étude de la distribution des Araignées de chaque population montre qu'elles sont réparties de manière agrégative, tout en maintenant une distance minimale entre elles ; ces Araignées sont territoriales, et le territoire défendu contre l'intrusion des congénères apparaît se limiter à la toile de l'Araignée. Ce type de répartition décrit chez *Zygiella x-notata* par Leborgne & Pasquet (1987a) semble être une caractéristique générale de cette espèce. Cette structuration a effectivement été mise en évidence sur différentes populations naturelles (Leborgne & Pasquet 1987a ; Kremer 1989a) ; elle a également été observée à différents stades de développement (Kremer 1989b), et nous la retrouvons à plusieurs reprises au cours de la vie d'adulte des femelles.

La position des Araignées dans le système retraite-toile varie au cours de la journée, et ces variations sont liées à leur activité. Les sorties de la retraite au cours des périodes diurnes et nocturnes correspondent au moment de capture des proies et aux périodes de démontage et de reconstruction de la toile.

La comparaison avec l'étude réalisée par Ridwan (1993), sur une population naturelle occupant les arbres d'un patio (supports disponibles sur deux dimensions et non en alignement), montre que les taux et moments de captures sont relativement similaires à nos résultats (Tab. 7 et Fig. 15) : 0,76 proies/toile pour une période de captures allant de 11h à

Tableau 12 : a) Influence des événements vécus par une Araignée avec une toile sur la construction de la toile suivante

Nature de l'interaction	Renouvellement de la toile	Moment de reconstruction	Taille de la toile	Maille de la toile	Investissement dans la spirale de capture
Aucune	/	/	Tendance à la réduction	NS	Tendance à la réduction
Proies	/	/	NS	NS	NS
Passage	/	/	NS	NS	NS
Rétention	/	/	NS	NS	NS
Rétention + Ingestion	/	/	NS	Augmentation	Réduction
Proies + Congénères	/	/	NS	NS	NS

Pour chaque nature d'interaction, les résultats sont obtenus par comparaison des caractéristiques des toiles construites la veille et à l'issue des observations ; les données du renouvellement de la toile et du moment de construction la veille des observations n'étant pas connues.

b) Comparaison de l'influence sur la construction de la toile suivante des interactions de nature différente

Nature de l'interaction	Renouvellement de la toile	Moment de reconstruction	Taille de la toile	Maille de la toile	Investissement dans la spirale de capture
Proies	NS	NS	>	NS	>
Passage	NS	NS	NS	NS	>
Rétention	NS	NS	>	NS	>
Rétention + Ingestion	NS	NS	NS	NS	NS
Proies + Congénères	NS	NS	NS	NS	NS

Pour chaque nature d'interaction avec les proies, les résultats sont obtenus par comparaison avec les Araignées n'ayant eu aucune interaction avec proies et congénères. Pour les Araignées ayant eu des interactions avec proies et congénères au cours de la journée, les effets sur la construction de la toile suivante sont comparés à ceux observés pour les Araignées ayant eu des interactions avec les proies uniquement.

18h avec un taux maximum entre 14h et 16h. Nous notons cependant l'existence de captures nocturnes représentant respectivement 5 % et 10 % du total des captures observées pour les populations du "Gymnase" et du "Premier cycle". La quasi-totalité des proies capturées au cours de la période nocturne sont des Tipules (Diptera, Tipulidae) qui utilisent les vitres comme support pour passer la nuit, et dont la longueur varie de 10 à 20 mm ; ils constituent l'essentiel de la gamme des proies de grande taille capturées par les Araignées suivies.

Comme pour l'étude du "Premier cycle", Ridwan (1993) constate un démontage progressif de la toile en début de période nocturne, de 21h à 2h, suivie d'une phase de reconstruction de 1h à 7h ; dans nos études le pic de construction maximal est cependant décalé vers la fin de nuit (4h-7h contre 2h-4h pour Ridwan) ce qui correspond au moment de construction observé par Ramousse & Le Guelte (1984). Le décalage des pics de construction entre ces études n'a pas d'explication évidente ; il n'est vraisemblablement pas lié à des conditions photopériodiques différentes puisque les observations ont été faites au même moment de l'année (Septembre-Octobre). Il pourrait être dû pour certaines Araignées aux captures nocturnes que nous avons observées et à l'ingestion de ces proies qui retarderaient la reconstruction de la toile, mais ceci n'est valable que pour une partie de la population ; toutes les Araignées ne réalisant pas de captures nocturnes.

Nous remarquons également que les Araignées ne semblent pas profiter du pic de passages de proies en début de matinée (8h-9h) correspondant à l'envol des Insectes, notamment des Tipules, et ce malgré le nombre important d'impacts relevé (cf. Fig. 15). Au vu du peu de rétentions de proies observées, les capacités de rétention des toiles pourraient ne pas encore être optimales à ce moment de la journée ; cependant, ceci semble paradoxal puisque nous savons que ces capacités diminuent au cours du temps et avec le taux d'humidité ambiant (Ridwan 1993 ; Jacomme 1999), alors qu'en début de matinée les toiles sont fraîches et le taux d'humidité est le plus élevé de la journée.

Nos résultats montrent qu'en réponse aux variations temporelles (entre les différentes journées d'observation) et spatiales (entre des zones de caractéristiques différentes) des conditions environnementales (photopériode, température et humidité, disponibilité en proies, densité de congénères) *Zygiella x-notata* présente une certaine plasticité comportementale dans l'occupation et l'exploitation du milieu. Ainsi les variations de la position des Araignées dans le système retraite-toile en fin de période diurne, correspondant à une sortie plus précoce de la retraite au fil des journées, et au cours de la période nocturne, correspondant à la construction de plus en plus tardive de la toile au cours de la saison, semblent liées aux variations photopériodiques.

Le passage d'un rythme de reconstruction journalier à un rythme moins régulier est vraisemblablement lié à la diminution de la température au cours de la saison : la production de la soie et la mise en place de la toile sont plus coûteuses en temps et en énergie avec la diminution de la température, la réduction du rythme de construction et la conservation d'une même toile sur deux jours consécutifs ou plus constituent donc une économie d'énergie pour l'Araignée. De plus, la diminution de la température s'accompagne d'une réduction du nombre moyen de rétentions observées ; par conséquent, les dégâts occasionnés à la toile sont réduits, et celle-ci ne nécessite pas forcément d'être reconstruite en fin de journée, bien que ses capacités d'interception et de rétention diminuent au cours du temps (Ridwan 1993 ; Jacomme 1999).

Au sein des deux populations, le moment de construction de la toile par les Araignées varie au cours de la saison. Si l'on compare les dates auxquelles les deux études ont été réalisées (bien que ce soit sur deux populations différentes, à une année d'intervalle), on note que la première journée d'observation au "Premier cycle" a été réalisée au même moment de l'année que les trois premières journées au "Gymnase", et que les deuxième et troisième journées du "Premier cycle" ont respectivement eu lieu environ une semaine plus tôt et plus tard que la cinquième journée du "Gymnase". Si nous comparons les résultats de ces études, il semblerait que les Araignées retardent régulièrement la construction de leur toile en suivant les variations photopériodiques jusqu'à un moment de l'année (fin Septembre-début Octobre) où certaines d'entre elles changeraient de comportement et commenceraient à construire plus tôt. Ce changement pourrait être lié aux basses températures relevées à ce moment de l'année : les températures moyennes au niveau des populations du "Gymnase" (cf. Fig. 18) et du "Premier cycle" sont respectivement inférieures de plus de 5 °C et 9 °C aux relevés réalisés début Septembre. Construire une toile nécessitant plus de temps à plus basse température, les Araignées pourraient s'adapter en commençant de construire plus tôt.

Les variations des caractéristiques des toiles construites au cours du temps peuvent également traduire une adaptation des Araignées à la diminution de la température et de la disponibilité en proies : les Araignées du "Gymnase" augmentent la taille de leur toile, ce qui pourrait accroître leur probabilité d'intercepter des proies plus rares au fil de la saison, tout en maintenant le même investissement dans la toile par une augmentation de la taille de la maille ; les Araignées du "Premier cycle" diminuent leur investissement dans la spirale de capture, ce qui leur permet d'économiser de l'énergie, tout en maintenant la même taille de toile par une augmentation de la taille de la maille. Les Araignées des deux populations gèrent différemment la taille et la structure de leur toile en fonction de leur investissement matériel.

Les variations des moments de capture suivent les variations des moments de passage et de rétention des proies, de même les variations des tailles des proies capturées suivent les variations des tailles des proies de passage et des proies retenues par la toile (observations personnelles) ; ceci permettrait à l'Araignée de maintenir un nombre moyen de captures malgré les variations de la disponibilité en proies au cours du temps.

Les distances au plus proche voisin et les tailles de toile plus petites sur les zones de forte densité en Araignées par rapport aux zones de faible densité révèlent une adaptation de la part des Araignées de leur occupation de l'espace à la présence de congénères.

Le comportement de construction des Araignées est variable : variabilité du rythme et du moment de construction, des caractéristiques des toiles. Cette variabilité se manifeste entre les zones de différente densité en Araignées et entre les zones de différente disponibilité en proies suggérant que la présence de proies et de congénères pourrait influencer le comportement des Araignées. Nous avons donc déterminé les interactions existant au cours de la journée entre l'Araignée, ses proies et ses congénères, ainsi que leurs conséquences éventuelles sur la construction de la toile suivante (Tab. 12).

Les passages d'Insectes à proximité de l'Araignée et de sa toile sont des interactions à distance entre Araignées et proies potentielles. Ces passages n'entraînent pas de réponse immédiate apparente de la part des Araignées, mais le fait que les Araignées ayant été confrontées uniquement à des passages de proies au cours de la journée maintiennent le même investissement dans la toile d'une journée à l'autre, alors que les Araignées n'ayant eu aucune interaction tendent à diminuer leur investissement, suggère que les Araignées qui perçoivent les passages d'Insectes à proximité de leur toile en tiennent compte lors de la reconstruction.

Lors de la rétention d'une proie dans la toile, cette dernière constitue l'interface d'interaction entre l'Araignée et la proie. La majorité des rétentions n'entraînent pas de réponse immédiate de l'Araignée, mais, comme pour les passages d'Insectes, les Araignées ayant été confrontées uniquement à des rétentions de proies sans présenter de réponse prédatrice vis à vis de ces proies maintiennent la même taille de toile et le même investissement dans la spirale de capture d'une journée à l'autre.

Certaines rétentions de proies dans la toile provoquent une réponse prédatrice de la part de l'Araignée, et la détection, la capture et l'ingestion des proies piégées entraînent lors de la reconstruction de la toile une diminution de l'investissement dans la spirale de capture, qui se traduit au niveau de la structure de la toile par une augmentation de la taille de la maille. Une telle réduction de l'investissement dans la construction de la toile suite à la capture et l'ingestion de proies a, par ailleurs, été démontrée au laboratoire (Venner et al. 2000).

Nos données montrent également l'existence d'un effet quantitatif des rétentions et des captures de proies réalisées au cours de la journée sur la taille des toiles construites au cours de la nuit suivante (corrélation positive). L'absence d'effet sur la longueur du fil de la spirale de capture indique que les Araignées ne modifieraient pas leur investissement dans la toile en fonction de la quantité de proies piégées, mais moduleraient la taille et la structure de leur toile.

La plupart des interactions entre congénères sont très furtives, et se limitent à des échanges vibratoires via la toile qui constitue l'interface de communication. Certaines interactions conduisent à des contacts directs qui s'initient par des menaces et peuvent déboucher sur un combat si aucun des congénères ne se retire avant. L'effet éventuel des contacts directs n'a pu être isolé de celui des contacts via la toile par manque d'effectifs pour l'analyse, mais d'une manière générale, les interactions avec les congénères n'ont pas d'effet sur la construction de la toile suivante. Cependant, la différence de taille et d'investissement dans la spirale de capture des toiles construites en fonction de la densité d'Araignées suggère que la présence de proches voisins pourrait avoir un effet limitant sur la construction de la toile, comme cela a été mis en évidence par Leborgne & Pasquet (1987a) dans le phénomène d'alternance des tailles des toiles.

L'étude des populations naturelles visait à déterminer si les événements vécus par l'Araignée sur sa toile, et plus particulièrement les interactions avec les proies et les congénères, avaient une influence sur la reconstruction de la toile. Certains travaux avaient montré que la présence de proies pouvait entraîner des modifications de la taille des toiles (Pasquet et al. 1994), et que la consommation de proies pouvait conduire à une diminution de l'investissement des Araignées dans la construction (Sherman 1994 ; Pasquet et al. 1999) ; mais peu de données existaient sur l'influence des congénères sur la construction (Kremer et al. 1987 ; Leborgne & Pasquet 1987a).

Nos données de terrain montrent que, lors de la construction de la toile, l'Araignée prend en compte les interactions qu'elle a pu avoir avec les proies au cours de la journée (Tab. 12). En l'absence d'information liée à la présence de proies dans le milieu, les Araignées semblent réduire leur investissement dans la toile ce qui leur permettrait d'économiser de l'énergie en l'absence de retour alimentaire. Les Araignées ayant eu des informations sur la présence de proies - passages, rétentions - mais n'en ayant pas capturé maintiennent le même investissement d'une journée à l'autre. Les Araignées ayant capturé et ingéré des proies réduisent leur investissement dans la toile ; l'énergie acquise pourrait ainsi être allouée au développement de l'Araignée et à la production d'œufs (Sherman 1994). L'étude des

interactions entre congénères dans les conditions naturelles pose problème du fait des difficultés d'observation ; peu d'interactions ont pu être suivies, et elles n'ont pas eu d'effet sur la construction de la toile des Araignées impliquées (Tab. 12), même si la présence de proche voisin semble avoir un effet limitant sur l'occupation de l'espace.

Les interactions avec les proies et la présence de congénères à proximité influencent la construction de la toile chez *Zygiella x-notata*. Au sein des agrégats, les Araignées, en compétition pour les ressources du milieu, doivent tenir compte de l'influence de ces deux facteurs à la fois. Nous allons donc nous intéresser aux mécanismes qui sous-tendent ces décisions, aux informations prises en compte par l'Araignée.

Chapitre III

Construction de la toile en présence de proies et de congénères

Les études réalisées sur des populations naturelles illustrent que *Zygiella x-notata* est confrontée à de nombreux facteurs variant dans le temps et l'espace : variation de la température et du taux d'humidité au cours de la journée et au cours de la saison, variation de la disponibilité en proies le long des structures d'accueil et au cours du temps, variation de la densité de congénères le long des supports. Des observations ponctuelles sur ces populations ou d'autres occupant le même type de biotope révèlent des risques de prédation et de parasitisme : attaques de guêpes (observations personnelles), découverte de pontes parasitées (Venner, communication personnelle).

Nos données montrent également que ces Araignées font preuve d'une certaine plasticité qui leur permettrait d'adapter leur comportement de construction aux variations des conditions environnementales : variation des caractéristiques des toiles au cours du temps, en fonction de la densité d'Araignées le long des supports, et en réponse à certaines interactions avec les proies.

Le but de l'étude suivante est de déterminer si *Zygiella x-notata* est capable de prendre en compte simultanément la présence de proies et de congénères lors de la construction de la toile. La mise en évidence de telles capacités de gestion de son comportement révélerait des capacités d'adaptation au milieu complexe, multifactoriel, dans lequel vit cette espèce ; adaptation nécessaire à la vie et la reproduction des Araignées.

Des études antérieures ont mis en évidence au laboratoire que les Araignées pouvaient modifier leur comportement de construction de la toile en réponse aux proies ou aux congénères. La présence de proies affecte le taux de construction, le moment et la durée de la construction, ainsi que la taille de la toile (Pasquet et al. 1994) ; tandis que la présence d'un congénère influence la taille de la toile (Kremer et al. 1987). A partir de ces données, nous pouvons avancer des prédictions quant à l'influence simultanée de ces deux facteurs sur la construction de la toile ; cependant, la précision de nos prédictions est limitée, puisque les études antérieures ne sont pas homogènes du point de vue des paramètres mesurés. Concernant la taille de la toile, au sein d'un couple d'Araignées (deux femelles adultes) placées dans la même enceinte, comme la présence d'un congénère n'a pas d'effet sur la première Araignée qui construit sa toile (Kremer et al. 1987), nous nous attendons en présence simultanée de proies et d'un congénère à un effet sur la première Araignée similaire à celui dû à la présence de proies uniquement, à savoir une diminution de la taille de la toile (Pasquet et al. 1994). Tandis que pour l'Araignée construisant en second, les effets isolés des proies (Pasquet et al. 1994) et du congénère (Kremer et al. 1987) allant dans le même sens, nous pouvons prédire que l'association des deux facteurs devrait conduire à une réduction

importante de la taille de la toile. Quant aux paramètres mesurés pour lesquels les données antérieures sont incomplètes, nous envisageons que les effets individuels des facteurs pourraient agir dans le même sens ou dans des sens opposés, et qu'alors les Araignées mises en présence des deux facteurs en même temps devraient respectivement développer une réponse synergique ou une réponse intermédiaire aux réponses à chacun des facteurs. Dans les deux cas, le comportement des Araignées permettrait de conclure à la prise en compte simultanément des deux facteurs environnementaux dans les processus de décision. Afin de tester ces prédictions, nous plaçons au laboratoire des Araignées dans différentes situations environnementales.

III.1. Influence des proies et des congénères sur la construction de la toile

III.1.1. Protocole expérimental

Les expériences ont été réalisées au laboratoire en Octobre-Décembre 1996, Septembre-October 1997 et Janvier-Février 1998. Les Araignées sont pesées, mesurées et marquées avant l'expérience, puis introduites dans des cadres expérimentaux (Fig. 4) à la transition obscurité/lumière du cycle d'éclairage (t_0).

Les Araignées sont allouées au hasard à quatre groupes expérimentaux : un groupe dans lequel il y a seulement une Araignée par cadre (groupe "contrôle", $N=94$), un groupe dans lequel il y a une Araignée et quatre mouches (*Calliphora vomitaria*) par cadre (groupe "proies", $N=84$), un groupe dans lequel il y a deux Araignées par cadre (groupe "araignée", $N=81$), et un groupe dans lequel il y a simultanément deux Araignées et quatre mouches par cadre (groupe "araignée + proies", $N=61$). Araignées et proies sont introduites au même moment (t_0) dans les cadres. Initialement le même nombre d'Araignées a été assigné à chaque groupe, mais nous avons exclu de l'analyse les Araignées ayant pondu au cours de l'expérience ou ayant consommé les proies ou le congénère mis en leur présence, en raison des changements de l'état interne et du comportement de construction que ces événements peuvent produire chez ces Araignées (cf. I.3.1.). De plus, pour les groupes "araignée" et "araignée + proies", nous n'avons pris en compte que les couples d'Araignées où les deux individus peuvent être conservés pour l'analyse (pas de ponte ni de consommation de proies/congénère pendant l'expérience).

Les observations débutent à t_0 et se déroulent sur 72 heures : toutes les demi-heures pendant 24 heures, puis à 48h et 72h. Le nombre d'Araignées tissant une toile est comptabilisé, le moment et la durée de la construction sont relevés, de même que le diamètre et la taille de la maille de la toile construite.

Afin d'étudier la distribution du nombre d'Araignées construisant une toile au cours du temps, nous divisons la période d'observation en trois périodes égales : 0h-24h, 24h-48h et 48h-72h. Nous définissons les "Araignées anticipantes" comme les Araignées des groupes "proies", "araignée" et "araignée + proies" qui construisent une toile avant 18h (après t_0), parce que quasiment toutes les Araignées du groupe "contrôle" (65/66) construisent après ce laps de temps. Pour chacune des trois périodes de l'expérience, nous considérons pour les comparaisons entre groupes seulement les Araignées qui n'ont pas construit au cours des périodes précédentes.

Dans les groupes "araignée" et "araignée + proies", les deux Araignées de chaque couple peuvent décider de construire une toile ; leurs moments de construction sont alors différents. Nous divisons donc ces groupes "araignée" et "araignée + proies" en deux sous-groupes : le sous-groupe "premières araignées" pour les Araignées construisant en premier dans un couple, et le sous-groupe "secondes araignées" pour les Araignées construisant en second. Quand seule une des Araignées d'un couple tisse, cette Araignée est allouée au sous-groupe "premières araignées", et l'Araignée ne construisant pas de toile à l'autre sous-groupe. Quand les deux Araignées d'un couple ne tissent pas, nous répartissons au hasard ces deux Araignées entre les deux sous-groupes.

Pour comparer le nombre d'Araignées construisant une toile à différents moments (18h, 72h) et durant les différentes périodes (0h-24h, 24h-48h, 48h-72h) d'observation, nous cumulon les données des trois années (1996, 1997, 1998). Nous avons choisit cette méthode puisque les conditions expérimentales sont identiques d'une année à l'autre, et que nous avons testé chaque année le même nombre d'Araignées pour chacun des quatre groupes expérimentaux.

Dans les groupes "araignée" et "araignée + proies", les deux Araignées décident de construire ou non et quand construire. Elles constituent un sous-groupe "premières araignées" et un sous-groupe "secondes araignées". Les Araignées de ces sous-groupes ne sont pas randomisées puisqu'elles sont séparées à partir du moment de construction de la toile qui dépend de l'Araignée elle-même ; par conséquent, nous ne pouvons comparer les données de ces sous-groupes à celles des groupes "contrôle" et "proies" randomisés. Pour faire ces

comparaisons, nous scindons les groupes "contrôle" et "proies" en deux sous-groupes : "premières contrôles" et "secondes contrôles", "premières proies" et "secondes proies". Parmi les Araignées des groupes "contrôle" et "proies" nous tirons au hasard des couples d'Araignées, et pour chaque couple nous assignons l'Araignée construisant en premier au sous-groupe "premières contrôles" ou "premières proies", et l'Araignée construisant en second au sous-groupe "secondes contrôles" ou "secondes proies". Pour chaque groupe, afin d'éviter tout biais d'appariement, nous répétons cette procédure 20 fois ; ainsi, nous obtenons 20 fois un nombre d'Araignées construisant une toile. Au final, nous utilisons la médiane de ce nombre pour les comparaisons.

Pour les analyses de fréquence, nous utilisons des Tests du χ^2 pour les comparaisons globales des groupes expérimentaux, et des Tests exacts de Fisher pour les comparaisons deux à deux ; et afin de réduire la probabilité de rejeter l'hypothèse nulle par erreur du fait des tests multiples réalisés, nous appliquons le Test séquentiel de Bonferroni (Rice 1989). Pour l'analyse de la durée de construction et des caractéristiques de la toile, nous utilisons une ANOVA à trois facteurs pour étudier simultanément l'effet de l'année et de la présence de proies et d'un congénère ; une interaction significative entre la présence de proies et la présence d'un congénère indiquerait que les deux facteurs interagissent dans le groupe "araignée + proies".

III.1.2. Résultats

III.1.2.1. Caractéristiques des Araignées étudiées

Les expériences ont été réalisées sur trois populations d'Araignées (1996, 1997, 1998). L'analyse du poids et de la longueur céphalothorax-abdomen des Araignées étudiées montre que celles-ci sont significativement plus lourdes et plus grandes en 1997 qu'en 1996 et 1998 (Tab. 13). Cependant, il n'y a pas de différence significative des caractéristiques des Araignées entre les quatre groupes expérimentaux. Les Araignées sont donc bien réparties, selon leur poids et leur longueur, de façon homogène entre les groupes, et l'effet de l'année agit dans le même sens sur chacun de ces groupes.

Tableau 13 : Poids et longueur totale des Araignées étudiées

Année		Poids (mg)		Longueur (mm)	
<i>N</i>		$\bar{X} \pm SE$		$\bar{X} \pm SE$	
1996	127	41,2 $\pm$ 0,7		6,29 $\pm$ 0,04	
1997	165	52,7 $\pm$ 1,1		6,94 $\pm$ 0,05	
1998	172	39,4 $\pm$ 0,5		6,35 $\pm$ 0,03	

Facteur		Poids			Longueur		
		<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Groupe		3	0,18	0.909	3	0,52	0.670
Année		2	73,63	<0.0001	2	70,55	<0.0001
Groupe $\times$ année		6	0,26	0.956	6	0,31	0.933

L'analyse statistique correspond à une ANOVA à deux facteurs : le groupe expérimental et l'année. L'interaction entre ces facteurs est également présentée.

III.1.2.2. Pourcentage de construction de la toile

A la fin de l'expérience (t=72h), le pourcentage d'Araignées ayant construit une toile diffère significativement entre les sous-groupes (Test du χ^2 : $\chi^2=131,81$ $P<0.001$) (Tab. 14 ; Fig. 38).

La présence de proies stimule la construction de la toile. Dans le groupe "proies", un plus grand pourcentage d'Araignées construit une toile que dans le groupe "contrôle" (Tab. 14).

La présence d'un congénère n'affecte pas la construction de la toile. Dans le groupe "araignée", les deux sous-groupes ne diffèrent pas de ceux du groupe "contrôle" (Tab. 14).

Dans le groupe "araignée + proies", le sous-groupe "premières araignées" ne diffère pas du sous-groupe "premières contrôles" (Tab. 14) ; cependant, malgré cette absence de différence significative, les pourcentages de construction (87,6 % pour le groupe "araignée", 91,5 % pour le groupe "contrôle", 96,7 % pour le groupe "araignée + proies", et 100 % pour le groupe "proies") semblent indiquer un effet des proies.

Pour le sous-groupe "secondes araignées", un plus grand pourcentage d'Araignées construit une toile que dans le sous-groupe "secondes contrôles" (Tab. 14). Le pourcentage de construction du sous-groupe "secondes araignées" du groupe "araignée + proies" ne diffère pas de celui du sous-groupe "secondes proies".

Tableau 14 : Pourcentage d'Araignées construisant une toile dans les différents groupes expérimentaux

Groupe Sous-groupe	Nombre d'Araignées testées	Pourcentage de construction	<i>P</i>
Contrôle	94	68,7	
<i>Premières contrôles</i>	47	91,5	
<i>Secondes contrôles</i>	47	44,7	
Proies	84	90,5	0.0004
<i>Premières proies</i>	42	100,0	0.119
<i>Secondes proies</i>	42	80,9	0.0005
Araignée	162	63,6	0.419
Premières araignées	81	87,6	0.571
Secondes araignées	81	39,5	0.582
Araignée + proies	122	91,8	<0.0001
Premières araignées	61	96,7	0.400
Secondes araignées	61	86,9	<0.0001

Les sous-groupes déterminés au hasard à l'intérieur des groupes "contrôle" et "proies" (cf. III.1.1.) sont en italique. La valeur *P* est le résultat statistique de la comparaison, par un Test exact de Fisher, de chaque sous-groupe avec le sous-groupe "contrôle" correspondant. Toutes les comparaisons significatives à $P < 0.005$ restent significatives après le Test séquentiel de Bonferroni.

III.1.2.3. Distribution de la construction de la toile au cours du temps

Le pourcentage de construction de la toile diffère significativement entre les sous-groupes pour chacune des deux premières périodes (Test du χ^2 , 0h-24h : $\chi^2=141,24$ $P<0.001$; 24h-48h : $\chi^2=37,67$ $P<0.001$) (Fig. 38). Pour la troisième période, les tests statistiques ne sont pas valides parce que trop de valeurs espérées sont égales à zéro, très peu d'Araignées construisent après 48h.

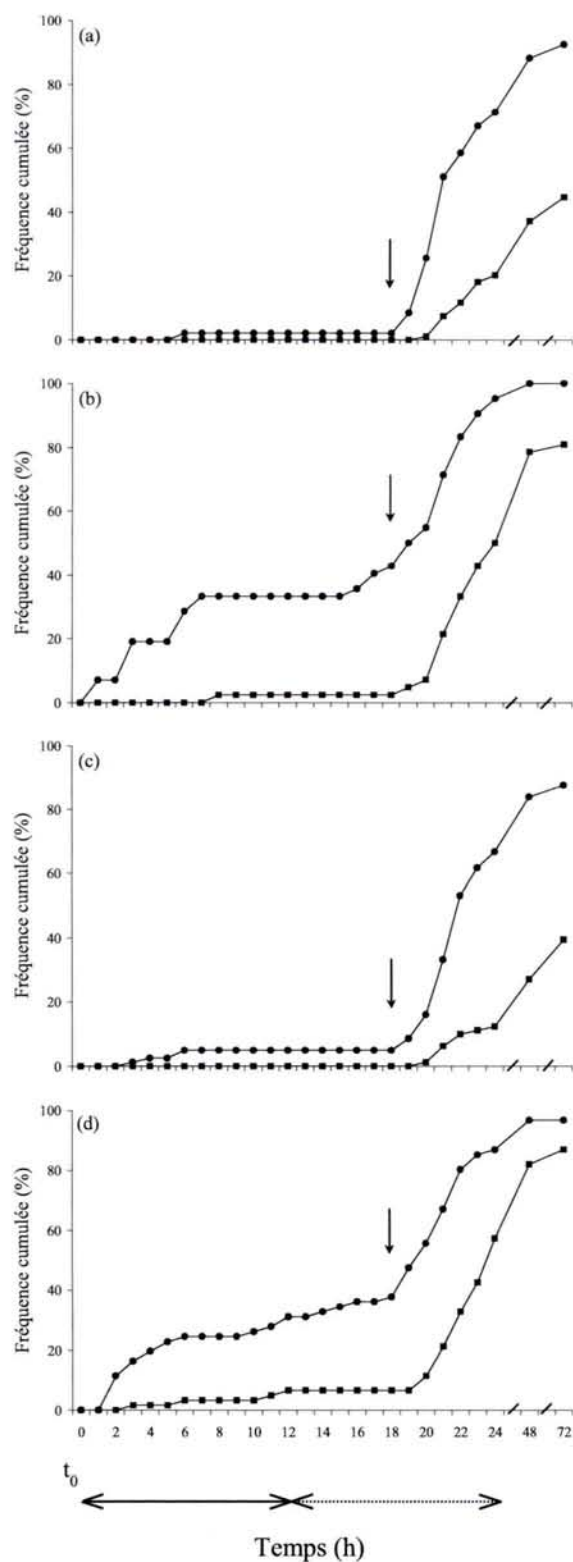
Dans le groupe "proies", 22,6 % des Araignées anticipent la construction de la toile et construisent avant les Araignées du groupe "contrôle" (Test exact de Fisher : $P<0.001$, après correction de Bonferroni) (Fig. 38), et un plus grand pourcentage d'Araignées de ce groupe que dans le groupe "contrôle" construit durant la première période (Test exact de Fisher, 0h-24h : $P<0.001$; 24h-48h et 48h-72h : NS, après correction de Bonferroni). La présence de proies stimule donc la construction de la toile durant les premières 24 heures, et certaines Araignées anticipent la construction.

Dans le groupe "araignée", seulement 4,9 % des Araignées du sous-groupe "premières araignées" et aucune du sous-groupe "secondes araignées" anticipent la construction de la toile et construisent avant les Araignées de leur sous-groupe "contrôle" respectif (Test exact de Fisher : NS) (Fig. 38). De plus, le pourcentage d'Araignées construisant une toile dans les deux sous-groupes du groupe "araignée" ne diffère pas du "contrôle" pour chaque période (Test exact de Fisher : NS) (Fig. 38). La présence d'un congénère n'affecte donc pas la construction de la toile au cours du temps.

Dans le groupe "araignée + proies", 37,7 % des Araignées du sous-groupe "premières araignées" anticipent la construction de la toile et construisent avant les Araignées du sous-groupe "premières contrôles" (Test exact de Fisher : $P<0.005$, après correction de Bonferroni) (Fig. 38). Le pourcentage d'Araignées construisant une toile entre le sous-groupe "premières araignées" et le sous-groupe "premières contrôles" ne diffère pas pour chaque période (Test exact de Fisher : NS) (Fig. 38) ; cependant, malgré cette absence de différence significative, les pourcentages de construction pour la première période (66,7 % pour le groupe "araignée", 72,3 % pour le groupe "contrôle", 86,9 % pour le groupe "araignée + proies", et 92,9 % pour le groupe "proies") semblent indiquer un effet des proies.

Pour le sous-groupe "secondes araignées" du groupe "araignée + proies", 6,6 % des Araignées anticipent la construction de la toile et construisent avant les Araignées du sous-groupe

Figure 38 : Pourcentage cumulé d'Araignées construisant une toile au cours des 72 heures d'observation pour les différents groupes



Groupes (a) "contrôle", (b) "proies", (c) "araignée", et (d) " araignée + proies". En (a) et (b) : • représente le sous-groupe "premières contrôles" ou "premières proies", et ■ le sous-groupe "secondes contrôles" ou "secondes proies". En (c) et (d) : • et ■ représentent respectivement les "premières araignées" et "secondes araignées" des couples d'Araignées. Dans chaque graphe, la flèche indique le nombre d'Araignées qui construisent avant 18h donc qui anticipent la construction de la toile. Au bas de la figure, les lignes continue et en pointillés indiquent respectivement les périodes diurne et nocturne, et t_0 correspond à l'introduction des Araignées dans le cadre.

"secondes contrôles" (Test exact de Fisher : NS) (Fig. 38), et un plus grand pourcentage d'Araignées construit que dans le sous-groupe "secondes contrôles" durant la première période (Test exact de Fisher, 0h-24h : $P < 0.005$; 24h-48h et 48h-72h : NS, après correction de Bonferroni) (Fig. 38). Le comportement des "secondes araignées" du groupe "araignée + proies" ne diffère pas de celui des Araignées du sous-groupe "secondes proies".

III.1.2.4. Durée de construction de la toile

Il n'y a pas d'effet de l'année sur la durée de construction de la toile (Tab. 15). La présence de proies entraîne une réduction significative de la durée de construction, tandis que la présence d'un congénère n'a pas d'effet sur ce paramètre (Tab. 15 ; Fig. 39a). L'interaction entre ces deux facteurs n'est pas significative (Tab. 15) indiquant qu'ils n'ont pas d'effet croisé, et que seule la présence de proies affecte la durée de construction de la toile.

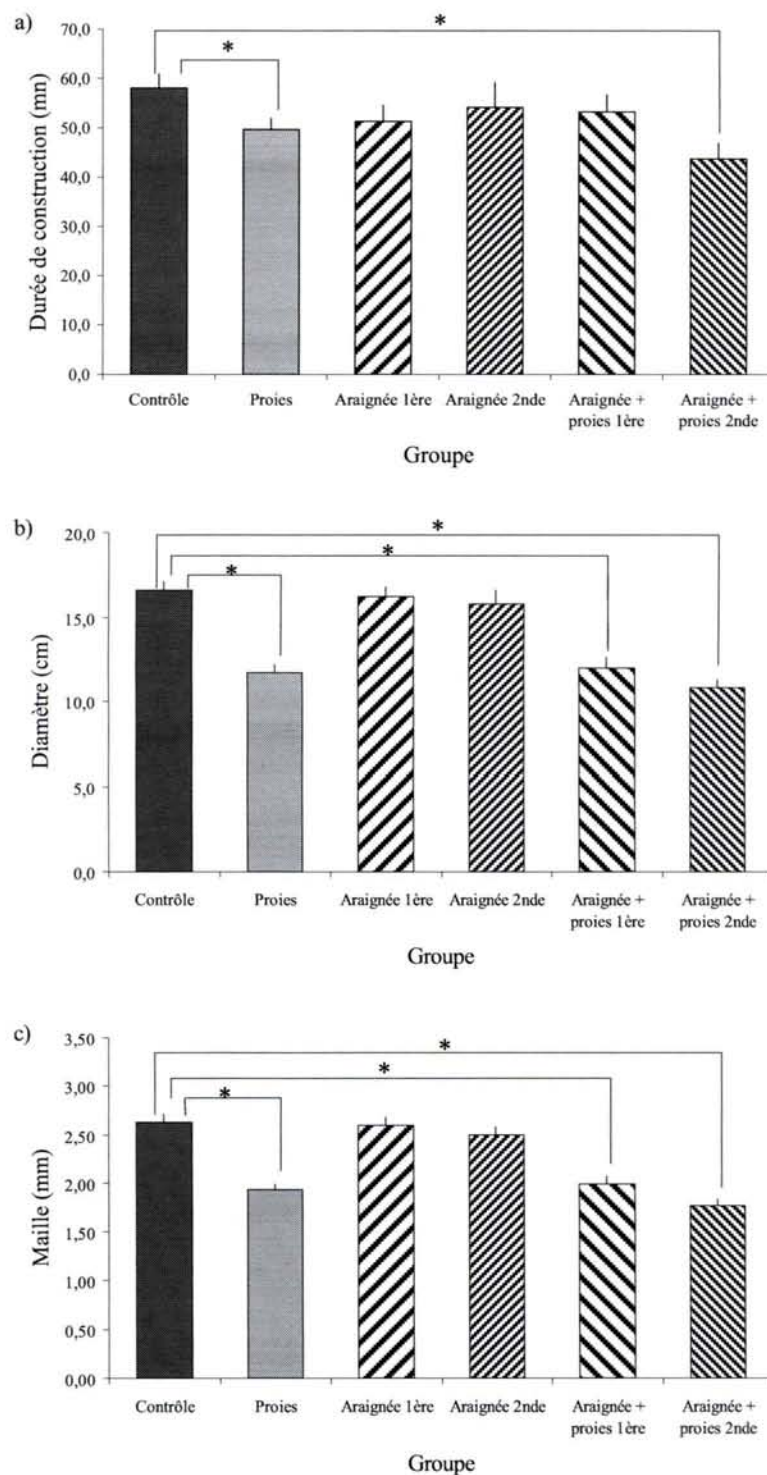
Tableau 15 : Durée de construction de la toile

Traitement	Durée de construction (mn)		
	<i>N</i>	$\bar{X} \pm SE$	
1996	69	50,9 $\pm$ 2,4	
1997	97	50,5 $\pm$ 2,1	
1998	72	54,1 $\pm$ 2,4	
Présence de proies	134	49,6 $\pm$ 1,7	
Absence de proies	104	54,4 $\pm$ 2,0	
Présence d'un congénère	143	50,6 $\pm$ 1,8	
Absence d'un congénère	95	53,4 $\pm$ 1,8	

Facteur	Durée de construction		
	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Présence de proies	1	4,11	0.044
Présence d'un congénère	1	1,20	0.275
Année	2	0,44	0.647
Présence de proies $\times$ présence d'un congénère	1	1,33	0.249

L'analyse statistique correspond à une ANOVA à trois facteurs : la présence de proies, la présence d'un congénère et l'année. L'interaction entre les deux premiers facteurs est également présentée.

Figure 39 : Moyenne (et Erreur Standard) a) de la durée de construction de la toile, b) du diamètre de la toile, et c) de la maille de la toile, dans les différents groupes



* indique une différence significative entre les groupes ainsi désignés ; les autres groupes ne diffèrent pas significativement du groupe "contrôle".

III.1.2.5. Caractéristiques de la toile

Il y a un effet significatif de l'année sur la taille de la toile mais pas sur sa structure : en 1998 les toiles sont plus petites qu'en 1997 et 1996 (Tab. 16). Cet effet ne semble pas lié au poids des Araignées (plus légères en 1998, Tab. 13), puisque les régressions du diamètre de la toile sur les caractéristiques physiques de l'Araignée (poids et longueur) dans le groupe "contrôle" ne sont pas significatives (Régression simple, Poids : $F_{1,64}=0,00$ $R^2=0,00$; Longueur : $F_{1,64}=0,06$ $R^2=0,00$ NS ; les trois années étant combinées).

La présence de proies entraîne une diminution significative du diamètre de la toile et de la taille de la maille, tandis que la présence d'un congénère n'a pas d'effet sur ces paramètres (Tab. 16 ; Fig. 39b,c). L'interaction entre ces deux facteurs n'est pas significative (Tab. 16). Donc seule la présence de proies semble affecter la taille et la structure de la toile.

Tableau 16 : Caractéristiques des toiles construites par les Araignées

Traitement	Diamètre (cm)		Maille (mm)	
	<i>N</i>	$\bar{X} \pm SE$	<i>N</i>	$\bar{X} \pm SE$
1996	89	15,1±0,5	89	2,29±0,07
1997	119	14,3±0,5	118	2,19±0,05
1998	130	12,5±0,4	128	2,25±0,06
Présence de proies	175	11,5±0,3	172	1,90±0,04
Absence de proies	163	16,3±0,3	163	2,59±0,05
Présence d'un congénère	196	13,7±0,4	194	2,23±0,05
Absence d'un congénère	142	14,0±0,4	141	2,25±0,06

Facteur	Diamètre			Maille		
	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Présence de proies	1	93,49	<0.0001	1	107,87	<0.0001
Présence d'un congénère	1	1,42	0.234	1	0,39	0.533
Année	2	9,33	0.0001	2	0,66	0.519
Présence de proies × présence d'un congénère	1	0,05	0.817	1	0,00	0.960

L'analyse statistique correspond à une ANOVA à trois facteurs : la présence de proies, la présence d'un congénère et l'année. L'interaction entre les deux premiers facteurs est également présentée.

Tableau 17 : Influence de la mise en présence de différentes sources d'informations environnementales sur le comportement de construction des Araignées

Source d'informations	Décision de construction	Période de construction	Durée de construction	Taille de la toile	Maille de la toile
Proies	Stimulation	Plus tôt	Réduction	Réduction	Réduction
Congénères					
Premières araignées	NS	NS	NS	NS	NS
Secondes araignées	NS	NS	NS	NS	NS
Proies + Congénères					
Premières araignées	Stimulation	Plus tôt	NS	Réduction	Réduction
Secondes araignées	Stimulation	Plus tôt	Réduction	Réduction	Réduction

Les résultats sont obtenus par comparaison avec des Araignées placées seules dans des cadres expérimentaux.

III.1.3. Conclusion

L'expérience présentée précédemment constitue la première étude visant à rechercher l'influence simultanée de deux facteurs environnementaux sur le comportement de construction de la toile chez les Araignées. Les résultats sont résumés dans le Tableau 17.

En réponse à différentes situations environnementales, *Zygiella x-notata* adapte son comportement de construction. La présence de proies stimule la construction de la toile, et les Araignées modifient les caractéristiques de leur toile, construisant une plus petite toile avec une plus petite taille de maille, en un temps plus court ; en outre, certaines d'entre elles anticipent la construction de la toile (Tab. 17). Quand les Araignées perçoivent des proies potentielles dans leur environnement, elles mettent rapidement en place un piège. Au contraire, en présence d'un congénère, *Zygiella x-notata* ne modifie pas son comportement de construction (décision de construire une toile, durée de la construction ou caractéristiques de la toile) (Tab. 17) ; ce résultat diffère de ce qui avait été montré dans une précédente étude (Kremer et al. 1987) où l'Araignée tissant en second construisait une plus petite toile. Cette différence pourrait être due à des différences dans le protocole expérimental (cf. III.2.).

Nos résultats montrent que les Araignées prennent en compte la présence des proies dans la construction de la toile. Cependant, même si nous n'avons pas mis en évidence d'influence de la présence d'un congénère sur son comportement de construction, les données antérieures sur l'influence des congénères (Kremer et al. 1987 ; Leborgne & Pasquet 1987a) peuvent nous laisser penser que *Zygiella x-notata* est capable de prendre en compte simultanément la présence de proies et de congénères et d'adapter son comportement.

Les changements du comportement de construction en présence de proies suggèrent que les Araignées obtiennent des informations sur leur présence. Cette capacité des Araignées à détecter les proies dans l'environnement avant toute capture pourrait être avantageuse puisqu'elles pourraient déterminer l'abondance de proies sur un site inconnu (Persons & Uetz 1998) sans un investissement antérieur, et pourraient décider d'investir ou non de l'énergie dans la construction d'une toile. Nous avons montré que lorsque les Araignées perçoivent des proies dans leur environnement elles construisent rapidement une petite toile, confirmant ainsi de précédents résultats (Pasquet et al. 1994). Ce comportement peut avoir deux conséquences : premièrement, construire une plus petite toile peut être moins coûteux, mais deuxièmement, une plus petite toile a théoriquement une plus faible probabilité d'intercepter les proies (Eberhard 1990). Ce dernier effet peut être contrebalancé par la taille de la maille :

le nombre de proies capturées augmente avec la diminution de la taille de la maille (Chacon & Eberhard 1980 ; Nentwig 1983 ; Ap Rhisiart & Vollrath 1994). Dans notre étude, les Araignées construisent une plus petite toile avec une plus petite taille de maille, elles peuvent donc contrebalancer l'effet négatif de la réduction de la taille de la toile sur la probabilité de capture des proies. Mais, pour une taille de toile donnée, une plus petite taille de maille est plus coûteuse car elle nécessite une plus grande longueur du fil de capture ; ainsi, les Araignées en présence de proies ne diminuent pas leur investissement dans la toile, mais elles réduisent la durée de construction de la toile. Puisqu'elles réduisent aussi la latence avant de construire, en présence de proies, *Zygiella x-notata* favorise le fait d'être rapidement prête à capturer les proies.

Nos résultats suggèrent que la présence d'un congénère n'a pas d'effet sur le comportement de construction de la toile. Dans les cadres expérimentaux, nous avons observé des interactions, parfois agressives, entre les deux Araignées. Ceci soutient l'idée que les Araignées obtiennent des informations sur la présence du congénère, mais ici la présence du congénère n'influence pas la construction de la toile. En fait, l'influence des congénères a été démontrée dans les conditions naturelles : *Zygiella x-notata* peut vivre en agrégations de plusieurs individus où chaque Araignée a sa propre toile. Au sein de tels agrégats, petites et grandes toiles alternent le long des supports et des contacts entre toiles existent via des fils communs (Leborgne & Pasquet 1987a) ; ceci montre que, comme pour les espèces d'Araignées coloniales (Rayor & Uetz 2000), les contraintes sur l'occupation de l'espace existent, et la taille de la toile peut être limitée par la présence d'un voisin. Ces données suggèrent que l'influence des congénères sur la construction de la toile est plus complexe que celle des proies et dépend probablement plus des conditions locales.

Les proies influencent l'ensemble des décisions relatives à la construction de la toile chez *Zygiella x-notata* (construire ou non, quand, pendant quelle durée, quelle toile) même en présence d'un congénère (Tab. 17). La réponse à court terme présentée par les Araignées en présence de proies (la construction rapide d'un piège) pourrait être une explication fonctionnelle qu'un lien direct existe entre la capture des proies et la prise alimentaire, et les Araignées pourraient maximiser leur probabilité de capture quand les proies sont présentes en mettant rapidement en place un piège.

Dans les populations naturelles de *Zygiella x-notata*, les Araignées ont généralement une toile par laquelle elles peuvent obtenir des informations sur leur environnement. Mais les proies ne sont pas continuellement présentes à proximité de la toile ; donc il pourrait y avoir des

différences quantitatives ou qualitatives d'informations perçues par les Araignées entre les situations de laboratoire et de terrain. Les observations réalisées en conditions naturelles le confirment : le renouvellement de la toile a généralement lieu en fin de nuit (4h-7h) et aucune Araignée n'anticipe la construction, et, les caractéristiques des toiles reconstruites dépendent de la nature des interactions ayant eu lieu au cours de la journée entre les Araignées, leurs toiles et les proies potentielles (passage, impact ou rétention dans la toile, ou capture par l'Araignée des proies) (cf. II.) plus que de la présence directe des proies.

Au laboratoire, *Zygiella x-notata* se comporte en présence simultanément des deux facteurs comme si elle ne prenait en compte que les proies, ignorant la présence du congénère. Deux interprétations peuvent être avancées : premièrement, en présence de proies, *Zygiella x-notata* ne percevrait pas les congénères, ce qui est improbable puisque des contacts ont été observés entre les Araignées dans les cadres ; deuxièmement, *Zygiella x-notata* serait informée de la présence des proies et des congénères, mais elle déciderait de sa réponse selon un niveau hiérarchique, répondant préférentiellement aux proies. Ainsi, en présence de proies, la capture de ces proies serait plus importante que la gestion de l'espace. Sur le terrain, la réponse à la présence de proies ne serait pas aussi forte qu'au laboratoire en raison d'une dilution de l'information avec d'autres facteurs environnementaux. La réponse à la présence de congénères serait une réponse à moyen ou long terme ayant une influence sur la structuration des populations d'Araignées plutôt que sur la construction de la toile. Ceci peut être mis en parallèle avec ce que nous savons des espèces coloniales d'Araignées à toile géométrique où la compétition pour l'espace et les interactions entre Araignées déterminent la structure de la colonie (Rayor & Uetz 2000), et où les proies ont une influence directe sur la construction de la toile.

Les résultats des expériences qui viennent d'être présentées sont l'objet d'une publication (Annexe 2).

Dans la seconde partie de ce chapitre, nous présentons deux expériences réalisées afin de tester si le fait que nous ne retrouvons pas dans nos résultats l'effet de la présence d'un congénère sur la construction de la toile mis en évidence par Kremer et al. (1987) peut être lié aux conditions dans lesquelles nous avons réalisé nos expériences. Ainsi, nous avons fixé la durée de nos expériences à 72 heures en nous basant sur le protocole de Pasquet et al. (1994), qui montrent l'influence de la présence des proies sur le comportement de construction des Araignées, alors que Kremer et al. (1987) ont effectué leurs tests sur 168 heures. Comme nous l'avons suggéré précédemment, la présence de congénères pourrait avoir un effet à plus long

terme que la présence de proies ; nous avons donc réalisé une expérience sur une plus longue durée. Au cours de nos observations, nous avons également envisagé que l'âge des Araignées pouvait introduire un biais en masquant d'éventuels effets sur la taille des toiles ; nous avons donc testé l'effet de l'âge des Araignées sur leur comportement de construction.

III.2. Facteurs de variation pouvant expliquer l'absence d'influence du congénère

III.2.1. Influence de la durée de la mise en présence des Araignées

Cette expérience a été réalisée afin de voir si le fait d'augmenter la durée de l'expérimentation, donc de la mise en présence des Araignées, permettait de retrouver l'effet de la présence du congénère sur la construction de la toile mis en évidence par Kremer et al. (1987) ; l'allongement de la durée de l'expérience permettant à plus d'Araignées, notamment celles du sous-groupe "secondes araignées", de construire une toile dans le délai imparti et éventuellement de révéler un effet.

III.2.1.1. Protocole expérimental

L'expérience a été réalisée au laboratoire en Janvier-Février 1998. Le protocole expérimental est identique au III.1.1. à deux différences près. D'une part, les Araignées ne sont allouées au hasard qu'à deux groupes expérimentaux : un groupe dans lequel il y a seulement une Araignée par cadre (groupe "contrôle", $N=34$), et un groupe dans lequel il y a deux Araignées par cadre (groupe "araignée", $N=27$). D'autre part, les observations se déroulent sur 168 heures, avec un relevé toutes les demi-heures pendant 24 heures, puis à 48h, 72h, 96h, 120h, 144h et 168h.

La méthode d'analyse est aussi la même qu'au III.1.1., mais seulement dix itérations de la procédure de division du groupe "contrôle" en deux sous-groupes ("premières contrôles" et "secondes contrôles") ont été effectuées puisque les effectifs sont plus faibles que précédemment, et donc les possibilités d'appariement des Araignées moins nombreuses.

III.2.1.2. Résultats

Les Araignées utilisées pour cette expérience sont réparties de façon homogène, en fonction de leur poids et de leur longueur, entre les deux groupes expérimentaux (Tab. 18).

Tableau 18 : Poids et longueur totale des Araignées étudiées

Groupe		Poids (mg)	Longueur (mm)
	<i>N</i>	$\bar{X} \pm SE$	$\bar{X} \pm SE$
Contrôle	34	40,2±1,1	6,40±0,06
Araignée	54	38,3±0,7	6,28±0,05
	<i>df</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Test t	86	1,50	0.136
			<i>t</i>
			1,48
			<i>P</i>
			0.142

L'analyse statistique correspond à un Test t entre les deux groupes indépendants "contrôle" et "araignée".

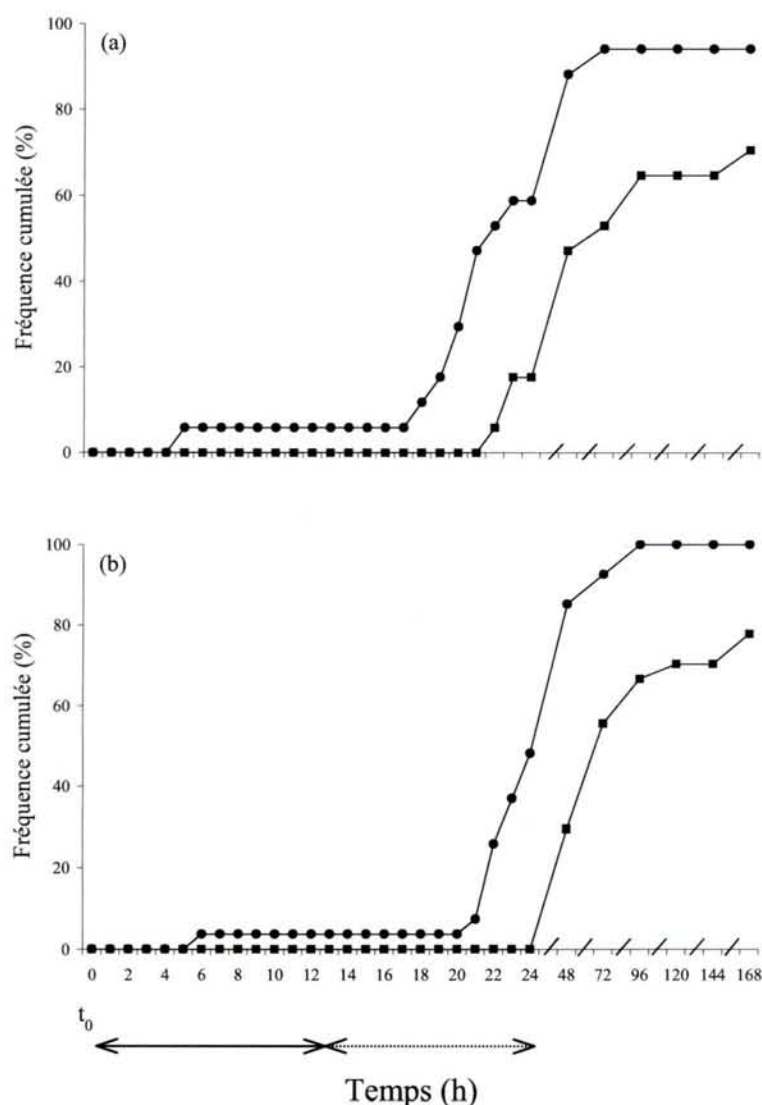
A la fin de l'expérience (t=168h), le pourcentage d'Araignées ayant construit une toile diffère significativement entre les sous-groupes (Test du χ^2 : $\chi^2_3=10,41$ $P=0.015$) (Tab. 19 ; Fig. 40). Cependant, les deux sous-groupes du groupe "araignée" ne diffèrent pas de ceux du groupe "contrôle" (Tab. 19). La présence d'un congénère n'affecte pas la construction de la toile.

Tableau 19 : Pourcentage d'Araignées construisant une toile dans les différents groupes expérimentaux

Groupe Sous-groupe	Nombre d'Araignées testées	Pourcentage de construction	<i>P</i>
Contrôle	34	82,3	
<i>Premières contrôles</i>	<i>17</i>	<i>94,1</i>	
<i>Secondes contrôles</i>	<i>17</i>	<i>70,6</i>	
Araignée	54	88,9	0.525
Premières araignées	27	100,0	0.386
Secondes araignées	27	77,8	0.724

Les sous-groupes déterminés au hasard à l'intérieur du groupe "contrôle" sont en italique. La valeur *P* est le résultat statistique de la comparaison, par un Test exact de Fisher, de chaque sous-groupe "araignée" avec le sous-groupe "contrôle" correspondant.

Figure 40 : Pourcentage cumulé d'Araignées construisant une toile au cours des 168 heures d'observation pour les différents groupes



Groupes (a) "contrôle", (b) "araignée". En (a) : • représente le sous-groupe "premières contrôles", et ■ le sous-groupe "secondes contrôles". En (b) : • et ■ représentent respectivement les "premières araignées" et "secondes araignées". Au bas de la figure, les lignes continue et en pointillés indiquent respectivement les périodes diurne et nocturne, et t_0 correspond à l'introduction des Araignées dans le cadre.

Le pourcentage de construction de la toile diffère significativement entre les sous-groupes pour les deux premières périodes d'observation uniquement (Test du χ^2 , 0h-24h : $\chi^2_3=23,97$ $P<0.0001$; 24h-48h : $\chi^2_3=8,98$ $P=0.029$; 48h-72h : $\chi^2_3=2,88$; 72h-96h : $\chi^2_3=5,29$; 96h-120h : $\chi^2_2=0,83$; 144h-168h : $\chi^2_2=0,42$ NS) (Fig. 40). Au cours de la période 120h-144h aucune construction n'est observée dans les différents sous-groupes.

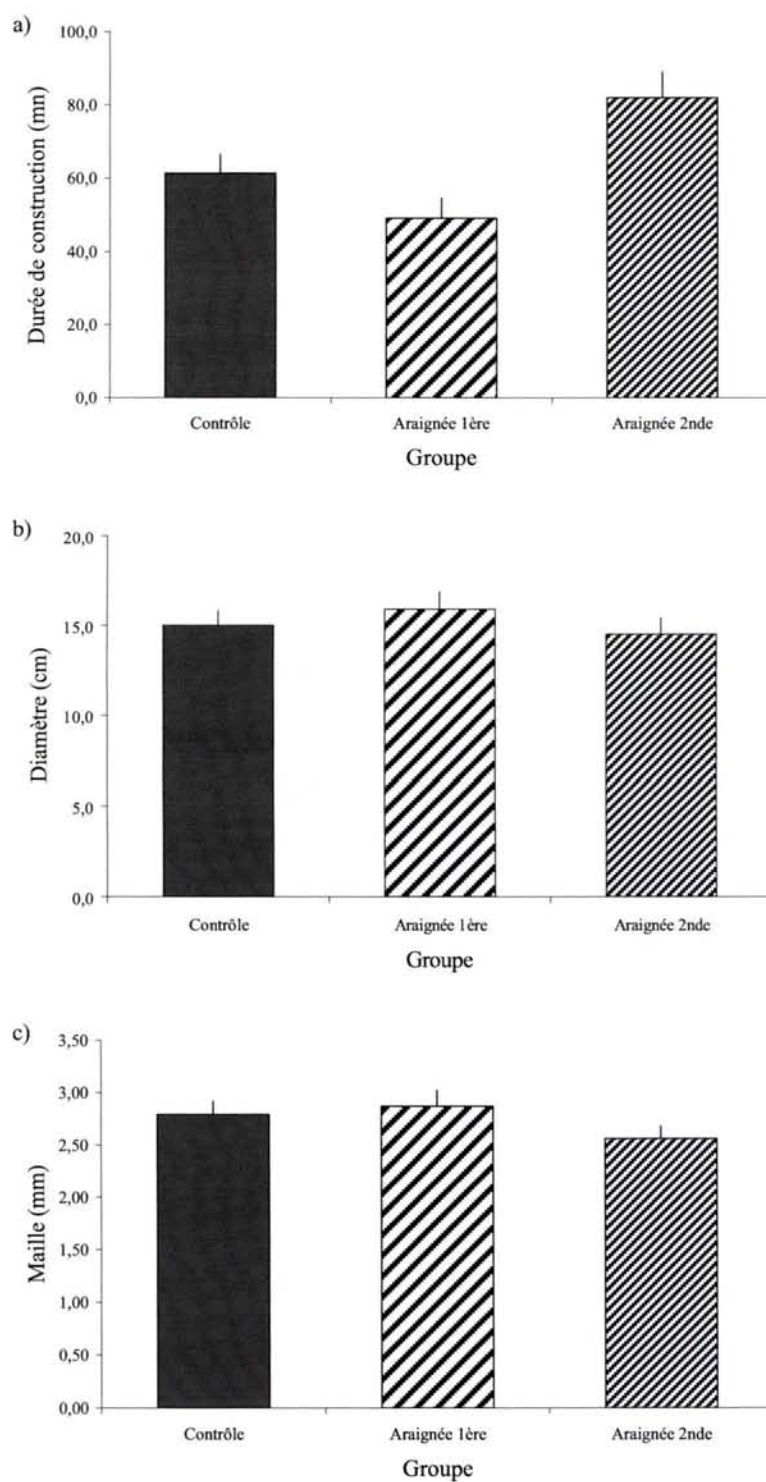
Le pourcentage d'Araignées construisant une toile entre le sous-groupe "premières araignées" et le sous-groupe "premières contrôles" ne diffère pas pour chaque période (Test exact de Fisher : NS) (Fig. 40). Le pourcentage de construction du sous-groupe "secondes araignées" est significativement inférieur à celui du sous-groupe "secondes contrôles" pour la première période uniquement (Test exact de Fisher, 0h-24h : $P=0.050$; Périodes suivantes : NS) (Fig. 40) ; en fait aucune Araignée du sous-groupe "secondes araignées" ne tisse au cours des premières 24 heures.

La présence d'un congénère n'a pas d'effet significatif sur la durée de construction (Test de Mann-Whitney : $N_1=N_2=13$ $U=1,05$ NS) (Fig. 41a), ni sur les caractéristiques de la toile (Test t, Diamètre : $t=0,08$; Maille : $t=0,44$ NS) (Fig. 41b,c).

III.2.1.3. Conclusion

L'allongement de la durée de l'expérience permet effectivement à plus d'Araignées de construire une toile, notamment celles du sous-groupe "secondes araignées". Cependant, les résultats ne révèlent pas d'effet de la présence du congénère similaire à celui mis en évidence par Kremer et al. (1987), à savoir une contrainte exercée sur les Araignées tissant en second dans les couples de congénères provoquant la construction de toiles de plus petite taille par ces Araignées ; nos données ne montrent pas d'effet du congénère sur les caractéristiques des toiles construites. Nous notons par contre que la présence du congénère conduit les Araignées tissant en second à retarder le moment de construction de leur toile. Dans les populations naturelles où l'espace au sein des agrégats est limité, cette forme de contrainte exercée par le congénère pourrait permettre aux Araignées commençant à tisser en premier de s'approprier l'espace nécessaire à la construction de leur toile, réduisant ainsi la place disponible pour les autres Araignées. Une telle préemption de l'espace de la part de certaines Araignées se retrouve chez les espèces coloniales telles que *Metepeira incrassata* (Araneae, Araneidae) (Rayor & Uetz 2000).

Figure 41 : Moyenne (et Erreur Standard) a) de la durée de construction de la toile, b) du diamètre de la toile, et c) de la maille de la toile, dans les différents groupes



Les groupes expérimentaux ne diffèrent pas significativement du groupe "contrôle".

III.2.2. Influence de l'âge des Araignées sur le comportement de construction

Les résultats de l'expérience précédente, testant l'influence de la présence d'un congénère sur la construction de la toile sur une durée de 168 heures d'observation (cf. III.2.1.), suggèrent un effet sur le moment de construction des Araignées tissant en second quand deux Araignées sont ensemble dans un cadre ; il n'y a pas d'effet sur les caractéristiques des toiles. Nous remarquons cependant que les toiles construites par les Araignées au cours de cette expérience sont plus petites que les toiles construites lors des expériences réalisées au préalable, pour tous les groupes expérimentaux (comparer les histogrammes des Figures 39b et 41b). Or cette dernière expérience (III.2.1.) a été réalisée en Janvier-Février 1998 avec des Araignées récoltées en Septembre-Octobre 1997, donc des Araignées plus âgées que celles des expériences précédentes. Dans l'hypothèse où les Araignées plus âgées diminueraient la taille de leur toile, un effet de la présence de congénères, similaire à celui décrit par Kremer et al. (1987) et entraînant la construction de toiles plus petites chez certaines Araignées, pourrait être masqué par l'effet de l'âge. Nous avons donc mis au point un protocole expérimental afin de vérifier si l'âge des Araignées influait sur leur comportement de construction.

III.2.2.1. Protocole expérimental

Pour cette expérience, des Araignées issues de l'élevage sont introduites chacune dans un cadre expérimental vide (Fig. 4) à la transition obscurité/lumière du cycle d'éclairage (t_0). Ces Araignées n'ont pas été utilisées dans le cadre d'expérimentations antérieures. Au cours des observations, se déroulant sur 72 heures, nous étudions la construction de la première toile. Ce premier test est effectué en Octobre-Décembre. A l'issue des observations, les Araignées sont replacées dans les conditions d'élevage. Les Araignées ayant tissé lors du premier test toujours en vie sont alors de nouveau testées en Janvier-Février exactement dans les mêmes conditions. Pour ce second test, un autre groupe d'Araignées est également observé dans les mêmes conditions expérimentales : ce sont des Araignées issues de l'élevage qui n'ont pas été utilisées dans le cadre d'expérimentations antérieures.

Pour les deux tests et les deux groupes d'Araignées, les observations débutent à t_0 et se déroulent sur 72 heures : toutes les demi-heures pendant 24 heures, puis à 48h et 72h. Le nombre d'Araignées tissant une toile est comptabilisé, le moment et la durée de la

construction sont relevés, de même que le diamètre et la taille de la maille de la toile construite.

Si les comparaisons statistiques font apparaître des différences entre les tests d'Octobre-Décembre et Janvier-Février du premier groupe d'Araignées cela peut signifier : soit qu'il y a un effet de l'âge des Araignées sur la construction de la toile, soit que l'expérience c'est-à-dire le fait d'avoir déjà été placé dans ces conditions particulières a un effet. La comparaison avec le second groupe d'Araignées testées uniquement en Janvier-Février devrait alors permettre de statuer ; l'existence d'une différence avec le premier test et l'absence de différence avec le second test du premier groupe d'Araignées iraient dans le sens d'un effet de l'âge des Araignées.

Les groupes expérimentaux constitués sont les suivants :

- "groupe 1 - Oct" : groupe d'Araignées testées pour la première fois en Octobre-Décembre ($N=27$)
- "groupe 1 - Jan" : groupe d'Araignées mises en cadre pour la première fois en Octobre-Décembre ayant survécu et retestées en Janvier-Février ($N=15$)
- "groupe 2 - Jan" : groupe d'Araignées testées pour la première fois en Janvier-Février ($N=25$)

III.2.2.2. Résultats

Dans un premier temps, nous comparons le comportement de construction des Araignées qui ont été testées en Octobre-Décembre puis de nouveau en Janvier-Février.

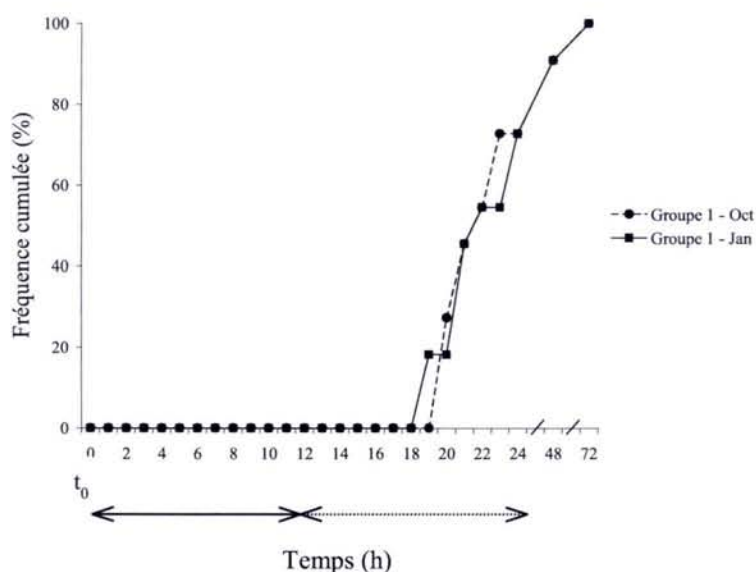
Signalons tout d'abord que le poids des Araignées ne varie pas significativement entre les deux tests (Test de Wilcoxon : $N=15$ $Z=-0,91$ NS), même si les Araignées sont plus légères en Janvier-Février ("groupe 1 - Oct" : $N=15$ $\bar{X} \pm SE = 39,2 \pm 1,6$ mg ; "groupe 1 - Jan" : $N=15$ $\bar{X} \pm SE = 35,8 \pm 1,9$ mg).

En Octobre-Décembre ("groupe 1 - Oct"), 74,1 % des Araignées ont construit une toile. Seules les Araignées ayant tissé lors de ce premier test et toujours en vie sont retestées par la suite ; en Janvier-Février ("groupe 1 - Jan"), 73,3 % de ces Araignées ont reconstruit une toile. Considérant uniquement les Araignées ayant tissé en Octobre-Décembre et de nouveau en Janvier-Février ($N=11$), un Test de Mc Nemar appliqué à chaque période d'observation permet de déterminer que le moment de construction de ces Araignées ne diffère pas

significativement entre les deux tests (0h-24h : $\chi^2_I=0,25$; 24h-48h : $\chi^2_I=0,50$; 48h-72h : $\chi^2_I=0,50$ NS) (Fig. 42).

La comparaison de la durée de construction de la toile ne montre pas de différence significative entre les groupes (Test de Wilcoxon : $N=5$ $Z=-0,67$ NS) (Fig. 43a). Par contre, les toiles construites par les Araignées en Janvier-Février sont significativement plus petites que les toiles qu'elles ont construit en Octobre-Décembre, mais il n'y a pas de différence significative de la taille de la maille (Test de Wilcoxon, $N=11$, Diamètre : $Z=-2,29$ $P=0.021$; Maille : $Z=-0,84$ NS) (Fig. 43b,c).

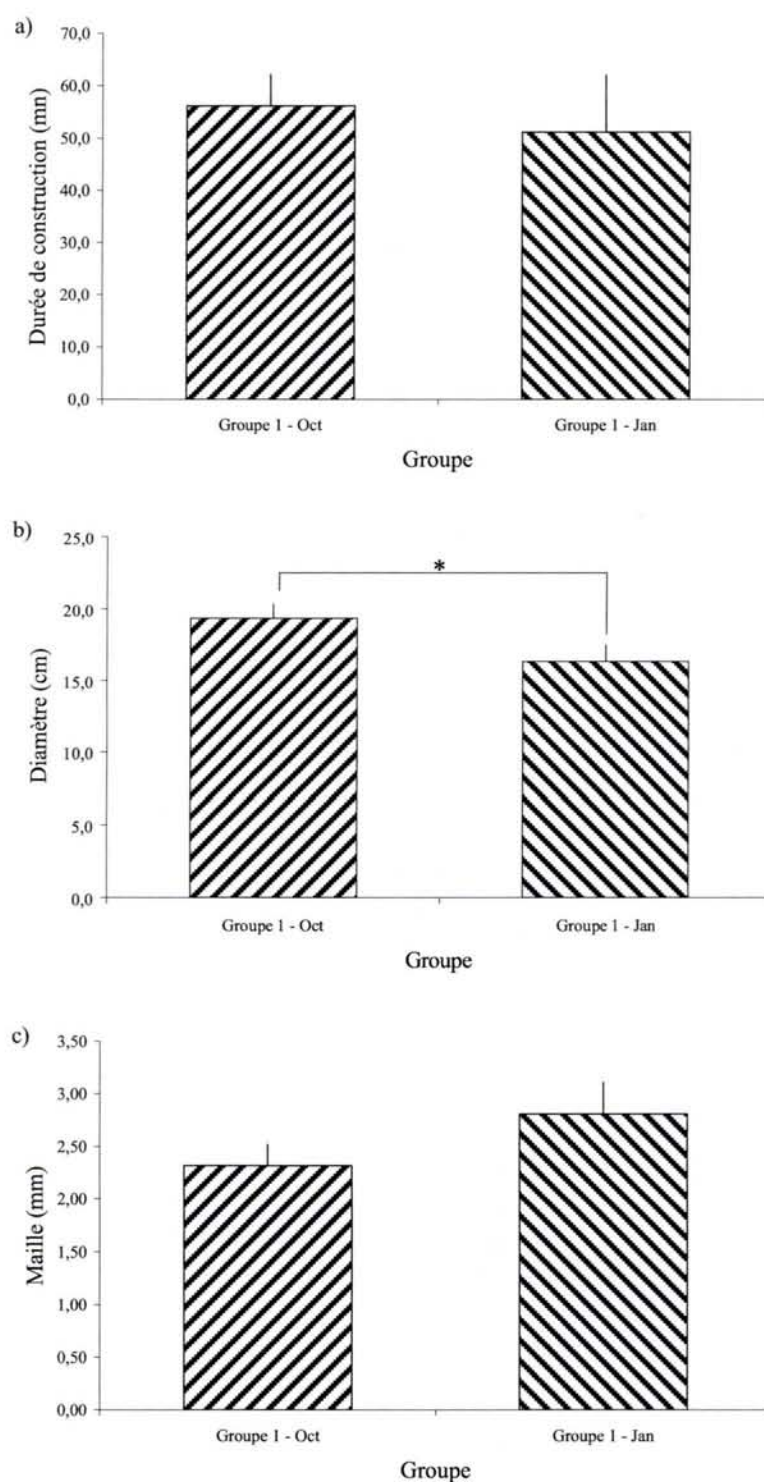
Figure 42 : Pourcentage cumulé d'Araignées construisant une toile au cours des 72 heures d'observation pour les différents groupes



Seules les Araignées ayant construit une toile en Octobre-Décembre et de nouveau en Janvier-Février sont prises en compte ($N=11$). Au bas de la figure, les lignes continue et en pointillés indiquent respectivement les périodes diurne et nocturne, et t_0 correspond à l'introduction des Araignées dans le cadre.

Les résultats précédents montrent que la taille des toiles construites par l'Araignée à deux moments de sa vie diffère. Afin de voir si cette variation peut être reliée au fait que l'Araignée ait déjà été testée dans les mêmes conditions expérimentales, nous comparons la taille des toiles construites par les Araignées testées pour la seconde fois ("groupe 1 - Jan") à

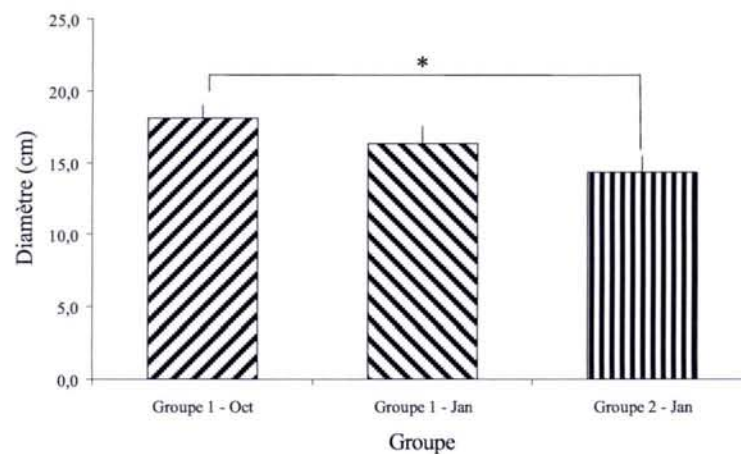
Figure 43 : Moyenne (et Erreur Standard) a) de la durée de construction de la toile, b) du diamètre de la toile, et c) de la maille de la toile, dans les différents groupes



Seules les Araignées ayant été testées en Octobre-Décembre puis en Janvier-Février sont prises en compte. * indique une différence significative entre les deux groupes.

celle d'Araignées placées au même moment pour la première fois dans le dispositif expérimental ("groupe 2 - Jan"). Un Test de Mann-Whitney nous montre qu'il n'y a pas de différence significative du diamètre de la toile entre les deux groupes ($N_1=19$ $N_2=11$ $U=1,16$ NS) (Fig. 44) ; le fait d'avoir déjà été testée n'explique pas la diminution de la taille de la toile entre les deux tests. Par contre, les toiles des Araignées du "groupe 2 - Jan" significativement plus petites que celles des Araignées du "groupe 1 - Oct" suggèrent que la taille des toiles construites varie avec l'âge des Araignées (Test t : $t=2,69$ $P=0.011$) (Fig. 44).

Figure 44 : Moyenne (et Erreur Standard) du diamètre de la toile dans les différents groupes



* indique une différence significative entre les groupes ainsi désignés ; les autres groupes ne diffèrent pas significativement les uns des autres.

III.2.2.3. Conclusion

Les résultats montrent que l'âge des Araignées entraîne une diminution de la taille des toiles construites. Un tel effet de l'âge des Araignées pourrait masquer l'influence éventuelle de tout autre facteur entraînant aussi une réduction de la taille de la toile. Nous n'avons pas les données concernant l'âge des Araignées utilisées par Kremer et al. (1987), nous ne pouvons donc pas dire si des différences sur ce point pourraient expliquer le fait que nos résultats ne révèlent pas d'effet de la présence du congénère sur les caractéristiques des toiles construites. Néanmoins, cette dernière expérience montre que l'âge des Araignées est un

facteur à prendre en considération dans le cadre d'études du comportement de construction de la toile.

Les résultats des expériences de ce chapitre indiquent que les Araignées mises en présence de proies et/ou d'un congénère obtiennent des informations sur la présence de ces proies et de ce congénère, même si ces informations n'influencent pas forcément la construction de la toile. Nous allons donc maintenant nous intéresser à la nature des informations sensorielles prises en compte par les Araignées lors de la construction de la toile en présence de proies et de congénères.

Chapitre IV

**Informations sensorielles prises en compte par l'Araignée
lors de la construction de la toile en présence de proies et
de congénères**

L'étude des populations naturelles de *Zygiella x-notata* nous a permis de déterminer des interactions de nature différente ayant lieu entre les Araignées, leurs proies et leurs congénères, et de montrer que les Araignées tiennent compte des interactions qu'elles ont pu avoir avec les proies au cours de la journée dans la reconstruction de leur toile ; interactions à distance (passages de proies à proximité), via la toile (impacts et rétentions de proies) et directes (captures et ingestions de proies). L'étude réalisée au laboratoire, relative aux capacités de *Zygiella x-notata* à gérer son comportement de construction en présence simultanément de proies et d'un congénère, a révélé que les toiles construites par les Araignées diffèrent en fonction de la présence ou non de proies dans le cadre. Kremer et al. (1987) ont montré que les Araignées prennent en compte la présence de congénères dans la construction de la toile, et nous avons observé au sein des populations naturelles et au laboratoire des interactions via la toile (tiraillements des fils de soie, secousses de la toile) et directes (menaces, combats) entre les Araignées.

Les modifications du comportement de construction de la toile manifestées par les Araignées dans le cadre des différentes études évoquées précédemment impliquent que les Araignées perçoivent la présence des proies et des congénères, et qu'elles peuvent prendre en compte dans la construction de leur toile certaines informations sensorielles liées à ces deux facteurs environnementaux.

Chez les Araignées tisseuses, les relations entre l'Araignée et son environnement se font très souvent par l'intermédiaire de la toile. Elle constitue une extension de l'espace sensoriel de l'Araignée et assure la transmission d'informations aux récepteurs sensoriels de celle-ci (Witt 1975) ; elle permet la transmission de signaux vibratoires (Suter 1978 ; Klärner & Barth 1982 ; Landolfi & Barth 1996), et la soie peut être utilisée comme un support d'informations chimiques (Schulz & Toft 1993). Cependant, pour les expériences que nous avons réalisées au laboratoire (Chapitre III), les Araignées, introduites dans des cadres vides en même temps que proies et congénères, ne disposent pas de toile pouvant leur fournir d'informations sur leur environnement, et pourtant elles tiennent compte de la présence des proies. La perception des proies pourrait se faire à distance (perception vibratoire ou chimique) ou au contact (perception tactochimique) ; ceci est aussi valable pour les congénères. Certaines données confirment le rôle joué par les informations chimiques et vibratoires, à distance et au contact, dans la prédation et les relations sociales et sexuelles chez les Araignées à toile : détection des proies par les vibrations émises lors de leur vol se propageant dans l'air (Riechert 1985), reconnaissance et tolérance entre congénères par des signaux chimiques et tactiles (Krafft

1970, 1975), ou encore, communication entre partenaires sexuels par des phéromones volatiles (Olive 1982 ; Miyashita & Hayashi 1996 ; Papke et al. 2001).

En continuité des expériences du chapitre précédent, nous cherchons à déterminer quels canaux sensoriels sont mis en jeu dans les relations des Araignées avec les proies et les congénères, lorsque les Araignées n'ont pas de toile pouvant leur transmettre des informations sur leur environnement ; dans le milieu naturel, cette situation est comparable à l'arrivée d'une Araignée dans un nouveau site inconnu. Nous faisons l'hypothèse que les Araignées pourraient percevoir et prendre en compte, afin d'adapter leur toile à la situation, la présence des proies et des congénères via des informations vibratoires et chimiques à distance, et des informations tactochimiques. Nous avons donc testé l'influence sur le comportement de construction de *Zygiella x-notata* d'informations de nature différente liées aux proies - vibrations émises par les battements alaires (informations vibratoires), odeur (informations chimiques volatiles) et contacts directs (informations tactochimiques) - et aux congénères - odeur et contacts directs.

IV.1. Nature des informations sensorielles prises en compte par l'Araignée

IV.1.1. Protocoles expérimentaux

Afin de tester les informations sensorielles de nature différente, trois protocoles expérimentaux sont mis au point. Cependant, il nous est impossible d'isoler les informations tactochimiques ou vibratoires des informations chimiques volatiles ; nous avons donc construit les protocoles qui vont nous permettre de tester l'influence sur la construction de la toile d'informations chimiques volatiles, d'informations tactochimiques + chimiques volatiles, et d'informations vibratoires + chimiques volatiles liées aux deux facteurs environnementaux (Tab. 20).

Tableau 20 : Protocoles expérimentaux mis au point afin de tester l'influence sur la construction de la toile d'informations sensorielles de nature différente

Protocole	Nature des informations sensorielles		
	Chimique volatile	Tactochimique	Vibratoire
A	+	-	-
B	+	+	-
C	+	-	+

+ et - indiquent respectivement les informations testées et non testées pour chacun des protocoles A, B et C.

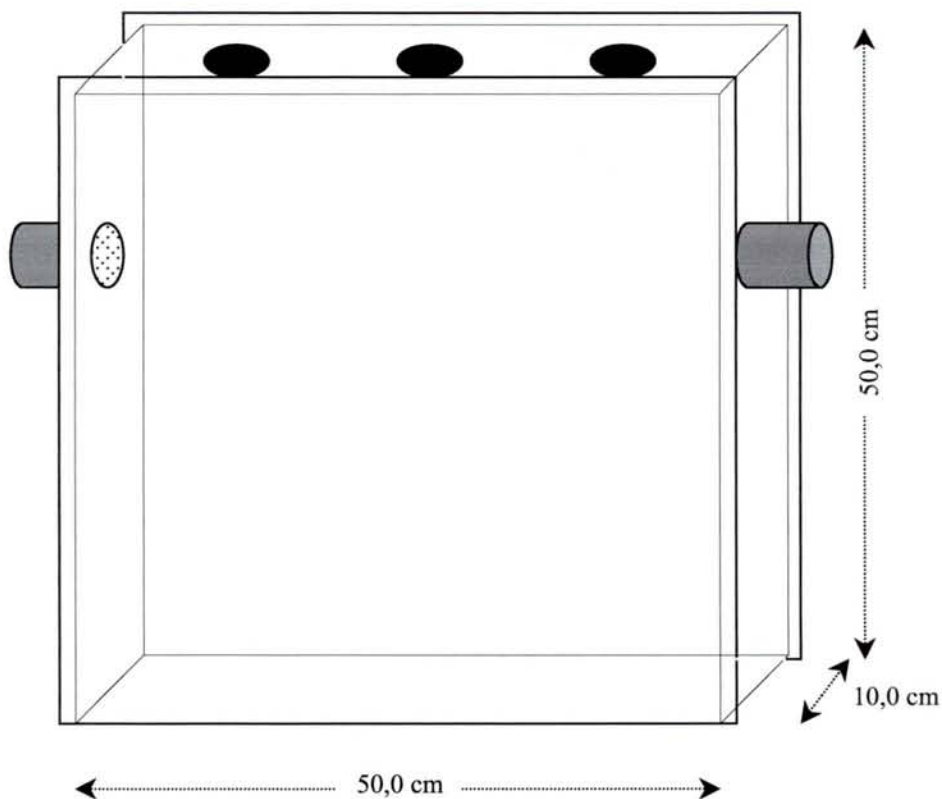
IV.1.1.1. Généralités

Les expériences sont réalisées au laboratoire dans des cadres expérimentaux (Fig. 4). Pour les protocoles A et C, deux boîtes plastiques (boîtes de pellicule photo : $\varnothing=3,0$ cm $H=5,0$ cm) sont fixées au niveau des ouvertures d'aération latérales des cadres, une boîte de chaque côté, isolées de l'intérieur du cadre par un double maillage plastique ne permettant que les flux d'air (Fig. 45) ; ces boîtes renferment proies et Araignées utilisées comme stimuli. Afin d'éviter toute pollution sensorielle extérieure, les cadres sont nettoyés à l'alcool puis ventilés la semaine précédant l'expérience. Les vitres fermant les cadres, et les boîtes plastiques fixées sur leurs côtés sont également lavées. Les cadres sont rendus le plus hermétique possible en obstruant les ouvertures d'aération.

Les Araignées sont pesées et mesurées avant l'expérience, puis introduites dans les cadres à la transition obscurité/lumière du cycle d'éclairage (t_0) ; une seule Araignée par cadre. Certaines manipulations spécifiques à chaque protocole et effectuées dans l'heure précédant le début de l'expérience (t_0) sont précisées ultérieurement, de même que les différents groupes expérimentaux. Les observations débutent à t_0 et se déroulent sur 72 heures : toutes les demi-heures pendant 24 heures, puis à 48h et 72h. Le nombre d'Araignées tissant une toile est comptabilisé, le moment et la durée de la construction sont relevés, de même que le diamètre, la taille de la maille et la longueur du fil de capture de la toile construite.

Le positionnement des Araignées par rapport à la position du stimulus au sein du cadre est aussi noté. Pour l'analyse, nous scindons virtuellement chaque cadre expérimental en deux moitiés : la moitié du cadre sur laquelle est fixé le stimulus et la moitié sans stimulus ; lorsque l'Araignée testée est mise en présence simultanément d'informations liées aux proies et d'informations liées aux congénères, nous distinguons la moitié du cadre sur laquelle est fixé le stimulus lié aux proies et la moitié du cadre sur laquelle est fixé le stimulus lié aux congénères. Nous distinguons le positionnement des Araignées ayant construit une toile matérialisé par la moitié du cadre contenant la retraite et la toile, et le positionnement des Araignées n'ayant pas construit de toile au bout de 72 heures matérialisé par la moitié du cadre dans laquelle se situe l'Araignée à la fin de l'expérience. Tout ceci sachant que la position du stimulus au niveau du cadre, c'est-à-dire dans la boîte plastique fixée sur le côté droit ou gauche du cadre, est déterminée au hasard.

Figure 45 : Schéma d'un cadre expérimental



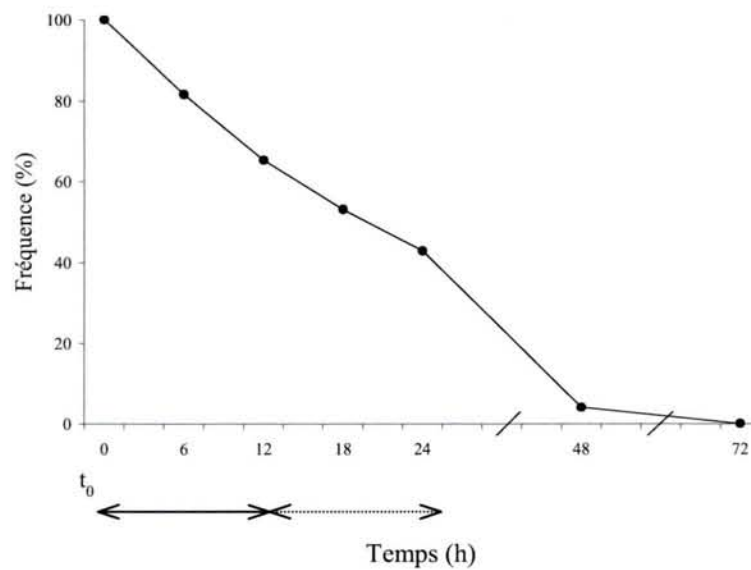
IV.1.1.2. Influence des informations chimiques volatiles

Les expériences ont été réalisées en Mars-Avril 1999 et Mars 2000 (protocole A). A t_0 , deux boîtes sont fixées latéralement sur chacun des cadres, et une Araignée est introduite dans chacun d'eux. Les Araignées sont ainsi allouées au hasard à quatre groupes expérimentaux : un groupe dans lequel les deux boîtes latérales au cadre sont vides (groupe "contrôle", $N=38$) ; un groupe dans lequel l'une des boîtes contient quatre mouches (*Calliphora vomitaria*) aux ailes sectionnées, l'autre boîte étant vide (groupe "proies", $N=37$) ; un groupe dans lequel l'une des boîtes contient une Araignée, l'autre boîte étant vide (groupe "araignée", $N=35$) ; et un groupe dans lequel l'une des boîtes contient quatre mouches aux ailes sectionnées, et l'autre boîte une Araignée (groupe "araignée + proies", $N=36$). Les ailes des mouches utilisées comme stimuli sont sectionnées une heure avant le début de l'expérience.

IV.1.1.3. Influence des informations tactochimiques + chimiques volatiles

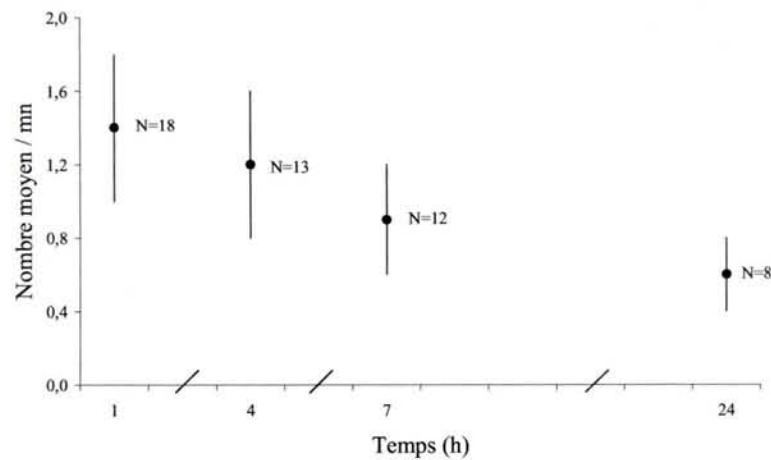
Les expériences ont été réalisées de Juillet 1999 à Janvier 2000 (protocole B). Une heure avant le début de l'expérience, les ailes des mouches sont sectionnées. A t_0 , une Araignée est introduite dans chaque cadre. Après deux heures d'acclimatation, les Araignées sont mises en contact direct avec différents stimuli. Les Araignées sont ainsi allouées au hasard à cinq groupes expérimentaux : un groupe dans lequel l'Araignée n'est mise en contact direct avec aucun stimulus (groupe "contrôle", $N=31$) ; un groupe dans lequel l'Araignée est mise en contact direct avec une pince fine (groupe "neutre", $N=21$) ; un groupe dans lequel l'Araignée est mise en contact direct avec une mouche (*Calliphora vomitaria*) aux ailes sectionnées maintenue à l'aide d'une pince fine (groupe "proie", $N=31$) ; un groupe dans lequel l'Araignée est mise en contact direct avec une autre Araignée maintenue à l'aide d'une pince fine (groupe "araignée", $N=31$) ; et un groupe dans lequel l'Araignée est mise en contact direct successivement avec une mouche aux ailes sectionnées puis une Araignée, ou inversement, maintenues à l'aide d'une pince fine (groupe "araignée + proie", $N=29$). Le contact est maintenu jusqu'à ce que l'Araignée manifeste une réaction (palpation, recul, tentative de capture...) vis à vis du stimulus. Une répétition du contact est effectuée une demi-heure après le premier, avec pour le groupe "araignée + proie" une inversion de l'ordre de présentation des stimuli.

Figure 46 : Pourcentage d'Araignées du groupe "proies" dont les proies émettent des vibrations alaires au cours des 72 heures d'observation



Les proies sont les mouches placées dans les boîtes latérales aux cadres expérimentaux ; elles émettent des vibrations en battant des ailes. Au bas de la figure, les lignes continue et en pointillés indiquent respectivement les périodes diurne et nocturne, et t_0 correspond à l'introduction des Araignées dans le cadre.

Figure 47 : Nombre moyen de battements alaires produits par minute par des mouches fixées sur un support, après différents laps de temps écoulés depuis leur fixation



Pour cette expérience, puisque le stimulus est amené au contact direct de l'Araignée il n'y pas d'étude possible du positionnement de l'Araignée par rapport au stimulus.

IV.1.1.4. Influence des informations vibratoires + chimiques volatiles

Les expériences ont été réalisées en Juin-Juillet 1999 et Mars 2000 (protocole C). A t_0 , deux boîtes, renfermant chacune un support en bois, sont fixées latéralement sur chacun des cadres, et une Araignée est introduite dans chacun d'eux. Les Araignées sont ainsi allouées au hasard à deux groupes expérimentaux : un groupe dans lequel les deux boîtes latérales au cadre sont vides (groupe "contrôle", $N=61$) ; et un groupe dans lequel l'une des boîtes contient quatre mouches (*Calliphora vomitaria*) collées par les pattes sur le support en bois (groupe "proies", $N=56$), l'autre boîte étant vide. Les mouches sont collées sur le support une heure avant le début de l'expérience.

Lors des observations, les Araignées du groupe "proies" pour lesquelles les mouches placées dans les boîtes latérales battent des ailes sont repérées, ainsi, seules les Araignées ayant avec certitude été soumises à des informations vibratoires sont retenues pour l'analyse ; la Figure 46 présente l'évolution du pourcentage d'Araignées du groupe "proies" soumises aux vibrations alaires émises par les proies utilisées comme stimuli au cours de l'expérience. Des essais préalables à cette expérience ont été réalisés afin de valider le dispositif utilisé : des mouches sont collées par les pattes sur un support, et leurs battements d'ailes sont relevés sur une période de dix minutes après différents laps de temps ; les nombres moyens de battements alaires relevés sont présentés à titre indicatif dans la Figure 47.

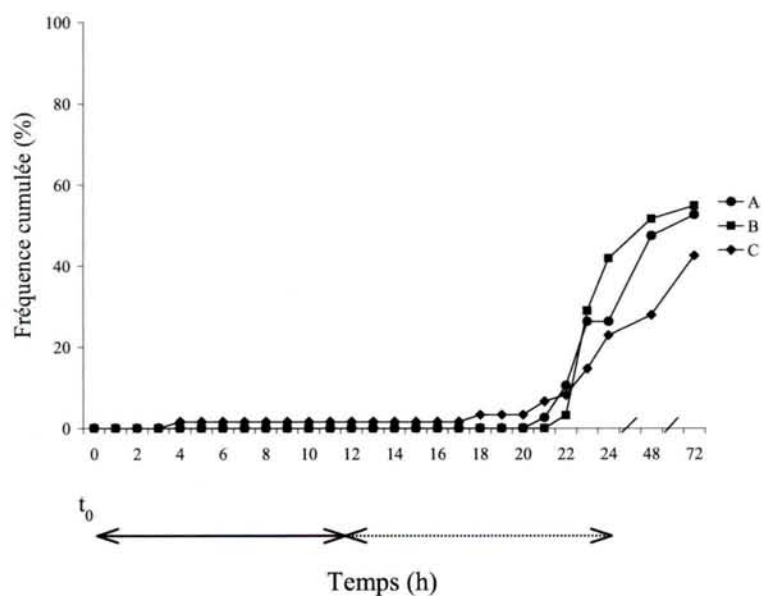
IV.1.2. Résultats

Les protocoles expérimentaux ont été conçus de façon à faciliter la mise en place des expériences et le suivi des observations. Les différents groupes expérimentaux ont ainsi été regroupés en fonction du dispositif expérimental, en fait en fonction de la nature des informations sensorielles testées (chimique volatile, tactochimique + chimique volatile, ou vibratoire + chimique volatile), plutôt qu'en fonction du facteur environnemental source de ces informations (proies ou congénère). Or, pour l'analyse, il est plus intéressant de pouvoir

Tableau 21 : Poids et longueur totale des Araignées des groupes "contrôle" des trois protocoles expérimentaux

Groupe		Poids (mg)		Longueur (mm)	
	<i>N</i>	$\bar{X} \pm \text{SE}$		$\bar{X} \pm \text{SE}$	
A	38	50,1±1,6		7,14±0,09	
B	31	52,7±2,1		7,26±0,09	
C	61	50,1±1,5		7,16±0,08	
	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
ANOVA	2	0,66	0.516	0,39	0.680

Figure 48 : Pourcentage cumulé d'Araignées construisant une toile au cours des 72 heures d'observation pour les groupes "contrôle" des trois protocoles expérimentaux



Au bas de la figure, les lignes continue et en pointillés indiquent respectivement les périodes diurne et nocturne, et t_0 correspond à l'introduction des Araignées dans le cadre.

comparer entre elles les influences éventuelles des informations de nature différente liées à un même facteur environnemental. Pour ce faire, nous décidons de comparer entre eux les groupes "contrôle" des trois protocoles expérimentaux (A, B et C) mis au point. L'absence de différence significative entre ces trois groupes pour les différents paramètres relevés signifierait que l'ensemble des conditions expérimentales, autres que le traitement appliqué, n'ont pas d'effet sur les différents paramètres ; nous pourrions ainsi cumuler les données de ces trois groupes "contrôle" en un nouveau groupe, et comparer les groupes expérimentaux relatifs aux informations de nature différente liées à un même facteur environnemental entre eux et au nouveau groupe contrôle.

IV.1.2.1. Comparaison des groupes "contrôle" des trois protocoles expérimentaux

Chacun des groupes "contrôle" est ici désigné par la dénomination du protocole expérimental dont il est issu, à savoir "A", "B" ou "C" (cf. Tableau 20 pour revoir à quoi correspond chaque protocole).

Les caractéristiques physiques, poids et longueur, des Araignées utilisées pour les expériences ne diffèrent pas significativement entre les trois groupes (Tab. 21). Les Araignées sont réparties de façon homogène entre les groupes.

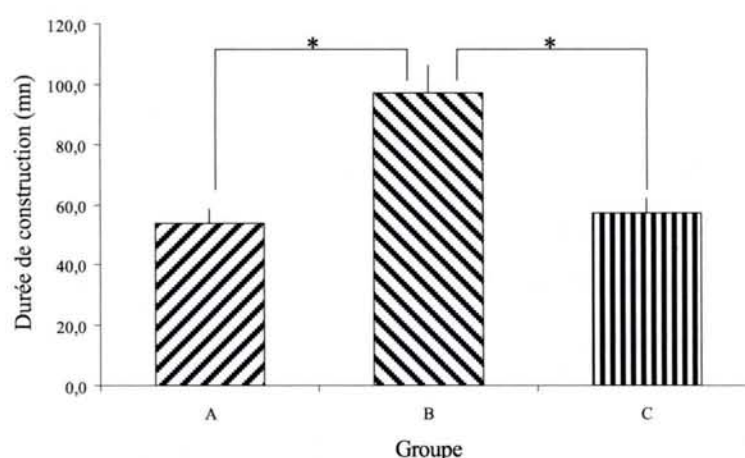
Le positionnement des Araignées au sein du cadre est comparé à un positionnement au hasard où la probabilité théorique que l'Araignée se positionne dans une moitié donnée du cadre est de 0,5. Les Araignées de chacun des trois groupes ne présentent pas de positionnement préférentiel pour l'une des moitiés du cadre, que l'on considère l'ensemble des Araignées testées ou uniquement celles qui ont construit une toile (Tests exact de Fisher : NS). Le positionnement des Araignées au sein du cadre est indépendant des conditions environnementales de la salle d'expérimentation.

A la fin des expériences ($t=72h$), le pourcentage d'Araignées ayant construit une toile ne diffère pas significativement entre les trois groupes (Test du χ^2 : $\chi^2_2=1,60$ NS). Les pourcentages de construction sont les suivants : 52,6 % pour le groupe "A", 54,8 % pour le groupe "B", et 42,6 % pour le groupe "C" (Fig. 48).

Le pourcentage de construction de la toile ne diffère pas significativement entre les trois groupes pour la première et la troisième période d'observation (Test du χ^2 , 0h-24h : $\chi^2_2=3,76$; 48h-72h : $\chi^2_2=2,21$ NS) (Fig. 48). Par contre, il y a une différence significative pour la deuxième période (Test du χ^2 , 24h-48h : $\chi^2_2=6,80$ $P=0.033$). Les comparaisons des groupes deux à deux montrent que le pourcentage de construction pour la deuxième période du groupe "C" (6,4 %) est significativement inférieur à celui du groupe "A" (28,6 %) (Test exact de Fisher : $P=0.015$) (Fig. 48) ; les autres comparaisons deux à deux étant non significatives (Test exact de Fisher : NS).

La durée de construction de la toile diffère significativement entre les trois groupes (Test de Kruskal-Wallis : $H_2=14,97$ $P=0.0006$) (Fig. 49). Les comparaisons des groupes deux à deux montrent que la durée de construction du groupe "B" est significativement supérieure à la durée de construction du groupe "A" (Test de Mann-Whitney : $N_1=15$ $N_2=13$ $U=3,48$ $P=0.0005$) et du groupe "C" (Test de Mann-Whitney : $N_1=14$ $N_2=13$ $U=3,20$ $P=0.001$) (Fig. 49) ; par contre, il n'y a pas de différence significative entre les groupes "A" et "C" (Test de Mann-Whitney : $N_1=15$ $N_2=14$ $U=0,46$ NS).

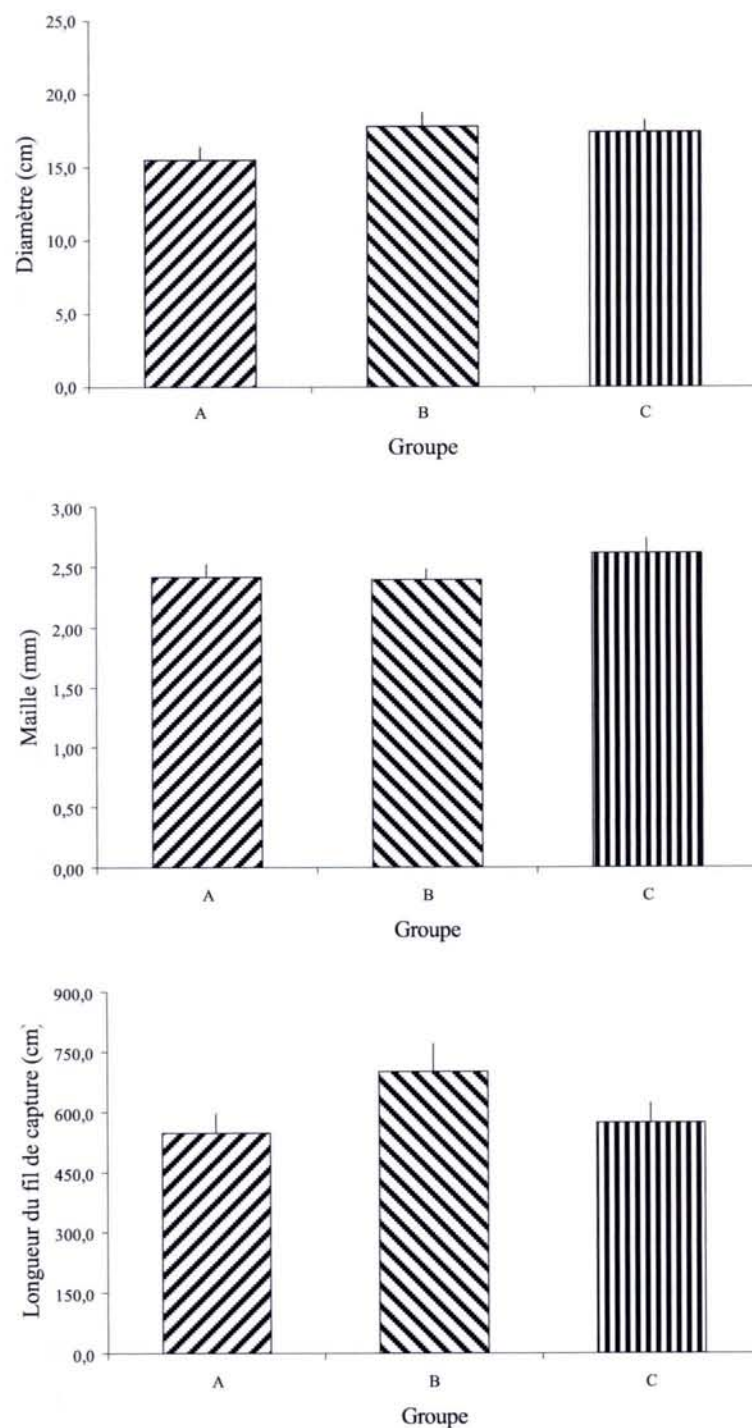
Figure 49 : Moyenne (et Erreur Standard) de la durée de construction de la toile des groupes "contrôle" des trois protocoles expérimentaux



* indique une différence significative entre les groupes ainsi désignés. Les autres groupes ne diffèrent pas significativement les uns des autres.

Les caractéristiques des toiles construites par les Araignées ne diffèrent pas significativement entre les trois groupes (ANOVA, Diamètre : $F_{2,58}=1,76$; Maille : $F_{2,59}=1,29$; Longueur du fil de capture : $F_{2,55}=1,91$ NS) (Fig. 50).

Figure 50 : Moyenne (et Erreur Standard) des caractéristiques des toiles construites par les Araignées des groupes "contrôle" des trois protocoles expérimentaux



Les groupes expérimentaux ne diffèrent pas significativement les uns des autres.

La comparaison des groupes "contrôle" des trois protocoles expérimentaux montre que pour la plupart des paramètres il n'y a pas de différence significative entre ces groupes, indiquant que les éventuelles différences dans les conditions expérimentales ont peu d'effet sur ces paramètres. Les données des trois groupes "contrôle" peuvent donc être cumulées, et les comparaisons entre les groupes expérimentaux relatifs aux informations de nature différente liées à un même facteur environnemental peuvent être réalisées pour ces paramètres ; le nouveau groupe contrôle "T" et les groupes expérimentaux renommés "A", "B" et "C" sont décrits dans le Tableau 22.

Tableau 22 : Groupes expérimentaux constitués afin de tester l'influence sur la construction de la toile d'informations sensorielles de nature différente liées aux proies, aux congénères ou simultanément aux deux facteurs

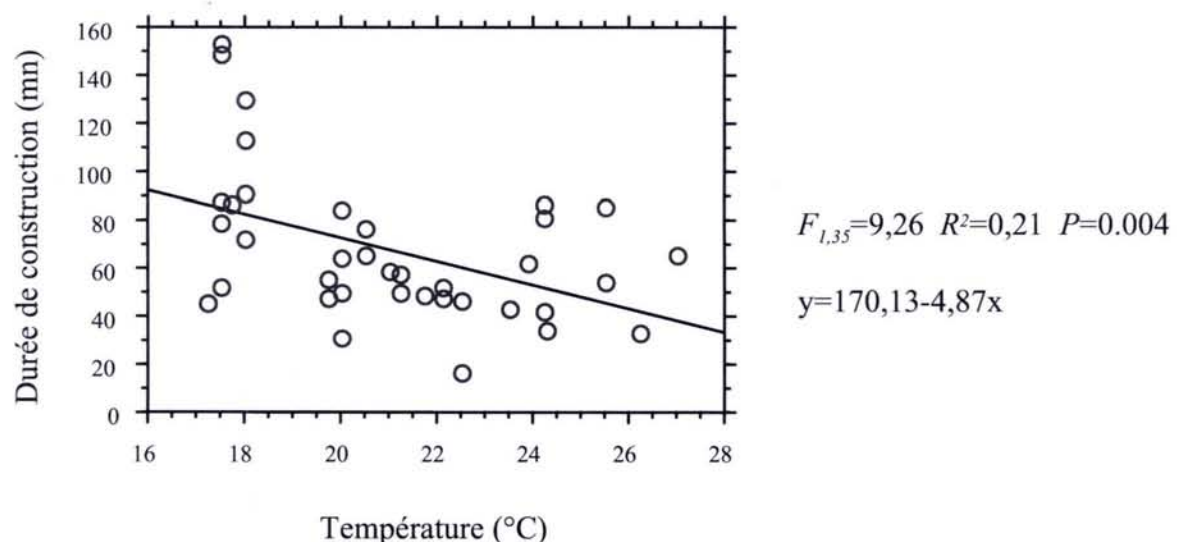
Groupe	Nature des informations sensorielles		
	Chimique volatile	Tactochimique	Vibratoire
T	-	-	-
A	+	-	-
B	+	+	-
C	+	-	+

+ et - indiquent respectivement les informations testées et non testées par chacun des groupes. Le groupe "T" correspond au cumul des groupes "contrôle" des trois protocoles A, B et C. Un groupe "A" et un groupe "B" existent pour chacune des situations environnementales testées (présence de proies, ou d'un congénère ou des deux facteurs en même temps) ; le groupe "C" n'existe que pour le facteur proies.

Pour les paramètres pour lesquels il existe une différence significative entre les trois groupes "contrôle", cela signifie qu'il existe entre les trois expériences des différences dans les conditions expérimentales qui ont un effet sur ces paramètres, par conséquent, si lors des comparaisons entre les groupes expérimentaux relatifs aux informations de nature différente liées à un même facteur environnemental, nous mettons en évidence une différence significative, nous ne pourrions déterminer si cette différence est due au traitement expérimental (la nature des informations sensorielles testées) ou à d'autres conditions

expérimentales. Parmi ces conditions, la température régnant dans la salle au cours des expériences pourrait expliquer les différences observées de la durée de construction de la toile entre les trois groupes "contrôle" : effectivement, la température moyenne des journées d'observation du protocole B ($N=13$ $\bar{X} \pm SE = 17,6 \pm 0,1$ °C) est inférieure à celle des protocoles A ($N=7$ $\bar{X} \pm SE = 21,2 \pm 0,5$ °C) et C ($N=14$ $\bar{X} \pm SE = 23,8 \pm 0,5$ °C) ; et, la régression de la durée de construction sur la température moyenne, calculée à partir de l'ensemble des données des trois groupes, est significative - la durée de construction est plus grande à plus basse température (Fig. 51).

Figure 51 : Régression simple de la durée de construction de la toile par les Araignées des groupes "contrôle" sur la température moyenne régnant dans la salle d'expérimentation



Les données des trois groupes "contrôle" sont réunies.

IV.1.2.2. Informations sensorielles liées à la présence de proies

Les groupes pris en compte pour les comparaisons sont : le groupe "T", et les trois groupes expérimentaux "A", "B" et "C" relatifs aux informations de nature différente liées aux proies (Tab. 22).

Tableau 23 : Poids et longueur totale des Araignées du groupe "T" et des groupes expérimentaux "A", "B" et "C" relatifs aux informations de nature différente liées aux proies

Groupe		Poids (mg)		Longueur (mm)	
	<i>N</i>	$\bar{X} \pm \text{SE}$		$\bar{X} \pm \text{SE}$	
T	130	50,7±1,0		7,18±0,05	
A	37	49,8±1,7		7,11±0,08	
B	31	53,2±2,1		7,30±0,08	
C	56	50,0±1,5		7,14±0,08	
	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
ANOVA	3	0,70	0.550	0,79	0.500

Tableau 24 : Pourcentage d'Araignées construisant une toile du groupe "T" et des groupes expérimentaux "A", "B" et "C" relatifs aux informations de nature différente liées aux proies

Groupe	Nombre d'Araignées testées	Pourcentage de construction	<i>P</i>
T	130	48,5	
A	37	37,8	0.269
B	31	71,0	0.028
C	56	28,6	0.015

La valeur *P* est le résultat statistique de la comparaison, par un Test exact de Fisher, de chaque groupe au groupe "T".

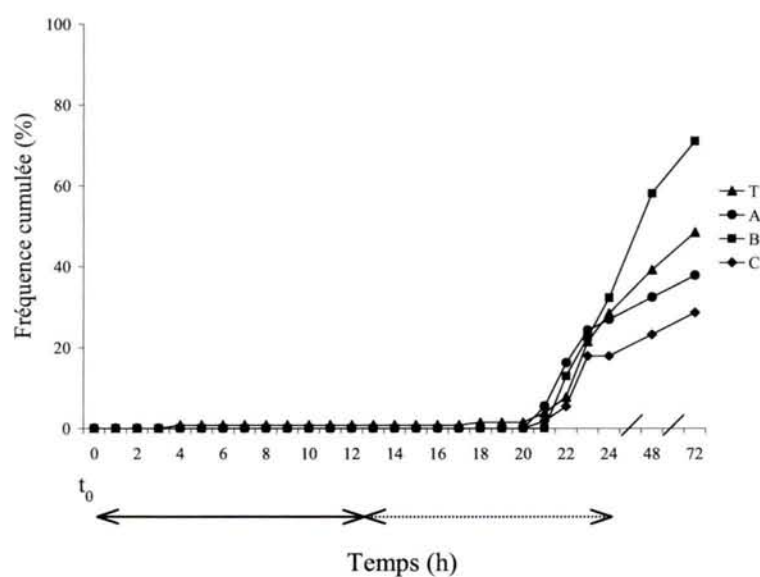
Les caractéristiques physiques, poids et longueur, des Araignées utilisées pour les expériences ne diffèrent pas significativement entre les groupes (Tab. 23). Les Araignées sont réparties de façon homogène entre les groupes.

Les Araignées contrôle ne présentant pas de positionnement préférentiel pour l'une des moitiés du cadre (cf. IV.1.2.1.), et le stimulus étant placé au hasard du côté droit ou gauche du cadre, le positionnement des Araignées par rapport au stimulus est comparé à un positionnement au hasard où la probabilité théorique que l'Araignée se positionne dans une moitié donnée du cadre est de 0,5. Les Araignées ne présentent pas de positionnement préférentiel par rapport au stimulus, que ce soit dans le groupe "A" ou dans le groupe "C", et que l'on considère l'ensemble des Araignées testées ou uniquement celles qui ont construit une toile (Tests exact de Fisher : NS). La présence d'informations chimiques volatiles liées aux proies et de vibrations dues aux battements d'ailes de proies n'influence pas le positionnement des Araignées dans le cadre.

A la fin des expériences ($t=72h$), le pourcentage d'Araignées ayant construit une toile diffère significativement entre les groupes (Test du χ^2 : $\chi^2_3=15,92$ $P=0.001$) (Tab. 24 ; Fig. 52). Le pourcentage de construction du groupe "A", même si inférieur, ne diffère pas significativement du groupe "T" (Tab. 24). Dans le groupe "B", un plus grand pourcentage d'Araignées construit une toile que dans le groupe "T" (Tab. 24), mais également que dans les groupes "A" (Test exact de Fisher : $P=0.008$) et "C" (Test exact de Fisher : $P=0.0002$). Dans le groupe "C", un plus faible pourcentage d'Araignées construit une toile que dans le groupe "T" (Tab. 24), mais il n'y a pas de différence significative avec le groupe "A" (Test exact de Fisher : NS). Le contact direct avec des proies stimule donc la construction de la toile, tandis que la présence de vibrations dues aux battements d'ailes de proies associées aux informations chimiques volatiles l'inhiberait.

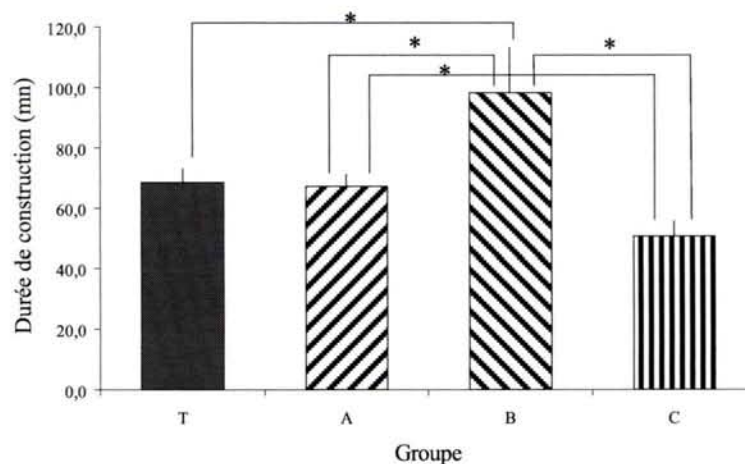
Le pourcentage de construction de la toile ne diffère pas significativement entre les groupes pour la première et la troisième période d'observation (Test du χ^2 , 0h-24h : $\chi^2_3=2,94$; 48h-72h : $\chi^2_3=5,85$ NS) (Fig. 52). Par contre, il y a une différence significative pour la deuxième période (Test du χ^2 , 24h-48h : $\chi^2_3=12,96$ $P=0.005$). Les comparaisons des groupes deux à deux montrent que les différences significatives concernent toutes le groupe "B" dont le pourcentage de construction pour la deuxième période (38,1 %) est supérieur à celui des autres groupes : "T" (15,0 %) (Test exact de Fisher : $P=0.028$), "A" (7,4 %) (Test exact de

Figure 52 : Pourcentage cumulé d'Araignées construisant une toile au cours des 72 heures d'observation pour le groupe "T" et les groupes expérimentaux "A", "B" et "C" relatifs aux informations de nature différente liées aux proies



Au bas de la figure, les lignes continue et en pointillés indiquent respectivement les périodes diurne et nocturne, et t_0 correspond à l'introduction des Araignées dans le cadre.

Figure 53 : Moyenne (et Erreur Standard) de la durée de construction de la toile du groupe "T" et des groupes expérimentaux "A", "B" et "C" relatifs aux informations de nature différente liées aux proies



* indique une différence significative entre les groupes ainsi désignés. Les autres groupes ne diffèrent pas significativement les uns des autres.

Fisher : $P=0.013$), et "C" (6,5 %) (Test exact de Fisher : $P=0.003$) (Fig. 52). Le fait qu'une telle différence du pourcentage de construction pour la deuxième période existe entre les groupes "contrôle" des trois protocoles (cf. IV.1.2.1.), indique que le résultat ci-dessus est plutôt lié à des différences dans les conditions expérimentales qu'à une influence du contact direct avec une proie.

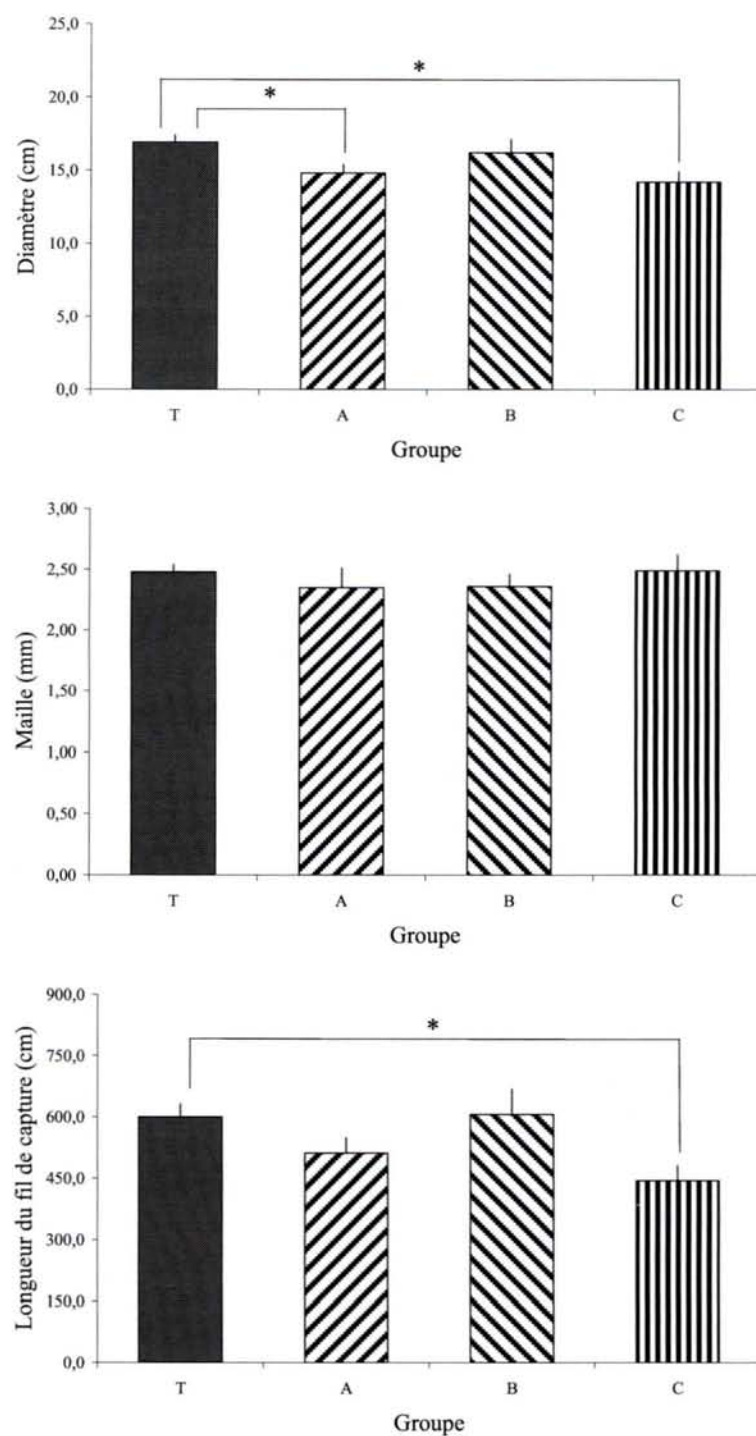
La durée de construction de la toile diffère significativement entre les groupes (Test de Kruskal-Wallis : $H_3=9,80$ $P=0.020$) (Fig. 53). Les comparaisons des groupes deux à deux montrent que la durée de construction du groupe "B" est significativement supérieure à la durée de construction des autres groupes : "T" (Test de Mann-Whitney : $N_1=42$ $N_2=8$ $U=2,04$ $P=0.042$), "A" (Test de Mann-Whitney : $N_1=12$ $N_2=8$ $U=2,08$ $P=0.037$), "C" (Test de Mann-Whitney : $N_1=11$ $N_2=8$ $U=2,81$ $P=0.005$) (Fig. 53). Ces résultats vont dans le même sens que la différence observée entre les groupes "contrôle" des trois protocoles, et sembleraient liés à des différences de température dans la salle d'expérimentation (cf. IV.1.2.1.).

Les comparaisons des groupes deux à deux montrent aussi que la durée de construction du groupe "C" est significativement inférieure à la durée de construction du groupe "A" (Test de Mann-Whitney : $N_1=12$ $N_2=11$ $U=2,18$ $P=0.029$) - différence non observée entre les trois groupes "contrôle" - et tend à l'être vis à vis du groupe "T" (Test de Mann-Whitney : $N_1=42$ $N_2=11$ $U=1,66$ $P=0.098$) (Fig. 53). Ceci suggère que la présence de vibrations dues aux battements d'ailes de proies entraîne une réduction de la durée de construction.

Globalement, il existe des différences de la taille des toiles construites entre les groupes, mais pas de la taille de la maille ni de la longueur du fil de la spirale de capture (Test de Kruskal-Wallis, Diamètre : $H_3=8,17$ $P=0.043$; Maille : $H_3=1,83$ NS ; Longueur du fil de capture : $H_3=6,43$ NS) (Fig. 54). Les comparaisons des groupes deux à deux montrent que les toiles du groupe "A" et du groupe "C" sont significativement plus petites que les toiles du groupe "T" (Tests de Mann-Whitney respectifs : $N_1=61$ $N_2=11$ $U=1,96$ $P=0.049$; $N_1=61$ $N_2=16$ $U=2,45$ $P=0.014$) ; les tailles des toiles ne diffèrent pas entre les groupes "A" et "C" (Test de Mann-Whitney : $N_1=16$ $N_2=11$ $U=0,27$ NS) (Fig. 54). Ces résultats suggèrent que la présence d'informations chimiques volatiles liées aux proies seules ou associées aux vibrations dues aux battements d'ailes de proies entraîne une diminution de la taille de la toile.

Pour la taille de la maille, les comparaisons des groupes deux à deux se révèlent toutes non significatives (Tests de Mann-Whitney : NS). Par contre, ces comparaisons montrent que la

Figure 54 : Moyenne (et Erreur Standard) des caractéristiques des toiles construites par les Araignées du groupe "T" et des groupes expérimentaux "A", "B" et "C" relatifs aux informations de nature différente liées aux proies



* indique une différence significative entre les groupes ainsi désignés. Les autres groupes ne diffèrent pas significativement les uns des autres.

longueur du fil de capture des toiles du groupe "C" est significativement inférieure à celle des toiles du groupe "T" (Test de Mann-Whitney : $N_1=58$ $N_2=16$ $U=2,43$ $P=0.015$), mais il n'y a pas de différence avec le groupe "A" (Test de Mann-Whitney : $N_1=16$ $N_2=11$ $U=1,09$ NS) (Fig. 54). Les autres comparaisons sont toutes non significatives (Tests de Mann-Whitney : NS). Ces résultats suggèrent que la présence de vibrations dues aux battements d'ailes de proies, associées aux informations chimiques volatiles, entraîne une diminution de l'investissement dans la spirale de capture.

En résumé, les résultats précédents montrent que le contact direct avec les proies stimule la construction de la toile ; tandis qu'en présence d'informations à distance liées aux proies (informations vibratoires et chimiques volatiles), moins d'Araignées décident de construire, et celles qui le décident réduisent leur investissement dans la construction de la toile : diminution de la durée de construction, et de la longueur de fil de soie investi dans la spirale de capture.

IV.1.2.3. Informations sensorielles liées à la présence d'un congénère

Les groupes pris en compte pour les comparaisons sont : le groupe "T", et les deux groupes expérimentaux "A" et "B" relatifs aux informations de nature différente liées au congénère (Tab. 22). Notons que dans le groupe "T" ne sont cumulés que les groupes "contrôle" des protocoles expérimentaux A et B, puisqu'il n'y a pas d'informations de nature vibratoire liées au congénère de testées.

Les caractéristiques physiques, poids et longueur, des Araignées utilisées pour les expériences ne diffèrent pas significativement entre les groupes (Tab. 25). Les Araignées sont réparties de façon homogène entre les groupes.

Les Araignées contrôle ne présentant pas de positionnement préférentiel pour l'une des moitiés du cadre (cf. IV.1.2.1.), et le stimulus étant placé au hasard du côté droit ou gauche du cadre, le positionnement des Araignées par rapport au stimulus est comparé à un positionnement au hasard où la probabilité théorique que l'Araignée se positionne dans une moitié donnée du cadre est de 0,5. Les Araignées du groupe "A" ne présentent pas de

Tableau 25 : Poids et longueur totale des Araignées du groupe "T" et des groupes expérimentaux "A" et "B" relatifs aux informations de nature différente liées au congénère

Groupe		Poids (mg)	Longueur (mm)
	<i>N</i>	$\bar{X} \pm \text{SE}$	$\bar{X} \pm \text{SE}$
T	69	51,2±1,3	7,19±0,06
A	35	48,8±1,5	7,09±0,08
B	31	51,7±2,1	7,26±0,10
	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
ANOVA	2	0,82	0.441
			<i>F</i>
			<i>P</i>
			0,90
			0.410

Tableau 26 : Pourcentage d'Araignées construisant une toile du groupe "T" et des groupes expérimentaux "A" et "B" relatifs aux informations de nature différente liées au congénère

Groupe	Nombre d'Araignées testées	Pourcentage de construction	<i>P</i>
T	69	53,6	
A	35	57,1	0.836
B	31	61,3	0.520

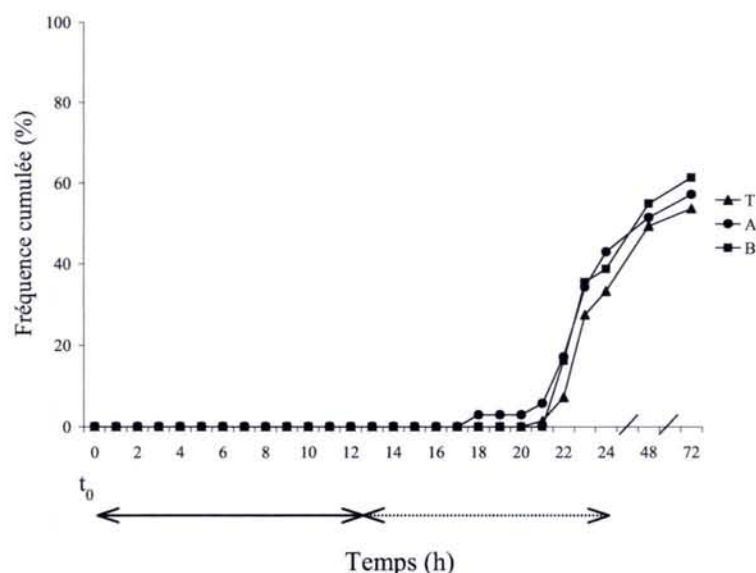
La valeur *P* est le résultat statistique de la comparaison, par un Test exact de Fisher, de chaque groupe avec le groupe "T".

positionnement préférentiel par rapport au stimulus, que l'on considère l'ensemble des Araignées testées ou uniquement celles qui ont construit une toile (Tests exact de Fisher : NS). La présence d'informations chimiques volatiles liées au congénère n'influence pas le positionnement des Araignées dans le cadre.

A la fin des expériences ($t=72h$), le pourcentage d'Araignées ayant construit une toile ne diffère pas significativement entre les groupes (Test du χ^2 : $\chi^2_2=0,52$ NS) (Tab. 26 ; Fig. 55). Les comparaisons des groupes deux à deux se révèlent toutes non significatives (Tests exact de Fisher : NS) (Tab. 26). Ni la présence d'informations chimiques volatiles liées au congénère, ni le contact direct avec un congénère n'influence la décision de construire une toile.

Le pourcentage de construction de la toile ne diffère pas significativement entre les groupes pour chacune des trois périodes d'observation (Test du χ^2 , 0h-24h : $\chi^2_2=0,95$; 24h-48h : $\chi^2_2=0,86$; 48h-72h : $\chi^2_2=0,38$ NS) (Fig. 55). Les comparaisons des groupes deux à deux se révèlent toutes non significatives (Tests exact de Fisher : NS). Ni la présence d'informations chimiques volatiles liées au congénère, ni le contact direct avec un congénère n'influence le moment de construction de la toile.

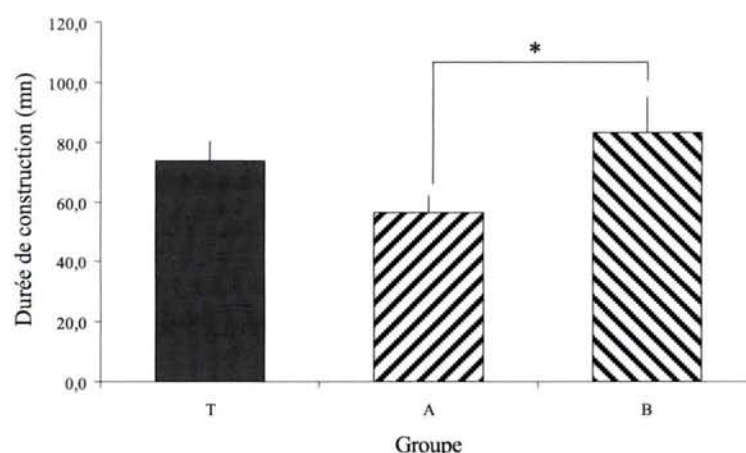
Figure 55 : Pourcentage cumulé d'Araignées construisant une toile au cours des 72 heures d'observation pour le groupe "T" et les groupes expérimentaux "A" et "B" relatifs aux informations de nature différente liées au congénère



Au bas de la figure, les lignes continue et en pointillés indiquent respectivement les périodes diurne et nocturne, et t_0 correspond à l'introduction des Araignées dans le cadre.

La durée de construction de la toile ne diffère pas significativement entre les groupes (ANOVA : $F_{2,53}=2,64$ NS) (Fig. 56). Les comparaisons des groupes deux à deux révèlent une seule différence significative entre les groupes "A" et "B" (Test PLSD de Fisher : $P=0.036$) ; cependant, cette différence va dans le même sens que celle observée entre les groupes "contrôle" des protocoles, et semblerait liée à des différences de température dans la salle d'expérimentation (cf. IV.1.2.1.).

Figure 56 : Moyenne (et Erreur Standard) de la durée de construction de la toile du groupe "T" et des groupes expérimentaux "A" et "B" relatifs aux informations de nature différente liées au congénère

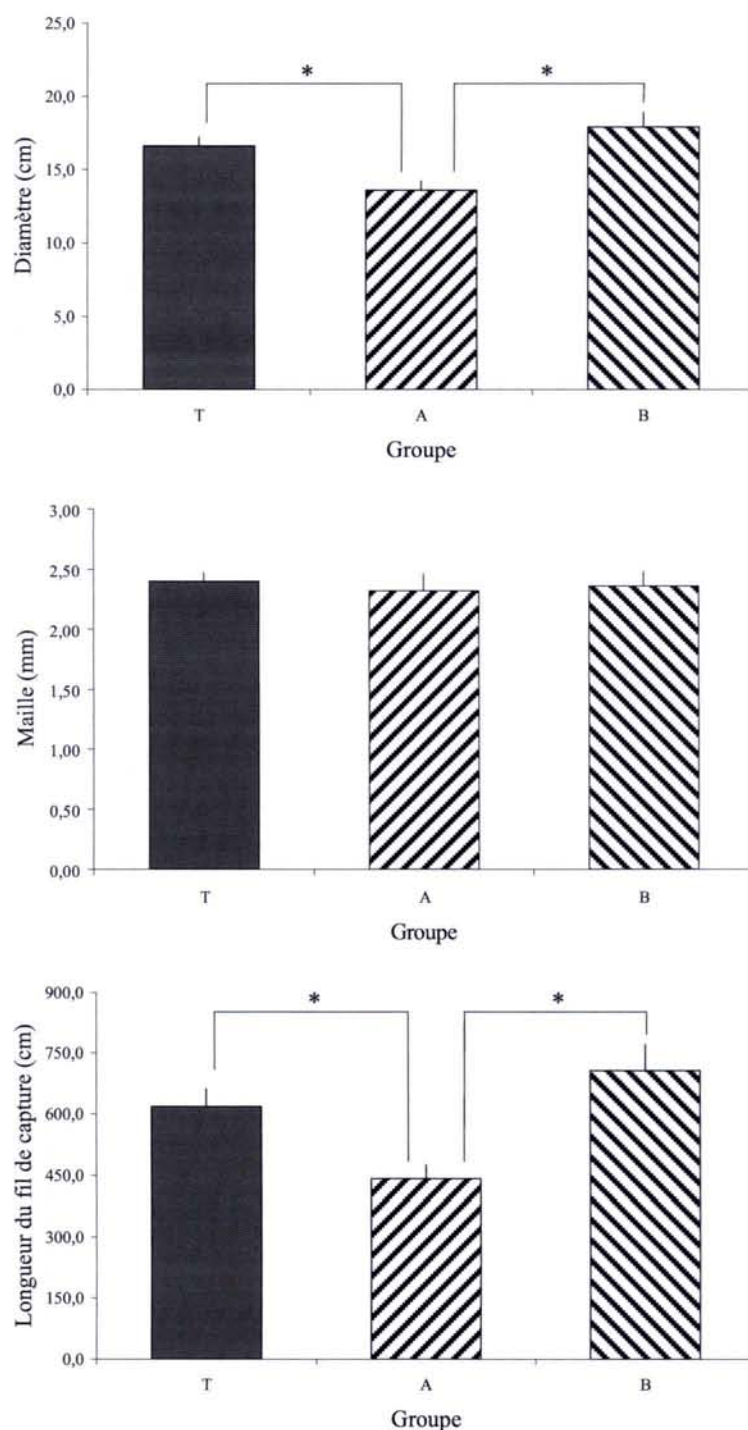


* indique une différence significative entre les groupes ainsi désignés. Les autres groupes ne diffèrent pas significativement les uns des autres.

Globalement, il existe des différences de la taille et de la longueur du fil de la spirale de capture des toiles construites entre les groupes, mais pas de la taille de la maille (Test de Kruskal-Wallis, Diamètre : $H_2=11,63$ $P=0.003$; Maille : $H_2=1,44$ NS ; Longueur du fil de capture : $H_2=10,55$ $P=0.005$) (Fig. 57). Les comparaisons des groupes deux à deux montrent que les Araignées du groupe "A" construisent des toiles dont la taille et la longueur du fil de capture sont significativement inférieures à celles des toiles des Araignées du groupe "T" (Test de Mann-Whitney, Diamètre : $N_1=36$ $N_2=20$ $U=2,86$ $P=0.004$; Longueur du fil de capture : $N_1=34$ $N_2=18$ $U=2,38$ $P=0.017$), et du groupe "B" (Test de Mann-Whitney, Diamètre : $N_1=20$ $N_2=19$ $U=2,98$ $P=0.003$; Longueur du fil de capture : $N_1=19$ $N_2=18$ $U=3,19$ $P=0.001$) (Fig. 57) ; mais, il n'y a pas de différence significative entre les groupes "B" et "T" (Tests de Mann-Whitney : NS). Pour la taille de la maille, les comparaisons des groupes deux

à deux se révèlent toutes non significatives (Tests de Mann-Whitney : NS). Ces résultats suggèrent que la présence d'informations chimiques volatiles liées au congénère entraîne une diminution de la taille de la toile et de l'investissement dans la spirale de capture.

Figure 57 : Moyenne (et Erreur Standard) des caractéristiques des toiles construites par les Araignées du groupe "T" et des groupes expérimentaux "A" et "B" relatifs aux informations de nature différente liées au congénère



* indique une différence significative entre les groupes ainsi désignés. Les autres groupes ne diffèrent pas significativement les uns des autres.

Tableau 27 : Influence sur le positionnement et le comportement de construction de la toile des Araignées d'informations sensorielles de nature différente liées aux proies et au congénère

Information sensorielle	Source d'informations	Positionnement	Décision de construction	Période de construction	Durée de construction	Taille de la toile	Maille de la toile	Investissement dans la spirale de capture
Chimique volatile	Proies	NS	NS	NS	NS	Réduction	NS	NS
	Congénère	NS	NS	NS	NS	Réduction	NS	Réduction
Tactochimique + chimique	Proies	/	Stimulation	NS	NS	NS	NS	NS
	Congénère	/	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Vibratoire + chimique	Proies	NS	Inhibition	NS	Réduction	Réduction	NS	Réduction

Les résultats sont obtenus par comparaison avec des Araignées placées seules dans des cadres expérimentaux.

En résumé, les résultats précédents montrent que le contact direct avec un congénère ne semble pas avoir d'effet sur le comportement de construction de la toile ; tandis qu'en présence d'informations à distance liées au congénère (informations chimiques volatiles), les Araignées réduisent leur investissement dans la construction de la toile : diminution de la longueur de fil de soie investi dans la spirale de capture.

IV.1.2.4. Informations sensorielles liées à la présence simultanée de proies et d'un congénère

A partir des effets individuels des informations sensorielles de nature différente liées aux proies et au congénère sur le positionnement et le comportement de construction des Araignées, résumés dans le Tableau 27, nous pouvons faire des prédictions quant aux effets éventuels de la présence simultanément d'informations liées aux deux facteurs environnementaux. Ainsi, un contact direct avec une proie et un congénère successivement pourrait stimuler la construction de la toile par les Araignées, puisque pris individuellement seules les proies ont un effet stimulant ; tandis que la présence d'informations chimiques volatiles liées aux proies et au congénère devrait entraîner une diminution de la taille des toiles construites, puisque les effets individuels des deux facteurs vont dans le même sens, diminution qui devrait résulter d'une réduction de l'investissement des Araignées dans la spirale de capture.

Les groupes pris en compte pour tester ces prédictions sont : le groupe "T", et les deux groupes expérimentaux "A" et "B" relatifs aux informations de nature différente liées simultanément aux proies et au congénère (Tab. 22). Notons que dans le groupe "T" ne sont cumulés que les groupes "contrôle" des protocoles expérimentaux A et B, puisqu'il n'y a pas d'informations de nature vibratoire liées au congénère de testées.

Les caractéristiques physiques, poids et longueur, des Araignées utilisées pour les expériences ne diffèrent pas significativement entre les groupes (Tab. 28). Les Araignées sont réparties de façon homogène entre les groupes.

Les Araignées contrôle ne présentant pas de positionnement préférentiel pour l'une des moitiés du cadre (cf. IV.1.2.1.), et les stimuli étant placés au hasard du côté droit ou gauche

Tableau 28 : Poids et longueur totale des Araignées du groupe "T" et des groupes expérimentaux "A" et "B" relatifs aux informations de nature différente liées simultanément aux proies et au congénère

Groupe		Poids (mg)	Longueur (mm)
	<i>N</i>	$\bar{X} \pm SE$	$\bar{X} \pm SE$
T	69	51,2±1,3	7,19±0,06
A	36	49,7±1,7	7,15±0,08
B	29	52,1±2,2	7,25±0,10

	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
ANOVA	2	0,43	0.649	0,28	0.758

Tableau 29 : Pourcentage d'Araignées construisant une toile du groupe "T" et des groupes expérimentaux "A" et "B" relatifs aux informations de nature différente liées simultanément aux proies et au congénère

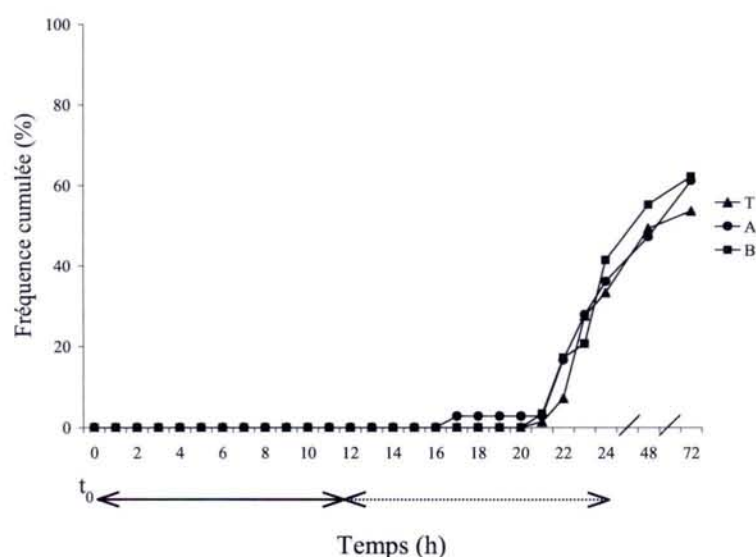
Groupe	Nombre d'Araignées testées	Pourcentage de construction	<i>P</i>
T	69	53,6	
A	36	61,1	0.537
B	29	62,1	0.508

La valeur *P* est le résultat statistique de la comparaison, par un Test exact de Fisher, de chaque groupe avec le groupe "T".

du cadre, le positionnement des Araignées par rapport aux stimuli est comparé à un positionnement au hasard où la probabilité théorique que l'Araignée se positionne dans une moitié donnée du cadre est de 0,5. Les Araignées du groupe "A" ne présentent pas de positionnement préférentiel par rapport au stimulus lié aux proies ou au congénère, que l'on considère l'ensemble des Araignées testées ou uniquement celles qui ont construit une toile (Tests exact de Fisher : NS). La présence simultanée d'informations chimiques volatiles liées aux proies et au congénère n'influence pas le positionnement des Araignées dans le cadre.

A la fin des expériences ($t=72h$), le pourcentage d'Araignées ayant construit une toile ne diffère pas significativement entre les groupes (Test du χ^2 : $\chi^2_2=0,86$ NS) (Tab. 29 ; Fig. 58). Les comparaisons des groupes deux à deux se révèlent toutes non significatives (Tests exact de Fisher : NS) (Tab. 29). Ni la présence simultanée d'informations chimiques volatiles liées aux proies et au congénère, ni le contact direct successif avec une proie et un congénère n'influence la décision de construire une toile.

Figure 58 : Pourcentage cumulé d'Araignées construisant une toile au cours des 72 heures d'observation pour le groupe "T" et les groupes expérimentaux "A" et "B" relatifs aux informations de nature différente liées simultanément aux proies et au congénère

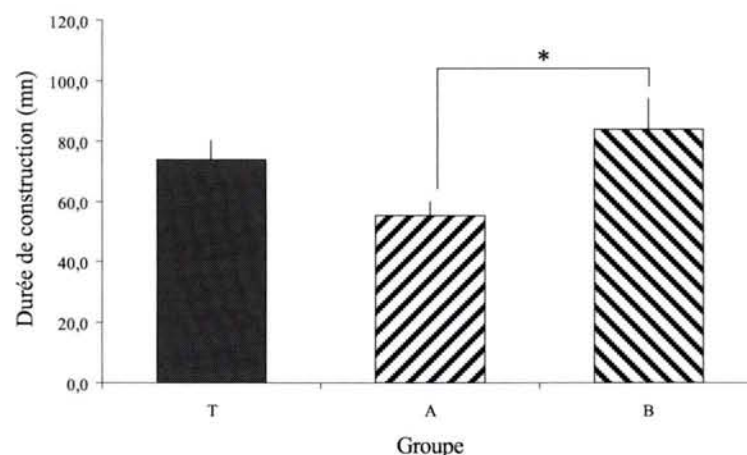


Au bas de la figure, les lignes continue et en pointillés indiquent respectivement les périodes diurne et nocturne, et t_0 correspond à l'introduction des Araignées dans le cadre.

Le pourcentage de construction de la toile ne diffère pas significativement entre les groupes pour chacune des trois périodes d'observation (Test du χ^2 , 0h-24h : $\chi^2_2=0,58$; 24h-48h : $\chi^2_2=0,40$; 48h-72h : $\chi^2_2=3,06$ NS) (Fig. 58). Les comparaisons des groupes deux à deux se révèlent toutes non significatives (Tests exact de Fisher : NS). Ni la présence simultanée d'informations chimiques volatiles liées aux proies et au congénère, ni le contact direct successif avec une proie et un congénère n'influence le moment de construction de la toile.

La durée de construction de la toile ne diffère pas significativement entre les groupes (Test de Kruskal-Wallis : $H_2=5,54$ NS) (Fig. 59). Les comparaisons des groupes deux à deux révèlent une seule différence significative entre les groupes "A" et "B" (Test de Mann-Whitney : $N_1=12$ $N_2=8$ $U=2,39$ $P=0.017$) ; cependant, cette différence va dans le même sens que celle observée entre les groupes "contrôle" des protocoles, et semblerait liée à des différences de température dans la salle d'expérimentation (cf. IV.1.2.1.).

Figure 59 : Moyenne (et Erreur Standard) de la durée de construction de la toile du groupe "T" et des groupes expérimentaux "A" et "B" relatifs aux informations de nature différente liées simultanément aux proies et au congénère



* indique une différence significative entre les groupes ainsi désignés. Les autres groupes ne diffèrent pas significativement les uns des autres.

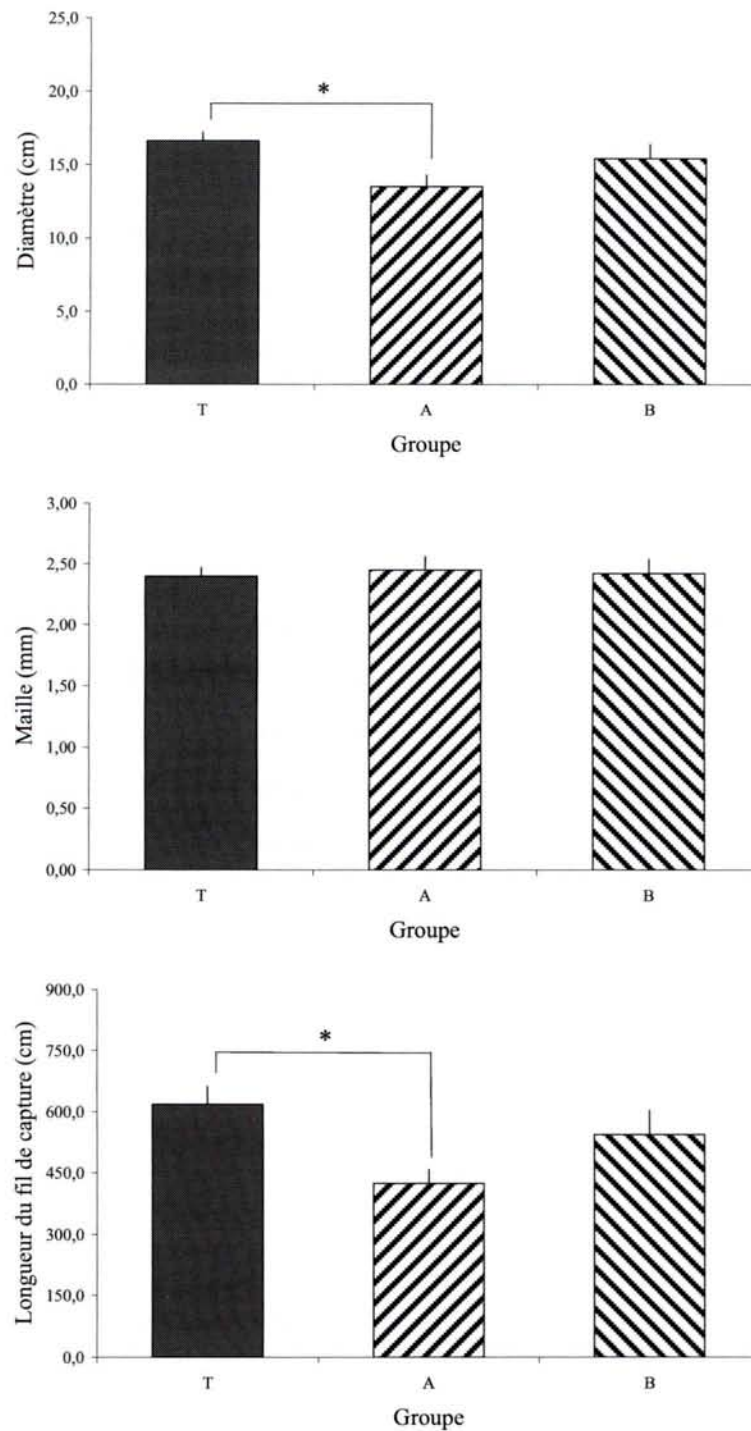
Globalement, il existe des différences de la taille et de la longueur du fil de la spirale de capture des toiles construites entre les groupes, mais pas de la taille de la maille (Test de Kruskal-Wallis, Diamètre : $H_2=8,02$ $P=0.018$; Maille : $H_2=0,17$ NS ; Longueur du fil de capture : $H_2=8,14$ $P=0.017$) (Fig. 60). Les comparaisons des groupes deux à deux montrent que les Araignées du groupe "A" construisent des toiles dont la taille et la longueur du fil de capture sont significativement inférieures à celles des toiles des Araignées du groupe "T" (Test de Mann-Whitney, Diamètre : $N_1=36$ $N_2=21$ $U=2,75$ $P=0.006$; Longueur du fil de capture : $N_1=34$ $N_2=20$ $U=2,85$ $P=0.004$) (Fig. 60) ; mais, il n'y a pas de différence significative entre les groupes "B" et "T" (Tests de Mann-Whitney : NS). Pour la taille de la maille, les comparaisons des groupes deux à deux se révèlent toutes non significatives (Tests de Mann-Whitney : NS). Ces résultats suggèrent que la présence simultanée d'informations chimiques volatiles liées aux proies et au congénère entraîne une diminution de la taille de la toile et de l'investissement dans la spirale de capture.

En résumé, les résultats précédents montrent que le contact direct avec une proie et un congénère successivement ne semble pas avoir d'effet sur le comportement de construction de la toile ; l'effet stimulant du contact direct avec une proie sur la construction de la toile des Araignées n'apparaît pas lorsque ce contact est précédé ou suivi d'un contact direct avec une autre Araignée. Tandis qu'en accord avec les prédictions faites à partir des effets individuels des informations liées aux deux facteurs, la présence simultanément d'informations à distance liées aux proies et au congénère (informations chimiques volatiles) entraîne une réduction de l'investissement des Araignées dans la construction de la toile : diminution de la longueur de fil de soie investi dans la spirale de capture.

IV.1.3. Conclusion

En présence d'informations sensorielles de nature différente, *Zygiella x-notata* présente différents comportements de construction (Tab. 30). D'une manière générale, les informations à distance induisent une diminution de l'investissement (en temps et en énergie) des Araignées dans la construction de la toile : des informations de nature vibratoire liées aux proies entraînent une inhibition de la construction, et, pour les Araignées qui décident de tisser, une réduction de la durée de construction ; ces informations vibratoires, de même que

Figure 60 : Moyenne (et Erreur Standard) des caractéristiques des toiles construites par les Araignées du groupe "T" et des groupes expérimentaux "A" et "B" relatifs aux informations de nature différente liées simultanément aux proies et au congénère



* indique une différence significative entre les groupes ainsi désignés. Les autres groupes ne diffèrent pas significativement les uns des autres.

des informations chimiques volatiles liées aux proies et au congénère, provoquent également une diminution de la taille de la toile et de la longueur de fil investi dans la spirale de capture. Les contacts directs (informations tactochimiques) avec une proie stimulent la construction de la toile par les Araignées ; cependant, les contacts entre Araignées ne semblent pas avoir d'effets sur le comportement de construction.

Les résultats montrent que les Araignées prennent en compte des informations de nature différente liées à la présence de proies dans la construction de la toile : des informations à distance, les vibrations émises par les battements des ailes des proies et leur odeur, et des informations de contact mêlant perception tactile et perception chimique (Tab. 30). Ils suggèrent également que *Zygiella x-notata* serait capable de prendre en compte simultanément des informations de nature différente ; ainsi, les diminutions du pourcentage de construction et de l'investissement dans la spirale de capture en présence à la fois d'informations vibratoires et chimiques volatiles ne peuvent s'expliquer ni par un effet unique des informations chimiques, ni par un effet uniquement des informations de nature vibratoire. Les effets observés des informations de nature différente liées aux proies (Tab. 30) correspondent chacun à une partie des effets dus à la présence de proies "entières" à l'intérieur du cadre avec l'Araignée décrits au Chapitre III (Tab. 17) ; seules l'anticipation du moment de construction et la réduction de la taille de la maille ne sont pas observées dans les expériences sur les informations sensorielles. Ainsi, la perception d'informations chimiques volatiles conduit les Araignées à diminuer la taille de leur toile ; mais, la perception à la fois de vibrations et de molécules chimiques volatiles semble être plus informative pour les Araignées qu'une perception de nature chimique uniquement, puisqu'elle provoque des modifications supplémentaires du comportement de construction : diminution du pourcentage de construction, et réduction de l'investissement dans la spirale de capture qui se traduit par une diminution de la durée de construction et de la taille de la toile. La perception d'informations vibratoires à distance entraîne donc chez les Araignées une inhibition de la construction, alors que les résultats du chapitre précédent ont montré que la présence de proies stimule la construction de la toile. Cette différence suggère que des Araignées n'ayant que des informations partielles - à distance, sans contact direct - sur la présence de proies dans leur environnement pourraient attendre de percevoir des informations supplémentaires avant de décider de construire. Ces informations pourraient avoir trait au type de proies dont pourraient dépendre les caractéristiques de la toile comme chez d'autres espèces (Sandoval 1994 ; Schneider & Vollrath 1998), ou à la pérennité du signal perçu donc à la disponibilité en proies

Tableau 30 : Influence sur le positionnement et le comportement de construction de la toile des Araignées d'informations sensorielles de nature différente liées aux proies et/ou au congénère

Information sensorielle	Source d'informations	Positionnement	Décision de construction	Période de construction	Durée de construction	Taille de la toile	Maille de la toile	Investissement dans la spirale de capture
Chimique volatile	Proies	NS	NS	NS	NS	Réduction	NS	NS
	Congénère	NS	NS	NS	NS	Réduction	NS	Réduction
	Proies + Congénère	NS	NS	NS	NS	Réduction	NS	Réduction
Tactochimique + chimique	Proies	/	Stimulation	NS	NS	NS	NS	NS
	Congénère	/	NS	NS	NS	NS	NS	NS
	Proies + Congénère	/	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Vibratoire + chimique	Proies	NS	Inhibition	NS	Réduction	Réduction	NS	Réduction

Les résultats sont obtenus par comparaison avec des Araignées placées seules dans des cadres expérimentaux.

du milieu. Le complément d'information nécessaire à ces Araignées pourrait être apporté par des contacts directs avec les proies, qui stimulent la construction de la toile. Cependant les Araignées ayant des contacts directs avec des proies ne semblent pas répartir de la même façon leur investissement entre la taille et la structure de la toile par rapport aux Araignées en présence de proies "entières" : les premières construisant des toiles dont la taille et la maille ne diffèrent pas des toiles d'Araignées n'ayant aucun contact avec des proies, les secondes construisant des toiles de taille et de maille plus petites que les toiles d'Araignées seules dans un cadre.

Ces effets des informations sensorielles, seules ou combinées, liées aux proies sont à rapprocher des effets additifs, observés chez d'autres Invertébrés, que peuvent avoir des informations toutes liées à un même facteur, mais perçues par des canaux sensoriels différents, ayant chacune des effets plus ou moins importants sur le comportement des animaux, lorsqu'elles sont combinées (Hazlett 1999 ; Bouwma & Hazlett 2001 ; Uetz & Roberts 2002).

Les Araignées tiennent compte d'informations à distance liées à la présence d'un congénère dans la construction de la toile : des informations chimiques volatiles ; par contre, les informations de contact mêlant perception tactile et perception chimique ne semblent pas être prises en compte (Tab. 30). Les résultats montrent également d'une manière plus générale que les Araignées tiennent compte de la présence d'un congénère dans la construction de la toile, ce que nos données jusqu'à maintenant n'avaient fait au mieux que suggérer.

La perception d'informations chimiques volatiles liées aux congénères et leur influence sur la construction de la toile ne peuvent expliquer, du moins à elles seules, la construction d'une plus petite toile par la seconde Araignée qui tisse au sein d'un couple de congénères mise en évidence par Kremer et al. (1987) ; sinon les deux Araignées, percevant ces informations, devraient construire une plus petite toile. D'autres types d'informations doivent être pris en compte dans ces interactions. Les contacts directs entre Araignées semblent tout désignés, mais, nos résultats ne révèlent pas d'influence des contacts avec un congénère sur la construction de la toile. Cependant, dans le cadre de nos expériences, la présence du congénère est ponctuelle (deux contacts deux heures après le début de l'expérience) et non permanente, de plus, le retrait du congénère après le contact pourrait être perçu par l'Araignée comme une mise en fuite du congénère et expliquer l'absence d'effet observé sur la construction, Kremer (1989a) ayant effectivement mis en évidence, chez *Zygiella x-notata*, que 24 heures après une interaction agonistique le gagnant possède une plus grande toile que le perdant.

Les influences séparées des informations sensorielles liées aux proies ou au congénère permettent d'étudier les effets éventuels sur le comportement de construction de la mise en présence d'une Araignée avec des informations liées aux deux facteurs simultanément (Tab. 30). La présence à la fois d'informations de nature chimique volatile liées aux proies et au congénère entraîne une diminution de la taille de la toile et de l'investissement dans la spirale de capture. La réduction de la taille de la toile correspond à l'effet observé des informations liées aux proies uniquement, mais également à l'effet des informations liées au congénère uniquement ; il n'y a cependant pas d'effet synergique de la présence simultanée des deux facteurs, comme l'indique l'absence de différence significative de la taille des toiles construites par les Araignées des trois groupes "proies", "araignée" et "araignée + proies" du protocole A (Test de Kruskal-Wallis : $H_2=1,33$ NS ; Tests de Mann-Whitney : NS). La réduction de l'investissement dans la spirale de capture va, quant à elle, dans le même sens que l'effet des informations chimiques volatiles liées au congénère uniquement, indiquant ainsi que ces informations sont prises en compte par l'Araignée.

La présence simultanée d'informations de nature tactochimique liées aux deux facteurs n'influence pas la construction de la toile ; en présence d'informations liées au congénère, l'effet stimulateur des informations tactochimiques liées aux proies sur la construction de la toile n'apparaît pas. Ceci suggère que *Zygiella x-notata* serait capable de prendre en compte simultanément des informations liées à différents facteurs environnementaux.

Les résultats des expériences présentées ci-dessus indiquent que *Zygiella x-notata* tient compte dans la construction de la toile d'informations sensorielles de nature vibratoire, chimique volatile et tactochimique liées aux proies, et de nature chimique volatile liées aux congénères. De plus, elle semble capable de prendre en compte simultanément des informations de nature différente, et des informations liées aux deux facteurs environnementaux, proies et congénères.

Les Araignées vivent dans un milieu complexe, variable dans le temps et dans l'espace. Nos résultats montrent dans leur ensemble que *Zygiella x-notata* fait preuve d'une certaine plasticité qui lui permet de répondre aux variations qualitatives de son environnement, et d'adapter son comportement à la situation. Mais, les variations du milieu ne sont pas uniquement d'ordre qualitatif, elles peuvent être quantitatives. Les Araignées sont-elles capables de répondre aux variations quantitatives de leur environnement, ou ne présentent-elles qu'une réponse de type "tout ou rien" aux variations qualitatives ?

Lors de l'étude des populations naturelles de *Zygiella x-notata*, nous avons remarqué que la taille des toiles construites et l'investissement dans la spirale de capture de ces toiles

dépendaient de la densité d'Araignées (cf. II.3.4.3) ; les Araignées pourraient donc prendre en compte le nombre de congénères présents à proximité. Aussi, nous avons testé si les Araignées étaient capables de moduler leur comportement de construction en réponse à des variations de la quantité d'informations liées aux congénères.

IV.2. Réponse de l'Araignée à différentes intensités d'informations liées à la présence de congénères

Puisque nous avons montré précédemment que des informations de nature chimique volatile influençaient la taille de la toile et l'investissement dans la spirale de capture, nous testons les capacités des Araignées à répondre à des variations quantitatives d'informations chimiques volatiles en faisant varier le nombre de congénères présents dans les boîtes accolées au cadre expérimental.

IV.2.1. Protocole expérimental

Les expériences ont été réalisées au laboratoire de Juin à Novembre 2000, dans des cadres expérimentaux sur lesquels deux boîtes plastiques ($\varnothing=3,0$ cm H=5,0 cm) sont fixées au niveau des ouvertures d'aération latérales des cadres, isolées de l'intérieur du cadre par un double maillage plastique ne permettant que les flux d'air (Fig. 45) ; ces boîtes renferment les Araignées utilisées comme stimuli. Afin d'éviter toute pollution sensorielle extérieure, les cadres sont nettoyés à l'alcool puis ventilés la semaine précédant l'expérience. Les vitres fermant les cadres, et les boîtes fixées sur leurs côtés sont également lavées. Les cadres sont rendus le plus hermétique possible en obstruant les ouvertures d'aération.

Les Araignées sont pesées et mesurées avant l'expérience. A la transition obscurité/lumière du cycle d'éclairage (t_0), deux boîtes sont fixées latéralement sur chacun des cadres, et une Araignée est introduite dans chacun d'eux. Les Araignées sont ainsi allouées au hasard à quatre groupes expérimentaux : un groupe dans lequel les deux boîtes latérales au cadre sont vides (groupe "contrôle") ; un groupe dans lequel l'une des boîtes contient une Araignée (groupe "une") ; un groupe dans lequel les deux boîtes contiennent chacune une Araignée (groupe "deux") ; et un groupe dans lequel les deux boîtes, divisées

longitudinalement en deux compartiments par un morceau de papier Canson noir, contiennent chacune deux Araignées (groupe "quatre").

Les observations débutent à t_0 et se déroulent sur 72 heures : toutes les demi-heures pendant 24 heures, puis à 48h et 72h. Le nombre d'Araignées tissant une toile est comptabilisé, le moment et la durée de la construction sont relevés, de même que le diamètre, la taille de la maille et la longueur du fil de capture de la toile construite.

IV.2.2. Résultats

Les caractéristiques physiques, poids et longueur, des Araignées utilisées pour les expériences ne diffèrent pas significativement entre les groupes (Tab. 31). Les Araignées sont réparties de façon homogène entre les groupes.

Tableau 31 : Poids et longueur totale des Araignées des groupes expérimentaux relatifs aux différentes quantités d'informations chimiques volatiles liées aux congénères

Groupe		Poids (mg)		Longueur (mm)	
	<i>N</i>	$\bar{X} \pm SE$		$\bar{X} \pm SE$	
Contrôle	45	48,7±1,7		7,20±0,09	
Une	45	47,8±1,6		7,08±0,08	
Deux	47	48,8±1,7		7,19±0,07	
Quatre	41	49,6±1,9		7,18±0,09	
		<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	
ANOVA		3	0,19	0.906	0,39 0.759

Le positionnement des Araignées du groupe "contrôle" au sein du cadre est comparé à un positionnement au hasard où la probabilité théorique que l'Araignée se positionne dans une moitié donnée du cadre est de 0,5. Les Araignées de ce groupe ne présentent pas de positionnement préférentiel pour l'une des moitiés du cadre, que l'on considère l'ensemble des Araignées testées ou uniquement celles qui ont construit une toile (Tests exact de Fisher :

NS). Le positionnement des Araignées au sein du cadre est indépendant des conditions environnementales de la salle d'expérimentation.

Le résultat précédent et le fait que le stimulus est placé au hasard du côté droit ou gauche du cadre, nous permet de comparer le positionnement des Araignées du groupe "une" par rapport au stimulus à un positionnement au hasard où la probabilité théorique que l'Araignée se positionne dans une moitié donnée du cadre est de 0,5. Les Araignées du groupe "une" ne présentent pas de positionnement préférentiel par rapport au stimulus, que l'on considère l'ensemble des Araignées testées ou uniquement celles qui ont construit une toile (Tests exact de Fisher : NS). La présence d'informations chimiques volatiles liées au congénère n'influence pas le positionnement des Araignées dans le cadre.

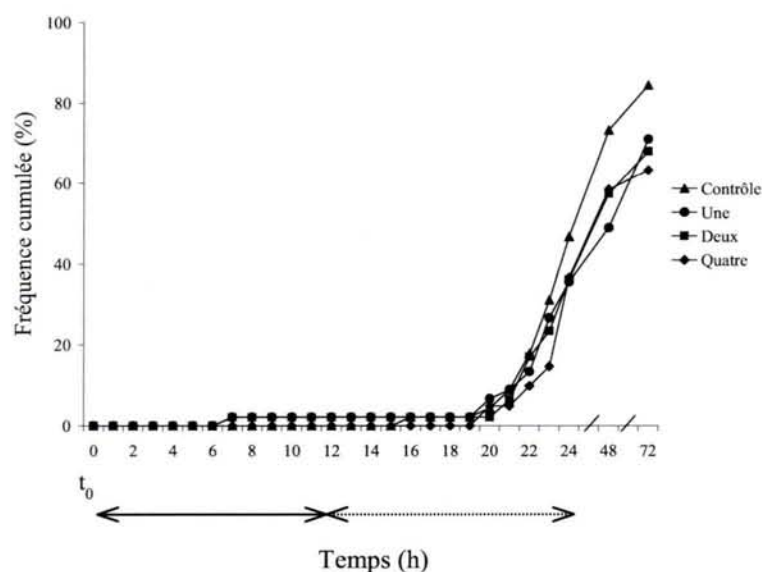
A la fin des expériences (t=72h), le pourcentage d'Araignées ayant construit une toile ne diffère pas significativement entre les groupes (Test du χ^2 : $\chi^2_{3}=5,32$ NS) (Tab. 32 ; Fig. 61). Nous remarquons cependant que le pourcentage de construction est de plus en plus faible avec l'augmentation du nombre de congénères présents dans les boîtes latérales. Les comparaisons des groupes deux à deux confirment ce fait puisque le pourcentage de construction du groupe "une" ne diffère pas significativement du groupe "contrôle", celui du groupe "deux" tend à être inférieur au groupe "contrôle", et celui du groupe "quatre" est significativement inférieur au groupe "contrôle" (Tab. 32). Les autres comparaisons des groupes deux à deux ne sont pas significatives (Tests exact de Fisher : NS). Il semble que l'augmentation de la quantité d'informations chimiques volatiles liées aux congénères entraîne une réduction progressive du pourcentage de construction de la toile.

Tableau 32 : Pourcentage d'Araignées construisant une toile des groupes expérimentaux relatifs aux différentes quantités d'informations chimiques volatiles liées aux congénères

Groupe	Nombre d'Araignées testées	Pourcentage de construction	<i>P</i>
Contrôle	45	84,4	
Une	45	71,1	0.204
Deux	47	68,1	0.088
Quatre	41	63,4	0.029

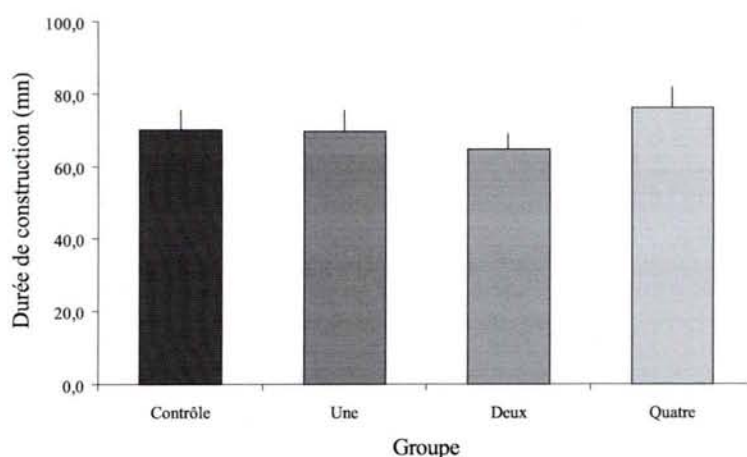
La valeur *P* est le résultat statistique de la comparaison, par un Test exact de Fisher, de chaque groupe avec le groupe "contrôle".

Figure 61 : Pourcentage cumulé d'Araignées construisant une toile au cours des 72 heures d'observation pour les groupes expérimentaux relatifs aux différentes quantités d'informations chimiques volatiles liées aux congénères



Au bas de la figure, les lignes continue et en pointillés indiquent respectivement les périodes diurne et nocturne, et t_0 correspond à l'introduction des Araignées dans le cadre.

Figure 62 : Moyenne (et Erreur Standard) de la durée de construction de la toile des groupes expérimentaux relatifs aux différentes quantités d'informations chimiques volatiles liées aux congénères



Les groupes expérimentaux ne diffèrent pas significativement les uns des autres.

Le pourcentage de construction de la toile ne diffère pas significativement entre les groupes pour chacune des trois périodes d'observation (Test du χ^2 , 0h-24h : $\chi^2_3=1,59$; 24h-48h : $\chi^2_3=5,04$; 48h-72h : $\chi^2_3=5,63$ NS) (Fig. 61). Pour les deux premières périodes, bien que les différences ne soient pas significatives (Tests exact de Fisher : NS), le pourcentage de construction du groupe "contrôle" est supérieur à celui de chacun des groupes "une", "deux" et "quatre" (Fig. 61). Pour la troisième période, le pourcentage d'Araignées ayant construit une toile dans le groupe "quatre" est significativement inférieur à celui du groupe "une" (Test exact de Fisher : $P=0.041$), et tend à l'être vis à vis du groupe "contrôle" (Test exact de Fisher : $P=0.092$) (Fig. 61). La quantité d'informations chimiques volatiles liées aux congénères ne semble pas avoir d'effet très significatif sur le moment de construction de la toile.

La durée de construction de la toile ne diffère pas significativement entre les groupes (ANOVA : $F_{3,68}=0,72$ NS) (Fig. 62). Les comparaisons des groupes deux à deux se révèlent toutes non significatives (Tests PLSD de Fisher : NS). De plus, la régression de la durée de construction sur le nombre de congénères présents dans les boîtes latérales aux cadres n'est pas significative (Fig. 63). La quantité d'informations chimiques volatiles liées aux congénères n'influence pas la durée de construction.

Figure 63 : Régression simple de la durée de construction de la toile sur le nombre de congénères présents dans le dispositif expérimental

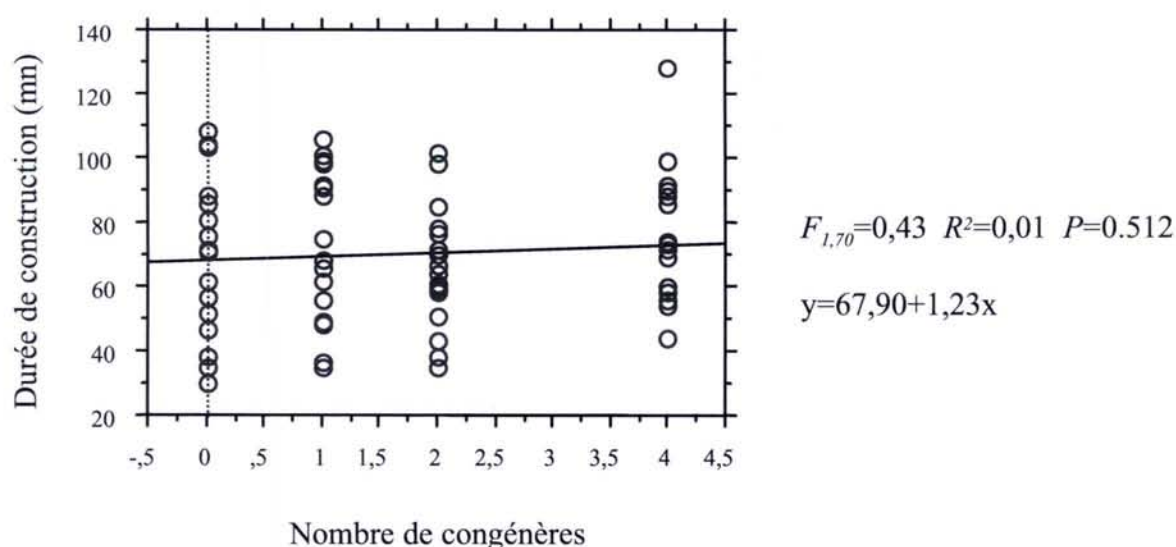
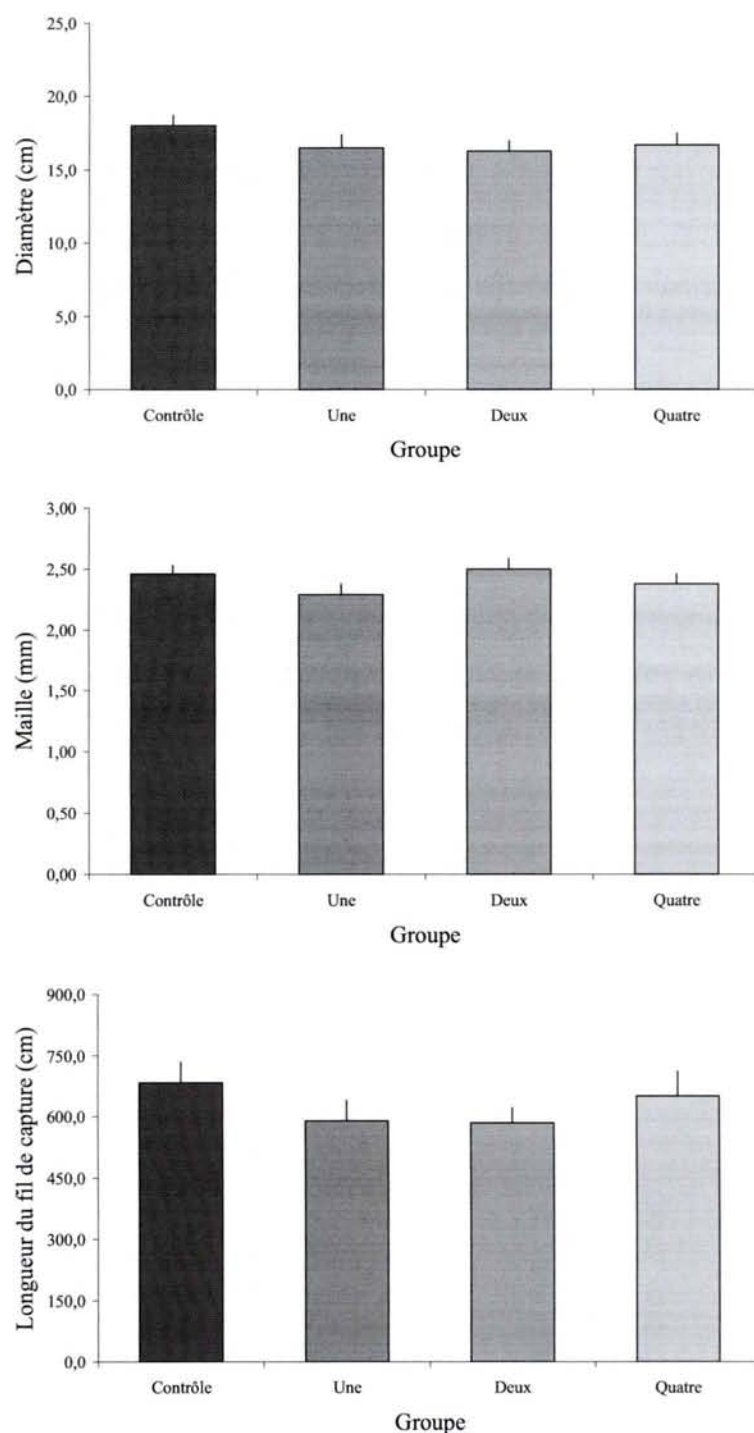


Figure 64 : Moyenne (et Erreur Standard) des caractéristiques des toiles construites par les Araignées des groupes expérimentaux relatifs aux différentes quantités d'informations chimiques volatiles liées aux congénères



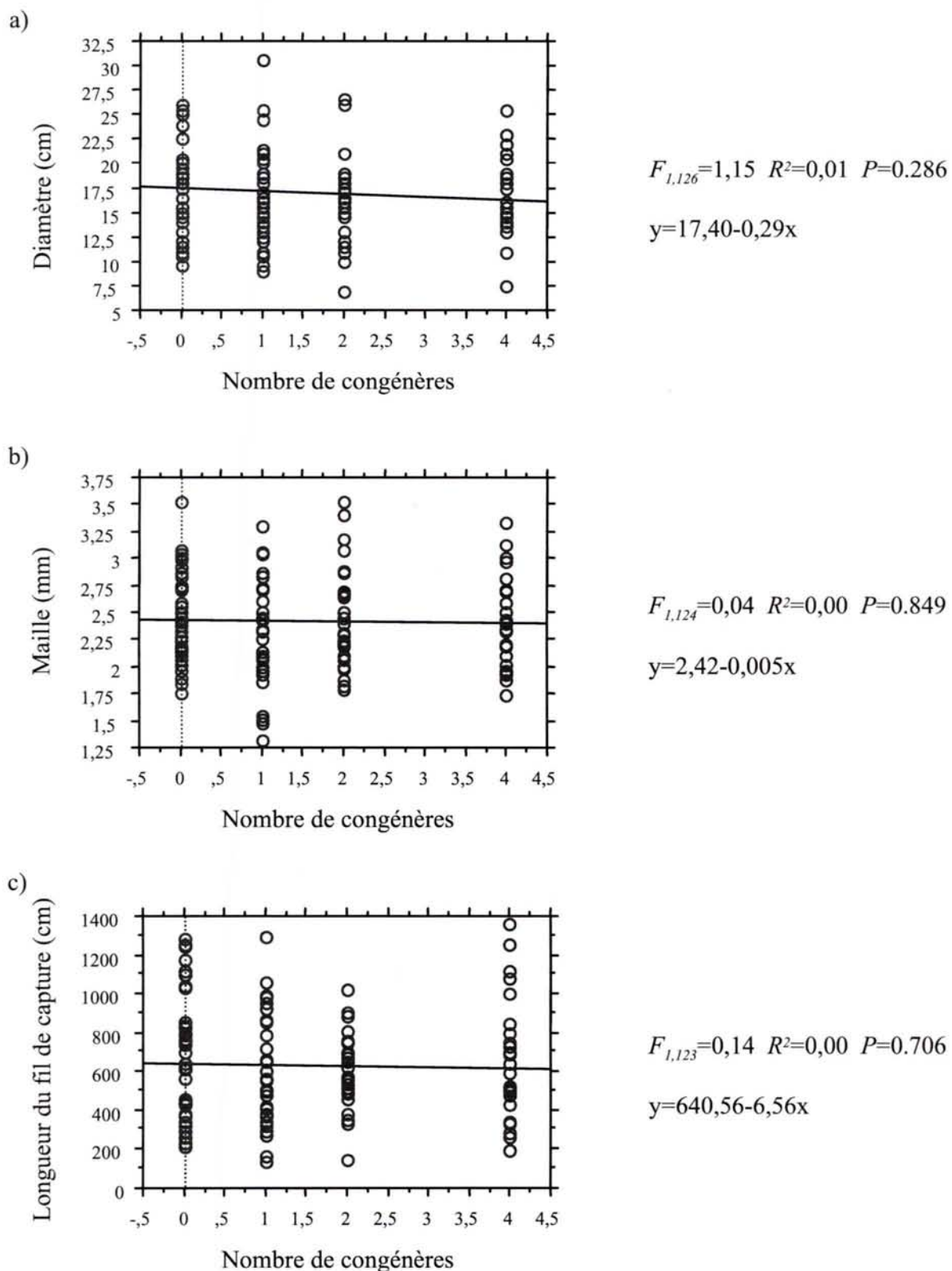
Les groupes expérimentaux ne diffèrent pas significativement les uns des autres.

Les caractéristiques des toiles construites par les Araignées ne diffèrent pas significativement entre les groupes (ANOVA, Diamètre : $F_{3,124}=1,08$; Maille : $F_{3,122}=1,29$; Longueur du fil de capture : $F_{3,121}=0,99$ NS) (Fig. 64). Même si les Araignées en présence d'un ou plusieurs congénères construisent des toiles dont la taille et la longueur du fil de capture sont plus petites par rapport aux toiles des Araignées du groupe "contrôle" (Fig. 64), les comparaisons deux à deux ne révèlent aucune différence significative entre les groupes pour les différents paramètres (Tests PLSD de Fisher : NS). De plus, les régressions des caractéristiques des toiles sur le nombre de congénères présents dans les boîtes latérales aux cadres ne sont pas significatives (Fig. 65). La quantité d'informations chimiques volatiles liées aux congénères ne semble donc pas avoir d'effet sur la taille et la structure de la toile, ni sur l'investissement de l'Araignée dans la spirale de capture.

IV.2.3. Conclusion

Les résultats semblent indiquer qu'une augmentation progressive de la quantité d'informations chimiques volatiles liées à la présence de congénères entraîne une diminution continue du nombre d'Araignées décidant de construire une toile. Cependant, pour les Araignées construisant une toile, ils ne mettent pas en évidence de variations quantitatives des caractéristiques des toiles construites en réponse aux variations de la quantité d'informations. En fait, nous ne retrouvons pas clairement l'effet des informations de nature chimique volatile mis en évidence précédemment (Tab. 30), puisque, même si nous observons une diminution de la taille de la toile et de l'investissement en soie des Araignées, les différences sont non significatives par rapport à des Araignées placées dans un cadre en l'absence de toute information liée aux congénères. Ceci confirme que l'influence des congénères sur la construction de la toile est très complexe et semble dépendante des conditions environnementales.

Figure 65 : Régression simple a) du diamètre, b) de la maille et c) de la longueur du fil de capture de la toile sur le nombre de congénères présents dans le dispositif expérimental



Discussion générale

Les animaux vivent dans un milieu complexe et variable avec lequel ils interagissent via leur comportement. Ils devraient au cours de leur vie adopter des stratégies leur permettant de maximiser leurs chances de survivre et se reproduire, et donc de transmettre leurs gènes aux générations futures. Ils devraient ainsi tenir compte dans leur processus de décision des variations de leur environnement, afin d'adapter leur comportement à la situation. Des travaux ont montré, dans les différents groupes biologiques, que les animaux pouvaient moduler leur comportement en réponse aux variations de différents facteurs environnementaux (Lima & Dill 1990 ; Jacobs 1992 ; Muller 1998 ; Wiackowski & Starońska 1999 ; Galef & Giraldeau 2001 ; Martín et al. 2003), notamment chez les Araignées (Hieber 1984 ; Buskirk 1986 ; Gillespie 1987 ; Pasquet & Leborgne 1990 ; Henschel et al. 1992 ; Sandoval 1994 ; Barghusen et al. 1997 ; Vollrath et al. 1997 ; Jakob et al. 1998 ; Leborgne et al. 1998 ; Schneider & Vollrath 1998). Mais, si de nombreux travaux ont montré que les animaux sont susceptibles de tenir compte de tel ou tel facteur, peu de données existent sur leurs capacités à prendre en compte simultanément plusieurs facteurs (Riechert 1985 ; Holbrook & Schmitt 1988 ; Hazlett 1997, 1999, 2000 ; Hazlett & Mc Lay 2000 ; Rohr & Madison 2001). Nous avons choisi d'aborder cette question dans le cadre de la construction de la toile chez une Araignée tisseuse, *Zygiella x-notata*.

Les Araignées de cette espèce tendent à se regrouper au sein d'agrégats où elles entrent en compétition pour l'exploitation des ressources du milieu (Leborgne & Pasquet 1987a). La toile étant leur principal moyen d'interaction avec leur environnement, sa construction est donc une étape primordiale. Le comportement de construction de ces Araignées est influencé, entre autres, par la présence de congénères (Kremer et al. 1987 ; Leborgne & Pasquet 1987a) et la présence de proies (Pasquet et al. 1994). Notre hypothèse de travail est donc que *Zygiella x-notata* devrait être capable de prendre en compte simultanément des informations provenant de ces deux facteurs afin d'adapter au mieux son comportement aux conditions environnementales.

Les suivis de populations naturelles de femelles adultes de *Zygiella x-notata*, nous ont permis de montrer que les Araignées prennent en compte les événements vécus au niveau de leur toile au cours de la journée pour la reconstruction de cette toile la nuit suivante, et que leur réponse diffère en fonction de la nature des événements et des informations perçues (cf. Tab. 12). Les Araignées qui n'ont eu aucune interaction apparente avec les proies au cours de la journée tendent à diminuer leur investissement dans la toile d'une construction à l'autre ; ainsi, en l'absence de proies sur le site occupé, les Araignées auraient tendance à minimiser leur investissement jusqu'à ce qu'elles aient plus d'informations sur la richesse du site,

comme le suggère Nakata & Ushimaru (1999) chez *Cyclosa argenteoalba* (Araneae, Araneidae). Les passages d'Insectes à proximité et les rétentions de proies dans la toile informent les Araignées de la présence de proies potentielles dans le milieu ; des informations vibratoires transmises par l'air (vibrations produites par les battements d'ailes des Insectes - Riechert 1985) ou par la toile (vibrations émises par les proies tentant de se dégager de la toile - Witt 1975 ; Klärner & Barth 1982) sont perçues par les Araignées. Cependant, en l'absence de capture et de retour alimentaire, les passages et les rétentions de proies n'entraînent pas de variation de l'investissement des Araignées dans leur toile. La prise alimentaire, suite à la capture et l'ingestion de proies, est suivie d'une réduction de l'investissement des Araignées lors de la reconstruction de leur toile ; ces femelles adultes pourraient allouer l'énergie acquise, non investie dans la construction, à d'autres activités dont la production d'œufs (Sherman 1994). De telles variations de l'investissement des Araignées dans la toile en fonction de leur succès de fourragement antérieur se retrouvent dans la littérature (Higgins & Buskirk 1992 ; Sherman 1994 ; Lubin & Henschel 1996 ; Pasquet et al. 1999). Il est notable que l'absence d'interaction avec des proies et la consommation de proies ont des conséquences similaires sur la reconstruction de la toile, à savoir une réduction de l'investissement des Araignées ; ces résultats pouvant s'expliquer, pour le premier, par un manque d'information sur la qualité du site (Nakata & Ushimaru 1999), et, pour le second, par une réallocation de l'énergie par des Araignées à satiété (Sherman 1994).

Nous avons constaté, par contre, que les interactions observées entre congénères au cours de la journée n'ont pas d'effet sur la reconstruction de la toile des Araignées impliquées. Cependant, nous n'avons pu tester l'effet éventuel des contacts directs entre congénères et notamment de l'issue des combats, dont Kremer (1989a) avait montré, au laboratoire, les conséquences sur la destruction de la toile existante et la reconstruction d'une nouvelle toile : 24 heures après l'interaction, le gagnant possède une plus grande toile que le perdant. Néanmoins, comme Leborgne & Pasquet (1987a) l'ont montré, la différence de taille et d'investissement dans la spirale de capture des toiles construites en fonction de la densité d'Araignées indique que la présence de proches voisins, et les interactions qui en découlent, pourraient avoir un effet limitant sur la construction de la toile.

La réponse immédiate des Araignées aux interactions avec leurs proies et leurs congénères (détection, capture ou ingestion des proies, déplacement en direction des congénères...), et leur comportement lors de la (re)construction de leur toile varient en fonction de la nature des interactions. Nos données sur les populations naturelles montrent donc que *Zygiella x-notata* présente la plasticité comportementale nécessaire à la prise en compte des variations des facteurs environnementaux dans les processus de décision, et qu'elle prend effectivement en

compte les événements vécus et les informations perçues dans les décisions relatives à la construction de sa toile.

Au laboratoire, nos expériences ont montré que, lorsqu'elle est confrontée simultanément à la présence de proies et d'un congénère, *Zygiella x-notata* se comporte comme en présence de proies uniquement (cf. Tab. 17). Cette réponse se traduit par la mise en place rapide d'un piège : construction d'une plus petite toile avec une plus petite taille de maille, en un temps plus court, et avec, pour certaines Araignées, une anticipation de la construction. Ce comportement des Araignées, observé lorsque les deux facteurs sont présents simultanément, et indiquant une influence des proies uniquement sur la construction de la toile, pourrait être expliqué par deux types de réponse de la part des Araignées vis à vis des deux facteurs environnementaux : une réponse à court terme face aux proies, et une réponse à long terme vis à vis des congénères.

En présence de proies, les Araignées expriment une réponse à court terme, dès la construction suivante. Les proies influencent l'ensemble des décisions relatives à la construction de la toile (construire ou non, quand, quelle toile) même en présence d'un congénère. Pour ces femelles adultes, les informations les alertant sur la présence de proies à proximité sont d'une importance particulière, vu l'effet positif direct de la prise alimentaire sur la production d'une descendance (nombre de cocons et/ou d'œufs par cocon) (Wise 1979 ; Smith 1983 ; Palanichamy 1984 ; Fritz & Morse 1985 ; Vollrath 1987a ; Spiller 1992). Pour la construction du piège, les informations émanant des proies pourraient être plus pertinentes que celles issues des congénères. La réponse à court terme des Araignées pourrait leur permettre de maximiser leur probabilité de capturer les proies disponibles à ce moment là.

Les Araignées ne semblent pas présenter de réponse directe à la présence de congénères lors de la construction de la toile suivante. Cependant, l'observation d'une variation des caractéristiques des toiles en fonction de la densité d'Araignées dans les populations naturelles, et le phénomène d'alternance des tailles des toiles au sein des agrégats (Leborgne & Pasquet 1987a) montrent que la présence de proches voisins entraîne des contraintes dans l'occupation de l'espace et peut limiter la taille des toiles construites. La réponse des Araignées à la présence de congénères pourrait être une réponse à moyen ou long terme ayant une influence sur la structuration de leurs populations. Ceci est à rapprocher de ce qui existe chez des espèces coloniales d'Araignées à toile géométrique où la compétition pour l'espace et les interactions entre Araignées déterminent la structure de la colonie (Rayor & Uetz 2000).

La prise en compte de facteurs environnementaux implique une perception par les Araignées d'informations sur leur environnement et ses variations. Les réponses observées, dans les populations naturelles et au laboratoire, d'Araignées mises en présence de ou entrant en interaction avec des proies et/ou des congénères, indiquent que ces Araignées perçoivent des informations émanant des proies et de leurs congénères. Chez les Araignées tisseuses, la toile est une extension de leur espace sensoriel (Witt 1975) ; elles peuvent émettre et percevoir des informations à partir de cette structure. La toile permet ainsi la transmission de signaux vibratoires (Suter 1978 ; Klärner & Barth 1982 ; Landolfi & Barth 1996), et peut être le support d'informations chimiques volatiles (Schulz & Toft 1993). Les Araignées peuvent percevoir les vibrations émises par les proies piégées dans leur toile ou par les congénères y pénétrant, ainsi que les phéromones déposées par les congénères au niveau de leurs propres toiles.

Au laboratoire, en l'absence de toile pouvant les informer sur leur environnement, nos résultats montrent que la perception des proies par *Zygiella x-notata* implique les vibrations émises par les battements d'ailes des Insectes, comme chez *Agelenopsis aperta* (Riechert 1985), mais également des informations chimiques volatiles et tactochimiques (cf. Tab. 30).

Pour les congénères, les Araignées semblent tenir compte d'informations chimiques volatiles dans la construction de la toile ; ces informations entraînent une réduction de la taille de la toile et de l'investissement dans la spirale de capture (cf. Tab. 30). Dans ses travaux, Kremer (1989a) avait suggéré l'intervention d'une phéromone volatile ayant un effet attractif dans la répartition agrégative des femelles adultes de *Zygiella x-notata*. Par ailleurs, bien que nos résultats ne mettent pas en évidence d'influence sur la construction de la toile d'informations tactochimiques liées aux congénères (ce qui pourrait être dû à la méthode utilisée - cf. IV.1.3.), de telles informations pourraient être en jeu dans les contacts rapprochés entre congénères, et, comme le suggère l'issue des interactions agonistiques sur la construction (Kremer 1989a), permettre une hiérarchisation entre les individus, et expliquer le fait qu'au sein des agrégats certaines Araignées tissent une plus petite ou une plus grande toile.

D'une façon générale, notre approche multifactorielle apporte des données, jusqu'alors peu nombreuses (Riechert 1985), sur les capacités des Araignées à tenir compte d'informations provenant de différents facteurs environnementaux en même temps, et elle fait, tout particulièrement, de notre étude la première à rechercher l'influence simultanée de deux facteurs sur le comportement de construction de la toile chez les Araignées.

Suite à la question posée initialement, relative aux capacités des Araignées à prendre en compte simultanément des informations provenant de proies et de congénères, nous avons

prédit, en nous basant sur les études précédentes (Kremer et al. 1987 ; Pasquet et al. 1994), que l'association des deux facteurs devait conduire à une réduction importante de la taille des toiles construites par certaines Araignées, celles construisant en second ; c'est-à-dire que les deux facteurs, dont les effets individuels agissent dans le même sens, devaient une fois associés avoir un effet synergique sur le comportement de construction des Araignées. Quant aux paramètres mesurés pour lesquels les données antérieures sont incomplètes, nous avons envisagé que les effets individuels des facteurs pouvaient agir dans le même sens ou dans des sens opposés, et que les Araignées mises en présence des deux facteurs en même temps devaient respectivement développer une réponse synergique ou une réponse intermédiaire aux réponses à chacun des facteurs. Dans les deux cas, le comportement des Araignées aurait permis de conclure sans équivoque à la prise en compte des informations provenant simultanément des deux facteurs environnementaux dans les processus de décision.

Nos travaux montrent qu'en présence des deux facteurs en même temps les Araignées se comportent comme en présence uniquement d'informations émanant des proies. Ceci ne signifie pas pour autant qu'elles ne sont pas capables de percevoir et de traiter les informations provenant des deux facteurs, mais indique que les patterns envisagés lors des prédictions ne sont pas ceux mis en jeu dans cette situation. Une interprétation de ce résultat serait une réponse différentielle des Araignées aux deux facteurs : une réponse à court terme face aux proies, permettant d'ajuster la construction de la toile suivante à la disponibilité en proies du moment ; et une réponse à plus long terme vis à vis des congénères, participant à la structuration des populations d'Araignées. Cette réponse trouve son explication fonctionnelle dans le fait qu'en permettant de maximiser la probabilité de capturer les proies disponibles, tout en tenant compte à moyen terme des congénères présents à proximité, elle permettrait aux Araignées d'augmenter leur fitness. Par contre, nous n'avons pas connaissance, chez les Araignées, des mécanismes d'intégration qui pourraient être sous-jacents à une telle réponse. Le système nerveux des animaux recueille continuellement des informations de multiples sources, qu'il doit trier, évaluer, comparer, mémoriser avant de décider de la réponse à produire.

D'autres études, chez des Invertébrés, ont mis en évidence une réponse exclusive vis à vis d'une information chez des animaux en présence d'informations issues de deux facteurs environnementaux (Hazlett 1997, 1999, 2000). *Diogenes avarus* (Decapoda, Diogenidae), une espèce de Bernard-l'ermite, répond à l'odeur d'escargot qui indique la présence d'une coquille - i.e. un abri potentiel, ainsi qu'à l'odeur de prédateur ; mais, lorsque les deux odeurs sont combinées, les effets sur son comportement de l'odeur de prédateur surpassent ceux de l'odeur d'escargot, et il réduit ses mouvements non-locomoteurs (Hazlett 1997). Afin de

rendre compte de ses résultats, Hazlett avance un pattern d'intégration des informations d'ordre hiérarchique. Un des moyens les plus simples de mettre en rapport deux informations ou deux ensembles d'informations émanant de deux sources différentes serait d'établir une hiérarchie entre elles/eux, où une information/un ensemble d'informations dominerait l'autre, et par laquelle les animaux ne répondraient qu'à cette information/cet ensemble d'informations. Chez *Diogenes avarus*, les informations associées au risque de prédation dominent totalement celles associées à la présence d'un abri potentiel. Ces dernières n'influent sur les décisions des Bernard-l'ermite qu'en l'absence de risque ; la réponse hiérarchique est du type "tout ou rien" (Hazlett 1997). Une structuration hiérarchique simple des intégrations au niveau du système nerveux pourrait impliquer une règle asymétrique, déterminant le sens de la domination, stricte et immuable pour chaque paire d'informations.

Cependant, une structuration plus complexe pourrait impliquer des règles asymétriques dépendantes du contexte (Hazlett & Mc Lay 2000), c'est-à-dire que le sens et l'importance de la domination entre deux informations pourraient varier en fonction de la situation, plus particulièrement en réponse aux variations de l'importance relative des informations, de leur quantité respective. Un tel pattern semble être mis en jeu dans l'intégration simultanément d'informations chimiques associées à une ressource alimentaire et à un risque de prédation chez *Orconectes virilis* (Decapoda, Cambaridae) (Hazlett 1999). Ces Ecrevisses accroissent et réduisent leurs mouvements en réponse respectivement à une odeur de nourriture et à une odeur de prédateur. En présence des deux odeurs en même temps, leur réponse dépend de la concentration des solutions d'odeurs. Lorsque les deux odeurs sont en quantités égales, les Ecrevisses alternent entre des périodes d'activité liée au fourragement et des périodes d'immobilité. Lorsque la quantité d'odeur de nourriture est plus grande que celle d'odeur de prédateur, elles accroissent leurs mouvements ; et inversement lorsque la quantité d'odeur de prédateur est supérieure. Les Ecrevisses présentent une réponse hiérarchique graduelle variant avec la différence d'intensité entre les deux informations.

La quantité d'informations reçues associées à un facteur environnemental peut varier, comme dans l'exemple précédent, en fonction de l'intensité du stimulus perçu, mais également, en fonction du nombre de stimuli différents perçus associés à ce facteur. Des informations perçues par des canaux sensoriels différents (informations visuelles, chimiques, tactiles...), mais toutes liées au même facteur, ayant chacune des effets plus ou moins importants sur le comportement des animaux, peuvent en étant combinées avoir des effets additifs (Hazlett 1999 ; Bouwma & Hazlett 2001 ; Uetz & Roberts 2002). Dans le cadre de l'intégration d'informations associées à deux facteurs différents, ces effets additifs pourraient renforcer la domination des informations dominantes, ou, au contraire, renverser le sens de la hiérarchie

entre les deux ensembles d'informations. Chez *Heterozius rotundifrons* (Decapoda, Belliidae), l'odeur liée à une ressource alimentaire semble dominer l'odeur d'alarme émise par des congénères blessés. Mais, si le contexte est modifié par la présence d'un stimulus tactile mimant l'attaque d'un prédateur, l'odeur d'alarme devient dominante sur l'odeur de nourriture (Hazlett & Mc Lay 2000). Le sens de la hiérarchie entre les informations liées aux deux facteurs dépend de la situation et de la combinaison éventuelle des effets de différents stimuli associés à un même facteur. Les patterns d'intégration hiérarchiques stricts et graduels peuvent permettre d'expliquer comment les multiples informations perçues sont prises en compte au niveau du système nerveux des animaux. Si l'on considère un animal soumis à l'influence de deux facteurs environnementaux, les informations issues des deux facteurs sont traitées, mais seule l'information dominante, la plus pertinente par rapport à la situation du moment, oriente la réponse comportementale de l'animal.

Les patterns d'intégration hiérarchiques, où les animaux ne répondent qu'à une seule des informations perçues, sont une alternative au pattern d'intégration où les animaux répondent aux multiples stimuli de façon que la fréquence de leurs actes comportementaux est intermédiaire à celles présentées en réponse aux différents stimuli pris séparément (Hazlett 2000 ; Hazlett & Mc Lay 2000). Les différentes informations auraient ainsi la même "valeur", dans le sens où aucune ne domine les autres. Ce type de pattern pourrait être mis en jeu si les différentes informations perçues sont toutes aussi pertinentes, c'est-à-dire si elles ont des conséquences comparables sur la fitness des animaux. Dans ce cas, ne pas prendre en compte l'une de ces informations dans la réponse développée, tel qu'abandonner une opportunité de se nourrir ou de s'accoupler en présence d'un prédateur ou au contraire d'ignorer celui-ci, aurait pour l'animal un effet négatif sur sa fitness. Rohr & Madison (2001) ont ainsi montré qu'en présence simultanée d'informations liées aux prédateurs et aux partenaires sexuels, les mâles *Notophthalmus viridescens* (Caudata, Salamandridae) présentent une réponse intermédiaire entre l'attraction pour l'odeur des femelles et la répulsion vis à vis des informations associées aux prédateurs, ce qui traduit une prise en compte des deux informations par ces mâles.

Chez *Zygiella x-notata*, les mécanismes impliqués dans le traitement des informations émanant simultanément des proies et des congénères pourraient correspondre à un pattern d'intégration hiérarchique. La réponse des Araignées à la présence des deux facteurs semble effectivement traduire un traitement hiérarchique des informations, avec une domination des informations apparemment les plus pertinentes dans cette situation - i.e. celles liées aux proies, seules à déterminer la réponse des Araignées lors de la construction de la toile. Les informations acquises sur la présence des congénères peuvent toutefois être gardées en

mémoire, et intervenir sur la construction de la toile en l'absence de stimulation dominante. Dans notre situation expérimentale, la relation entre les informations respectivement associées aux proies et aux congénères semble donc être une relation hiérarchique stricte. Il serait cependant intéressant, concernant la décision de construire ou non une toile, de tester si l'effet inhibiteur des informations chimiques volatiles liées aux congénères, s'amplifiant avec l'augmentation de la quantité d'informations présentes, pourrait contrebalancer l'effet stimulateur de la présence des proies. Si tel était le cas, ceci indiquerait que la relation hiérarchique entre ces informations pourrait dépendre de la situation, et de leur quantité relative. Il est d'ailleurs tout à fait envisageable que différents patterns d'intégration puissent coexister chez les animaux.

Dans leur milieu naturel, les animaux sont sous l'influence de nombreux facteurs écologiques, et leurs récepteurs sensoriels recueillent continuellement des informations. Les capacités de traitement du système nerveux sont limitées, du fait que les nombres de neurones et d'interconnexions entre eux sont finis. A tout moment, les informations reçues peuvent atteindre ces limites. Afin d'éviter la saturation du système nerveux, il doit donc exister des mécanismes qui permettent de filtrer les informations perçues, d'extraire du bruit de fond et de traiter les informations les plus pertinentes pour l'animal par rapport à sa situation (Barth 2002). Certaines informations peuvent être mémorisées, mais là encore, les capacités de stockage des animaux sont limitées tant dans la quantité que dans la durée.

Ces considérations sur les limites des capacités du système nerveux des animaux nous amènent à une seconde interprétation de nos résultats. La réponse exclusive aux informations associées à un facteur, de la part d'Araignées mises en présence d'informations issues de deux facteurs environnementaux différents, pourrait signifier que ces Araignées ne possèdent pas les capacités cognitives nécessaires pour intégrer des informations émanant simultanément de plusieurs facteurs. Leurs capacités cognitives pourraient limiter leurs capacités de gestion à la prise en compte d'un seul facteur de variation à la fois. Cette hypothèse avait déjà été avancée par Riechert (1985) pour expliquer la sélection de l'habitat chez *Agelenopsis aperta* (Araneae, Agelenidae) en fonction de la température et de la présence de proies dans le milieu. Elle montre qu'en réponse aux variations de chacun des facteurs testé isolément, les Araignées choisissent les sites du milieu fournissant des proies et une certaine température, mais que, lorsque les deux facteurs sont testés simultanément, les Araignées ne sélectionnent pas les sites fournissant à la fois les proies et la température préférentielle, mais, indifféremment, ceux n'offrant qu'une des deux caractéristiques.

La cognition correspond aux processus neuronaux intervenant dans l'acquisition et la manipulation d'informations par les animaux (Dukas 1998) ; elle englobe la perception, l'apprentissage, la mémoire et la prise de décision (Shettleworth 2001). Des travaux ont montré que les Invertébrés utilisent des informations du milieu dans le choix d'un site ou d'un abri, dans la recherche de nourriture, dans la détection des prédateurs... (e.g. Riechert 1985 ; Dyer 1991 ; Dyer et al. 1993 ; Sébrier & Krafft 1993 ; Chivers et al. 1996 ; Hazlett 1997, 1999 ; Chameron et al. 1998 ; Ratchford & Eggleston 2000). Cette utilisation implique que l'information peut être extraite du bruit de fond, décodée et prise en compte de façon à adapter le comportement. Certains auteurs s'intéressant à la nature des différentes informations utilisées ont mis en évidence un effet additif d'informations, associées au même facteur, perçues par différents canaux sensoriels (Hazlett 1999 ; Bouwma & Hazlett 2001 ; Uetz & Roberts 2002). Ceci indique que le système nerveux est capable de filtrer et de décoder dans le même laps de temps plusieurs informations pertinentes, et d'effectuer des sommations, au moins pour des informations liées à un seul facteur et dont les conséquences éventuelles sur la fitness vont apparemment dans le même sens. Les informations perçues et utilisées peuvent être mémorisées lors de leur traitement, et être réutilisées ultérieurement. Ainsi, les Hyménoptères, lors de leurs déplacements du nid aux sites de fourragement, peuvent acquérir et mémoriser des informations visuelles sur leur environnement - des repères du paysage, et utiliser les séquences de repères retenues pour s'orienter lors de déplacements ultérieurs (Dyer 1991 ; Dyer et al. 1993 ; Chameron et al. 1998). Les processus impliqués présentent une certaine flexibilité : *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae) peut s'orienter même si elle n'a une vue directe que sur une partie de la séquence de repères ou si ceux-ci sont abordés sous une nouvelle perspective (Dyer et al. 1993). Chez les Araignées, certaines espèces de Salticidae peuvent lors de leurs approches réaliser des détours et perdre de vue leurs proies avant de réussir à les capturer (Tarsitano & Jackson 1992, 1994, 1997 ; Jackson & Stimson Wilcox 1993). Ces détours impliquent que ces Araignées sont capables de mémoriser la position de la proie repérée, et suggèrent qu'elles seraient capables de "planifier" leur parcours pour atteindre la proie avant de commencer leur approche (Tarsitano & Jackson 1994). Les Araignées semblent avoir une mémoire des événements passés, tels que la capture d'une proie : *Zygiella x-notata* anticipe l'abandon d'une proie en cours d'ingestion quand d'autres proies ont été capturées et stockées dans la toile, et ce même si ces dernières ont été retirées par l'expérimentateur (Sébrier & Krafft 1993) ; les Araignées ont donc mémorisé des informations lors de la capture qui leur permettent de gérer leur comportement d'ingestion en fonction des proies à leur disposition. Chez les Salticidae, comme chez *Zygiella x-notata*, la

perception continue de la proie, lors du détour ou lors de son stockage dans la toile, n'est pas nécessaire comme rappel de sa présence ou de sa capture ; ce qui dénote une mémorisation. Les informations mémorisées pourraient intervenir dans le traitement des informations perçues par la suite, et influencer sur les prises de décision des animaux. Dans nos conditions d'élevage, les Araignées sont isolées les unes des autres, dans des boîtes individuelles, et n'entrent en contact direct qu'avec les proies qui leur sont distribuées régulièrement. Il se pourrait ainsi que lors des expériences les Araignées soient plus sensibles aux informations associées aux proies.

Pour conclure, nos résultats peuvent découler soit d'une intégration hiérarchique des informations perçues simultanément, soit d'une capacité à ne prendre en compte qu'un seul facteur environnemental à la fois, mais, dans les deux cas, les informations gardées en mémoire pourraient influencer sur les décisions prises par les Araignées.

Références bibliographiques

- Ap Rhisiart A. & Vollrath F. 1994. Design features of the orb web of the spider, *Araneus diadematus*. *Behav. Ecol.* 5(3), 280-287.
- Arenz C.L. & Leger D.W. 2000. Antipredator vigilance of juvenile and adult thirteen-lined ground squirrels and the role of nutritional need. *Anim. Behav.* 59, 535-541.
- Barghusen L.E., Claussen D.L., Anderson M.S. & Bailer A.J. 1997. The effects of temperature on the web-building behaviour of the common house spider, *Achaeearanea tepidariorum*. *Funct. Ecol.* 11, 4-10.
- Barth F.G. 2002. *A spider's world: senses and behavior*. Springer-Verlag, Berlin, 394 pp.
- Benforado J. & Kistler K.H. 1973. Growth of the orb weaver, *Araneus diadematus*, and correlation with web measurements. *Psyche* 80, 90-100.
- Blackledge T.A. 1998. Stabilimentum variation and foraging success in *Argiope aurantia* and *Argiope trifasciata* (Araneae: Araneidae). *J. Zool. Lond.* 246, 21-27.
- Bouwma P. & Hazlett B.A. 2001. Integration of multiple predator cues by the crayfish *Orconectes propinquus*. *Anim. Behav.* 61, 771-776.
- Buskirk R.E. 1975a. Coloniality, activity patterns and feeding in a tropical orb-weaving spider. *Ecology* 56, 1314-1328.
- Buskirk R.E. 1975b. Aggressive display and orb defence in a colonial spider, *Metabus gravidus*. *Anim. Behav.* 23, 560-567.
- Buskirk R.E. 1986. Orb-weaving spiders in aggregations modify individual web structure. *J. Arachnol.* 14, 259-265.
- Campbell D.J. & Clarke D.J. 1971. Nearest neighbour tests of significance for non-randomness in the spatial distribution of singing crickets (*Teleogryllus commodus* (Walker)). *Anim. Behav.* 19, 750-756.

- Chacón P. & Eberhard W.G. 1980. Factors affecting numbers and kinds of prey caught in artificial spider webs, with considerations of how orb webs trap prey. *Bull. Br. Arachnol. Soc.* 5(1), 29-38.
- Chameron S., Schatz B., Pastergue-Ruiz I., Beugnon G. & Collett T.S. 1998. The learning of a sequence of visual patterns by the ant *Cataglyphis cursor*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265, 2309-2313.
- Chivers D.P., Wisenden B.D. & Smith R.J.F. 1996. Damselfly larvae learn to recognize predators from chemical cues in the predator's diet. *Anim. Behav.* 52, 315-320.
- Craig C.L. & Bernard G.D. 1990. Insect attraction to ultraviolet-reflecting spider webs and web decorations. *Ecology* 71(2), 616-623.
- Craig C.L., Weber R.S. & Bernard G.D. 1996. Evolution of predator-prey systems: spider foraging plasticity in response to the visual ecology of prey. *Am. Nat.* 147(2), 205-229.
- Crisp D.J. 1961. Territorial behaviour in barnacle settlement. *J. Exp. Biol.* 38, 429-446.
- Dukas R. 1998. *Cognitive ecology: the evolutionary ecology of information processing and decision making*. The University of Chicago Press, Chicago, 420 pp.
- Dyer F.C. 1991. Bees acquire route-based memories but not cognitive maps in a familiar landscape. *Anim. Behav.* 41, 239-246.
- Dyer F.C., Berry N.A. & Richard A.S. 1993. Honey bee spatial memory: use of route-based memories after displacement. *Anim. Behav.* 45, 1028-1030.
- Eberhard W.G. 1977. Aggressive chemical mimicry by a bolas spider. *Science* 198, 1173-1175.
- Eberhard W.G. 1987. Effects of gravity on temporary spiral construction by *Leucauge mariana* (Araneae: Araneidae). *J. Ethol.* 5, 29-36.

- 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.
- Eberhard W.G. 1990. Function and phylogeny of spider webs. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21, 341-372.
- Forster L.M. 1979. Visual mechanisms of hunting behaviour in *Trite planiceps*, a jumping spider (Araneae: Salticidae). *N. Z. J. Zool.* 6, 79-93.
- Fritz R.S. & Morse D.H. 1985. Reproductive success and foraging of the crab spider *Misumena vatia*. *Oecologia* 65, 194-200.
- Galef B.G. & Giraldeau L.-A. 2001. Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Anim. Behav.* 61, 3-15.
- Gertsch W.J. 1964. The spider genus *Zygiella* in North America (Araneae, Argiopidae). *Amer. Mus. Novitates* 2188, 1-21.
- Gillespie R.G. 1987. The role of prey availability in aggregative behaviour of the orb weaving spider *Tetragnatha elongata*. *Anim. Behav.* 35, 675-681.
- Goss-Custard J.D., Cayford J.T. & Lea S.E.G. 1998. The changing trade-off between food finding and food stealing in juvenile oystercatchers. *Anim. Behav.* 55, 745-760.
- Hazlett B.A. 1997. The organisation of behaviour in hermit crabs: responses to variation in stimulus strength. *Behaviour* 134(1), 59-70.
- Hazlett B.A. 1999. Responses to multiple chemical cues by the crayfish *Orconectes virilis*. *Behaviour* 136(2), 161-177.
- Hazlett B.A. 2000. Responses to single and multiple sources of chemical cues by New Zealand crustaceans. *Mar. Fresh. Behav. Physiol.* 34, 1-20.
- Hazlett B.A. & Mc Lay C. 2000. Contingencies in the behaviour of the crab *Heterozius rotundifrons*. *Anim. Behav.* 59, 965-974.

- Hebets E.A. & Uetz G.W. 1999. Female responses to isolated signals from multimodal male courtship displays in the wolf spider genus *Schizocosa* (Araneae: Lycosidae). *Anim. Behav.* 57, 865-872.
- Heiling A.M. & Herberstein M.E. 1998. The web of *Nuctenea sclopetaria* (Araneae, Araneidae): relationship between body size and web design. *J. Arachnol.* 26, 91-96.
- Henschel J.R., Ward D. & Lubin Y. 1992. The importance of thermal factors for nest-site selection, web construction and behaviour of *Stegodyphus lineatus* (Araneae: Eresidae) in the Negev desert. *J. Therm. Biol.* 17(2), 97-106.
- Hieber C.S. 1984. Orb-web orientation and modification by the spiders *Araneus diadematus* and *Araneus gemmoides* (Araneae: Araneidae) in response to wind and light. *Z. Tierpsychol.* 65, 250-260.
- Higgins L.E. 1990. Variation in foraging investment during the intermolt interval and before egg-laying in the spider *Nephila clavipes* (Araneae: Araneidae). *J. Insect Behav.* 3(6), 773-783.
- Higgins L.E. & Buskirk R.E. 1992. A trap-building predator exhibits different tactics for different aspects of foraging behaviour. *Anim. Behav.* 44, 485-499.
- Holbrook S.J. & Schmitt R.J. 1988. The combined effects of predation risk and food reward on patch selection. *Ecology* 69(1), 125-134.
- Hubert M. 1979. *Les Araignées*. Boubée, Paris, 277 pp.
- Jackson R. 1995. What is that spider thinking ?. *N. Z. Science Monthly* February, 6-8.
- Jackson R.R. & Stimson Wilcox R. 1993. Observations in nature of detouring behaviour by *Portia fimbriata*, a web-invading aggressive mimic jumping spider from Queensland. *J. Zool. Lond.* 230, 135-139.

Jacobs L.F. 1992. The effect of handling time on the decision to cache by grey squirrels. *Anim. Behav.* 43, 522-524.

Jacomme A.-V. 1999. Plasticité du comportement de capture chez *Zygiella x-notata* en fonction de l'efficacité du piège. D.E.A., Université de Nancy, 20 pp.

Jakob E.M., Uetz G.W. & Porter A.H. 1998. The effect of conspecifics on the timing of orb construction in a colonial spider. *J. Arachnol.* 26, 335-341.

Juberthie C. 1954. Sur les cycles biologiques des Araignées. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 89, 299-318.

Klärner D. & Barth F.G. 1982. Vibratory signals and prey capture in orb-weaving spiders (*Zygiella x-notata*, *Nephila clavipes*; Araneidae). *J. Comp. Physiol.* 148, 445-455.

Krafft B. 1970. Contribution à la biologie et à l'éthologie d'*Agelena consociata* Denis (Araignée sociale du Gabon) - Deuxième partie. *Biologia Gabonica* 6(4), 307-369.

Krafft B. 1975. La tolérance réciproque chez l'Araignée sociale *Agelena consociata* Denis. *Proc. VI Int. Arachn. Congr.* Amsterdam, 107-112.

Kremer P. 1989a. Structure agrégative de populations de l'Araignée *Zygiella x-notata* Cl. (Araneae, Araneidae) et interactions interindividuelles au cours du développement. Thèse, Université de Nancy, 152 pp.

Kremer P. 1989b. Ontogénie du placement chez *Zygiella x-notata* (Araneae, Araneidae) : étude en laboratoire et en milieu naturel. *Biol. Behav.* 14, 277-289.

Kremer P., Leborgne R., Pasquet A. & Krafft B. 1987. Interactions entre femelles de *Zygiella x-notata* (Clerck) (Araneae, Araneidae) : Influence sur la taille des toiles. *Biol. Behav.* 12, 93-99.

Landolfi M.A. & Barth F.G. 1996. Vibrations in the orb web of the spider *Nephila clavipes*: cues for discrimination and orientation. *J. Comp. Physiol. A* 179, 493-508.

Leborgne R. & Pasquet A. 1987a. Influences of aggregative behaviour on space occupation in the spider *Zygiella x-notata* (Clerck). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20, 203-208.

Leborgne R. & Pasquet A. 1987b. Influence of conspecific silk-structures on the choice of a web-site by the spider *Zygiella x-notata* (Clerck). *Rev. Arachnol.* 7(2), 85-90.

Leborgne R., Cantarella T. & Pasquet A. 1998. Colonial life versus solitary life in *Cyrtophora citricola* (Araneae, Araneidae). *Ins. Soc.* 45, 125-134.

Le Guelte L. 1966. Structure de la toile de *Zygiella x-notata* Cl. (Araignées, Argiopidae) et facteurs qui régissent le comportement de l'Araignée pendant la construction de la toile. Thèse, Université de Nancy, 77 pp.

Le Guelte L. 1967. La structure de la toile et les facteurs externes modifiant le comportement de *Zygiella x-notata* Cl. (Araignées, Argiopidae). *Rev. Comp. Animal* 4, 23-70.

Le Guelte L. & Ramousse R. 1979. Effets de facteurs environnementaux sur le rythme du comportement constructeur chez l'araignée *Araneus diadematus* Clerck. *Biol. Behav.* 4, 289-302.

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

Lima S.L. & Dill L.M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.* 68, 619-640.

Lubin Y. & Henschel J. 1996. The influence of food supply on foraging behaviour in a desert spider. *Oecologia* 105, 64-73.

Martín J., López P. & Cooper Jr. W.E. 2003. When to come out from a refuge: balancing predation risk and foraging opportunities in an alpine lizard. *Ethology* 109, 77-87.

Mc Farland D.J. 1977. Decision making in animals. *Nature* 269, 15-21.

- Miyashita T. & Hayashi H. 1996. Volatile chemical cue elicits mating behavior of cohabiting males of *Nephila clavata* (Araneae, Tetragnathidae). *J. Arachnol.* 24, 9-15.
- Muller K.L. 1998. The role of conspecifics in habitat settlement in a territorial grasshopper. *Anim. Behav.* 56, 479-485.
- Nakata K. & Ushimaru A. 1999. Feeding experience affects web relocation and investment in web threads in an orb-web spider, *Cyclosa argenteoalba*. *Anim. Behav.* 57, 1251-1255.
- Nentwig W. 1983. The non-filter function of orb webs in spiders. *Oecologia* 58, 418-420.
- Olive C.W. 1982. Sex pheromones in two orbweaving spiders, (Araneae, Araneidae): an experimental field study. *J. Arachnol.* 10, 241-245.
- Palanichamy S. 1984. Relation between food consumption, growth and egg production in the tropical spider *Cyrtophora cicatrosa* (Araneidae, Araneae) under experimental conditions of food abundance and ration. *Proc. Indian Acad. Sci. (Anim. Sci.)* 93(7), 599-615.
- Papke M.D., Riechert S.E. & Schulz S. 2001. An airborne female pheromone associated with male attraction and courtship in a desert spider. *Anim. Behav.* 61, 877-886.
- Pasquet A. 1984. Répartition de deux espèces d'araignées orbitèles, *Araneus Marmoreus* (clerk) et *A. Diadematus* (clerk), dans une prairie en friches. *Biol. Behav.* 9, 321-331.
- Pasquet A. & Leborgne R. 1986. Etude préliminaire des relations prédateur-proies chez *Zygiella x-notata* (Araneae, Argiopidae). *C. R. Soc. Biol.* 180, 347-353.
- Pasquet A. & Leborgne R. 1990. Prey capture efficiency and prey selection from insects intercepted by trap in four orb-weaving spider species. *Acta Œcologica* 11(4), 513-523.
- Pasquet A., Ridwan A. & Leborgne R. 1994. Presence of potential prey affects web-building in an orb-weaving spider *Zygiella x-notata*. *Anim. Behav.* 47, 477-480.
- Pasquet A., Leborgne R. & Lubin Y. 1999. Previous foraging success influences web building in the spider *Stegodyphus lineatus* (Eresidae). *Behav. Ecol.* 10(2), 115-121.

Persons M.H. & Uetz G.W. 1996. The influence of sensory information on patch residence time in wolf spiders (Araneae: Lycosidae). *Anim. Behav.* 51, 1285-1293.

Persons M.H. & Uetz G.W. 1998. Presampling sensory information and prey density assessment by wolf spiders (Araneae, Lycosidae). *Behav. Ecol.* 9(4), 360-366.

Pigliucci M. 2001. Phenotypic plasticity. In: Fox C.W., Roff D.A. & Fairbairn D.J. (Eds.), *Evolutionary ecology: Concepts and case studies*. Oxford University Press, New York, pp. 58-69.

Ramousse R. & Le Guelte L. 1984. Stratégies de construction de la toile chez deux espèces d'araignées (*Araneus diadematus* et *Zygiella x-notata*). *Rev. Arachnol.* 5(4), 255-265.

Ratchford S.G. & Eggleston D.B. 2000. Temporal shift in the presence of a chemical cue contributes to a diel shift in sociality. *Anim. Behav.* 59, 793-799.

Rayor L.S. & Uetz G.W. 1990. Trade-offs in foraging success and predation risk with spatial position in colonial spiders. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27, 77-85.

Rayor L.S. & Uetz G.W. 1993. Ontogenetic shifts within the selfish herd: predation risk and foraging trade-offs change with age in colonial web-building spiders. *Oecologia* 95, 1-8.

Rayor L.S. & Uetz G.W. 2000. Age-related sequential web building in the colonial spider *Metepeira incrassata* (Araneidae): an adaptive spacing strategy. *Anim. Behav.* 59, 1251-1259.

Rice W.R. 1989. Analysing tables of statistical tests. *Evolution* 43, 223-225.

Richman D.B. & Jackson R.R. 1992. A review of the ethology of jumping spiders (Araneae, Salticidae). *Bull. Br. Arachnol. Soc.* 9(2), 33-37.

Ridwan A. 1993. Réponses comportementales aux variations de facteurs faunistiques du milieu chez une Araignée à toile géométrique *Zygiella x-notata* (Clerck) (Araneae, Araneidae). Thèse, Université de Nancy, 127 pp.

- Riechert S.E. 1985. Decisions in multiple goal contexts: habitat selection of the spider, *Agelenopsis aperta* (Gertsch). *Z. Tierpsychol.* 70, 53-69.
- Risch P. 1977. Quantitative analysis of orb web patterns in four species of spiders. *Behav. Genet.* 7(3), 199-238.
- Rohr J.R. & Madison D.M. 2001. A chemically mediated trade-off between predation risk and mate search in newts. *Anim. Behav.* 62, 863-869.
- Roland C. 1984. Chemical signals bound to the silk in spider communication (Arachnida, Araneae). *J. Arachnol.* 11, 309-314.
- Sandoval C.P. 1994. Plasticity in web design in the spider *Parawixia bistriata*: a response to variable prey type. *Funct. Ecol.* 8(6), 701-707.
- 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.
- Schoener T.W. & Toft C.A. 1983. Dispersion of a small-island population of the spider *Metepeira datona* (Araneae: Araneidae) in relation to web-site availability. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12, 121-128.
- Schulz S. & Toft S. 1993. Identification of a sex pheromone from a spider. *Science* 260, 1635-1637.
- Sébrier M.-A. & Krafft B. 1993. Influence of prior experience on prey consumption behaviour in the spider *Zygiella x-notata*. *Ethol. Ecol. Evol.* 5, 541-547.
- Sébrier M.-A., Pasquet A. & Leborgne R. 1994. Resource management in the orb-weaving spider *Zygiella x-notata* - II. Ability to manage a set of various prey. *Ethology* 96, 343-352.
- Sherman P.M. 1994. The orb-web: an energetic and behavioural estimator of a spider's dynamic foraging and reproductive strategies. *Anim. Behav.* 48, 19-34.
- Shettleworth S.J. 2001. Animal cognition and animal behaviour. *Anim. Behav.* 61, 277-286.

Smith D.R.R. 1983. Ecological costs and benefits of communal behavior in a presocial spider. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 13, 107-114.

Sokal R.R. & Rohlf F.J. 1995. *Biometry* 3rd edn. W.H. Freeman & Company, New York, 887 pp.

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

Stowe M.K., Tumlinson J.H. & Heath R.R. 1987. Chemical mimicry: bolas spiders emit components of moth prey species sex pheromones. *Science* 236, 964-967.

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

Szlep R. 1958. Influence of external factors on some structural properties of the garden spider (*Aranea diademata*) web. *Folia Biol.* 6(4), 287-300.

Tarsitano M.S. & Jackson R.R. 1992. Influence of prey movement on the performance of simple detours by jumping spiders. *Behaviour* 123(1-2), 106-120.

Tarsitano M.S. & Jackson R.R. 1994. Jumping spiders make predatory detours requiring movement away from prey. *Behaviour* 131(1-2), 65-73.

Tarsitano M.S. & Jackson R.R. 1997. Araneophagic jumping spiders discriminate between detour routes that do and do not lead to prey. *Anim. Behav.* 53, 257-266.

Tso I-M. 1998. Stabilimentum-decorated webs spun by *Cyclosa conica* (Araneae, Araneidae) trapped more insects than undecorated webs. *J. Arachnol.* 26, 101-105.

Uetz G.W. & Roberts J.A. 2002. Multisensory cues and multimodal communication in spiders: insights from video/audio playback studies. *Brain Behav. Evol.* 59, 222-230.

- Venner S., Pasquet A. & Leborgne R. 2000. Web-building behaviour in the orb-weaving spider *Zygiella x-notata*: influence of experience. *Anim. Behav.* 59, 603-611.
- Venner S., Thévenard L., Pasquet A. & Leborgne R. 2001. Estimation of the web's capture thread length in orb-weaving spiders: determining the most efficient formula. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 94(3), 490-496.
- Via S., Gomulkiewicz R., De Jong G., Scheiner S.M., Schlichting C.D. & Van Tienderen P.H. 1995. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *TREE* 10(5), 212-217.
- Vollrath F. 1987a. Growth, foraging and reproductive success. In: Nentwig W. (Ed.), *Ecophysiology of spiders*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 357-370.
- Vollrath F. 1987b. Altered geometry of webs in spiders with regenerated legs. *Nature* 328, 247-248.
- Vollrath F. & Samu F. 1997. The effect of starvation on web geometry in an orb-weaving spider. *Bull. Br. Arachnol. Soc.* 10(8), 295-298.
- Vollrath F., Downes M. & Krackow S. 1997. Design variability in web geometry of an orb-weaving spider. *Physiol. Behav.* 62(4), 735-743.
- Wiackowski K. & Starońska A. 1999. The effect of predator and prey density on the induced defence of a ciliate. *Funct. Ecol.* 13, 59-65.
- Wise D.H. 1979. Effects of an experimental increase in prey abundance upon the reproductive rates of two orb-weaving spider species (Araneae: Araneidae). *Oecologia* 41, 289-300.
- Witt P.N. 1975. The web as a means of communication. *Biosci. Commun.* 1, 7-23.
- Witt P.N. & Baum R. 1960. Changes in orb webs of spiders during growth (*Araneus diadematus* Clerck and *Neoscona vertebrata* Mc Cook). *Behaviour* 16, 309-318.

Annexes

Annexe 1

Venner, Thévenard, Pasquet & Leborgne (2001)

Estimation of the Web's Capture Thread Length in Orb-Weaving Spiders: Determining the Most Efficient Formula

S. VENNER, L. THEVENARD, A. PASQUET, AND R. LEBORGNE

Laboratoire de Biologie et Physiologie du Comportement, CNRS-URA 1293, BP 239 Université Nancy I, 54506 Vandoeuvre-Les-Nancy cedex, France

Ann. Entomol. Soc. Am. 94(3): 490–496 (2001)

ABSTRACT Orb-weaving spiders modulate their web-building behavior in response to changes in their situation (internal or external state), and this capacity is expected to directly influence fitness. To understand the rules underlying the investment devoted to web construction, we need to quantify precisely the costs and benefits associated with web-building behavior. The sticky silk (capture spiral) is costly to produce and to set up and is a limiting factor in web building. Thus, it would be useful to have an efficient formula to calculate the total capture thread length (CTL) produced, which reflects the investment devoted to foraging activities. On the basis of web photographs we tested nine formulae on webs built by three spider species: *Zygiella x-notata* (Clerck), *Araneus diadematus* Clerck, and *Larinioides sclopetarius* (Clerck). We compared the calculated lengths with lengths directly measured from photographs. We showed that the most efficient formula (CTL_{vh}) involved data recorded along both the horizontal and vertical axes. Because of its accuracy for all species tested, together with its ease of use in the field, this formula represents a useful tool for behavioral ecology studies on spiders.

KEY WORDS spiders, orb webs, web-building investment, capture thread length, sticky silk, formulae

ACCORDING TO EVOLUTIONARY perspective, any animal should behave to maximize its fitness. Economic optimality models, based on costs and benefits of behavior, have been developed to test this hypothesis (Mangel and Clark 1988, Krebs and Davies 1993, Houston and McNamara 1999). Thus, to compare the predictions of these models with the biological data (collected in the field or in the laboratory), it is necessary to quantify these costs and benefits precisely.

Studies on spiders are becoming widespread in a behavioral ecology context. In many species, energetic gains of adult females have been shown to influence growth rates, time of egg laying, and number or size of the eggs (Fritz and Morse 1985, Vollrath 1987a, Morse 1988, Spiller 1992, Uetz 1992). Thus, foraging decisions should affect their lifetime reproductive success. For any web-building spider, the trap is necessary to catch prey to gain energy. Spiders have the ability to modify their web-building behavior in the short-term both as a function of their recent experience (Heiling and Herberstein 1999, Venner et al. 2000), in response to changes in their situation (internal state) (Witt et al. 1968; Eberhard 1986b, 1988; Vollrath 1987b; Higgins 1990; Vollrath et al. 1997; Heiling and Herberstein 1998, Nakata and Ushimaru 1999) and environmental conditions (Hieber 1984, Gillespie 1987, Leborgne and Pasquet 1987, Henschel and Lubin 1992, Pasquet et al. 1994, Vollrath et al. 1997, Schneider and Vollrath 1998). According to optimal foraging theory, a spider should adjust its construction to maximize its fitness. Some authors have begun to

search for the rules underlying successive building events (Higgins 1990, Sherman 1994, Lubin and Henschel 1996, Vollrath and Samu 1997, Pasquet et al. 1999). To understand the relationships between web-building behavior and lifetime reproductive success, we need to estimate the risks (predation or parasitism), energetic benefits (prey caught), and energetic costs (silk production and locomotor activity) associated with web-building behavior.

Risks of predation or parasitism, together with energetic gain (capture rate, type and size of prey), can be directly determined in the field. However, energetic costs associated with web building (amount of silk produced and energy necessary to set up the silk) are more difficult to determine. Ideally they could be estimated by O₂ consumption rate (Peakall and Witt 1976, Prestwich 1977, Tanaka 1989) or by weight loss associated with building activity. However, these two methods are not practical for use in the field. Our aim was to provide an accurate and simple method to determine these costs among orb-weaving spiders.

When orb-weaving spiders undertake to build a new trap, they completely renew their web. Thus, the length of silk may reflect energetic cost, including silk production and locomotor activity. This measurement can be obtained by using characteristics of the trap (e.g., diameter, number of spiral turns) which are easy to quantify. The amount of sticky silk available could be a limiting factor in web building (Eberhard 1988, Vollrath et al. 1997). This silk is the most relevant part of the web with respect to prey capture and is costly

to produce and set up (Eberhard 1986a). Thus, we focused on the amount of sticky silk used to estimate spiders' investment into web building. A completely precise method, using both cross sectional area and length of the capture thread, would greatly disturbing to spiders: to estimate diameter of this thread, the web must be collected, dehydrated, and measured with an electron microscope. Thus, in accordance with Heiling et al. (1998), we researched a non-invasive method for the spider and its webs. It appears that only estimating the capture thread length (CTL) is the best way, although it provides an indirect and approximate measure of the cost of web building. Direct measurements of CTL are not easy to make in the field. The most accurate method to estimate this length is to measure the CTL on a picture of the web. However, particular conditions are necessary to obtain such pictures in the field (black background, artificial lighting, spraying water to display the web). These conditions cannot be established without disturbing the spiders, and therefore prevent the study of successive building events by a given individual. These conditions restrict the choice of web that can be used and entail a sampling error in the population studied. Thus, pictures are not always a suitable means to study behavioral ecology of spiders. Another possibility consists of directly measuring different parameters of the web and calculating the CTL. Here, we searched for the best method using three criteria: precision of CTL estimation, easy use, and multispecific validity.

To calculate the CTL, some formulae have already been proposed (Witt et al. 1968, Sherman 1994, Heiling et al. 1998). Heiling et al. (1998) tested and compared the efficiency of three of them on the web of one species *Larinioides sclopetarius* (Clerck). We tested nine different formulae in three orb-weaving spiders to find the most efficient one.

Materials and Methods

We tested the validity of the different formulae using webs of three orb-weaving spider species: *Zygiella x-notata* (Clerck), *Araneus diadematus* Clerck, and *L. sclopetarius*. For each species, 10 webs built by adult females were photographed using a high-contrast black and white film and a black tissue as a background. Pictures of the large webs of *A. diadematus* were taken in the field, whereas those of *Z. x-notata* and *L. sclopetarius* were taken in the laboratory.

According to spider species, orb webs are more or less elliptic and mesh size may vary depending on its distance from the hub. From the photographs, we studied the following for each species: (1) the general shape of the web (circular versus elliptic) comparing horizontal and vertical diameters, and computing their ratio (RD), and (2) the mesh size variation (constant mesh versus variable mesh) differentiating the upper, lower, left and right regions into two sections of equal length (Fig. 1) and comparing number of spiral turns in the outermost and innermost half capture area, and computing the ratio (RNS) of these numbers of spiral turns.

According to these two characteristics, to estimate the CTL we tested formulae that took into account, separately or simultaneously, orb size in different directions of the web (horizontal, vertical, diagonal axes) and mesh size variations. Various web parameters were measured (diameter, radii, number of spiral turn) (Fig. 1). To estimate the performance of each formula, we compared their results to the CTL directly measured (CTLm) on each picture. Direct measurements were made, sector by sector, with an electronic digital caliper rule (precision: 0.1 mm). We tested the efficiency of nine formulae. We compared the estimation of CTL given by three formulae found in the literature (Witt et al. 1968, Sherman 1994, Heiling et al. 1998) and by six new ones we created (Table 1). Formulae taking into account variations in mesh size were considered apart from the others.

Requirements for the Different Formulae. *Constant Mesh Size.* For the four formulae, CTLv, CTLh, CTLvh, CTLvhd (Table 1), we assumed that the spiral was equivalent to *N* concentric circles. Thus, CTL could be estimated as the sum of the perimeter length of *N* circles of medium diameter *D*:

$$CTL = N\pi D,$$

where *N* and *D* corresponded, respectively, to the average number of spiral turns counted and to the average distance between the innermost diameter (corresponding to the free zone around the hub without spiral turns) and the outermost web diameter measured (from one outermost spiral to the opposite outermost spiral). CTLv, CTLh and CTLvh formulae need, respectively, data collected along the vertical axis only (v), along the horizontal axis only (h), or along both axes (vh). For the CTLvhd formula, in addition, we recorded the number of spiral turns and the outermost diameter along the two 45° diagonal (d) axes (Table 1).

Variable Mesh Size. We took into account mesh size variation from the central zone to the periphery of the web. Among three formulae, one was developed by Heiling et al. (1998) (CTLvm) (Table 1), the other ones are new (CTLhm and CTLvhm) and were derived from the previous one.

To test the CTLvm formula, we collected data along the vertical axis of the web by differentiating the upper and lower regions into two sections of equal length (Fig. 1). We measured the innermost (Ri) and the outermost (Ro) radii and we calculated the median radii

$$\left(R_m = \frac{Ro - Ri}{2} + Ri \right).$$

We counted the number of spiral turns in the innermost part (Ni, between the innermost and the median radius in the upper and lower half web) and in the outermost part of the trap (No, between the median and the outermost radius).

We developed the CTLhm formula using only the horizontal axis of the web and differentiating the left and right part into two sections of equal length. The

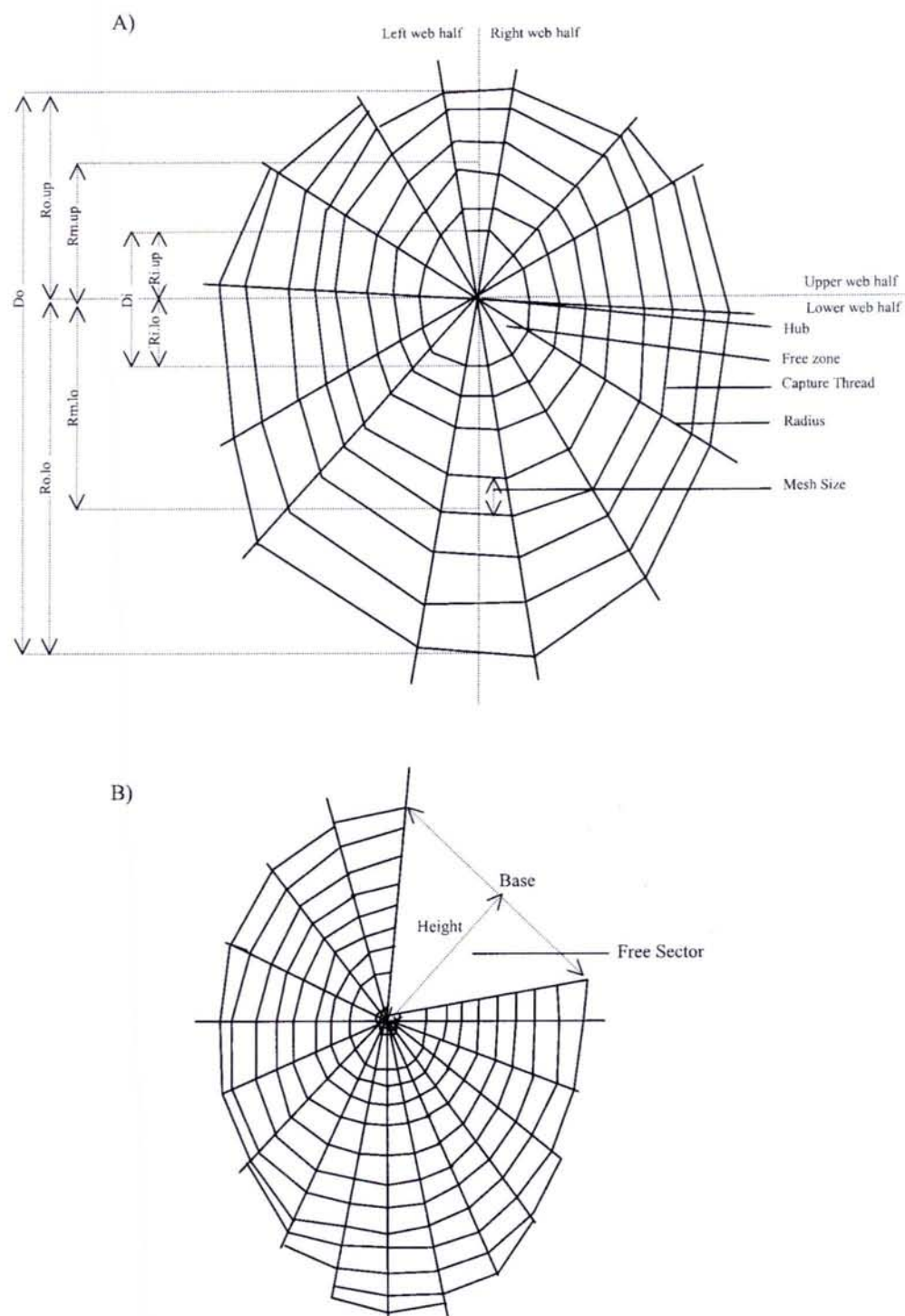


Fig. 1. Representation of an orb-web. (A) Parameters used to calculate the capture thread length; D_o and D_i are the outermost and innermost diameters and R_o , R_i , and R_m , the outermost, innermost, and median radii, respectively. (B) Representation of a *Z. x-notata* orb web, with the parameters used to estimate the free sector (height, base).

Table 1. Number of measurements, counts and calculations necessary to record data and to estimate the capture thread length with the nine formulae

Formulae	No. measurements	No. counts	No. calculs
$CTL_v = (1 - a) \frac{\pi}{4} N_v (D_{o,v} + D_{i,v})$	2	1	0
$CTL_h = (1 - a) \frac{\pi}{4} N_h (D_{o,h} + D_{i,h})$	2	1	0
$CTL_{vh} = (1 - a) \frac{\pi}{16} (N_v + N_h) (D_{o,v} + D_{i,v} + D_{o,h} + D_{i,h})$	4	2	0
$CTL_{vhd} = (1 - a) \frac{\pi}{64} (N_v + N_h + N_{d1} + N_{d2}) [D_{o,v} + D_{o,h} + D_{o,d1} + D_{o,d2} + 2(D_{i,v} + D_{i,h})]$	6	4	0
$CTL_{vm} = (1 - a) \frac{\pi}{4} [N_{i,up}(R_{i,up} + R_{m,up}) + N_{o,up}(R_{m,up} + R_{o,up}) + N_{i,lo}(R_{i,lo} + R_{m,lo}) + N_{o,lo}(R_{m,lo} + R_{o,lo})]$	6	4	2
$CTL_{hm} = (1 - a) \frac{\pi}{4} [N_{i,ri}(R_{i,ri} + R_{m,ri}) + N_{o,ri}(R_{m,ri} + R_{o,ri}) + N_{i,le}(R_{i,le} + R_{m,le}) + N_{o,le}(R_{m,le} + R_{o,le})]$	6	4	2
$CTL_{vhm} = (1 - a) \frac{\pi}{4} [N_{i,up}(R_{i,up} + R_{m,up}) + N_{o,up}(R_{m,up} + R_{o,up}) + N_{i,lo}(R_{i,lo} + R_{m,lo}) + N_{o,lo}(R_{m,lo} + R_{o,lo}) + N_{i,ri}(R_{i,ri} + R_{m,ri}) + N_{o,ri}(R_{m,ri} + R_{o,ri}) + N_{i,le}(R_{i,le} + R_{m,le}) + N_{o,le}(R_{m,le} + R_{o,le})]$	12	8	4
$CTL_{sherman} = (1 - a) \frac{\pi}{64} (N_v + N_h + N_{d1} + N_{d2}) [D_{o,v} + D_{o,h} + D_{o,d1} + D_{o,d2} + 2(D_{i,v} - D_{i,h})]$	6	4	0
$CTL_{witt} = (1 - a) \frac{\pi}{4} N_{lo} (D_{o,v} + D_{i,v} + D_{o,h} + D_{i,h})$	4	1	0

CTL, capture thread length. The suffix v, h, and d (d1 and d2) designate, respectively, vertical, horizontal, and two diagonal directions used to calculate CTL; m in the CTL appellation means that we take into account the variation of the mesh size. o and i mean the outermost and innermost part of the web, respectively. Do and Di are the outermost and innermost diameters and Ro, Ri, and Rm, the outermost, innermost and median radii, respectively. N is the number of spiral turns. up, lo, le, and ri are, respectively, the upper, lower, left, and right web halves. a is the correction factor used to consider the free sector of the *Z. x-notata* web; for the other species $a = 0$.

CTLvhm formula involved the horizontal and vertical axes (Table 1).

Formulae from Sherman (1994) and Witt et al. (1968). We used the original formulae selecting the portion that dealt only with the length of the thread, not with the length of the radii. For Sherman's formula (CTLsherman) (Table 1), the length was computed using the same parameters as the CTLvhd formula. However, the CTL was estimated here by computing the difference between the average of the outermost diameters and the average of the innermost diameters. For Witt's formula (CTLwitt), CTL was estimated using the average of the innermost and outermost diameters measured along the horizontal and vertical axes, but we used only the number of spiral turns counted in the lower part (Nlo) along the vertical axis (Table 1).

Free Sector in the Web of *Z. x-notata*. In this species, the web often has a free sector without any spiral turns (Fig. 1B). To be more precise in the various CTL formulae, we must remove the thread length of this sector. This was done by measuring the base (B) and the height (H) of the triangle corresponding to the free sector, the ratio (a) of the length of the missing capture thread (free sector) to the CTL, if the spiral was complete, was considered the same as the ratio of the free sector area to the total area. So, if

$$a = \frac{B \times H / 2}{\pi \times [(D_{o,v} + D_{o,h}) / 4]^2},$$

where $D_{o,v}$ and $D_{o,h}$ correspond to the vertical and horizontal outermost diameters, then each formula could be adjusted by introducing the (1-a) corrective factor (Table 1).

Data Analysis. First, we combined data from three spider species to evaluate the overall validity of each formula. We compared calculated and measured CTLs, and the accuracy of the different formulae to estimate CTL. To do this, we tested the difference between the absolute value of the error percentage of the CTL estimation

$$\left(\left| \% \text{ error} \right| = \frac{|CTL_{cal} - CTL_{mes}|}{CTL_{mes}} \times 100 \right).$$

Second, for each spider species, we described web structure by means of ratios RD and RNS and compared the accuracy of the formulae to get the best method according to species-specific web characteristics. For all of these comparisons, we used nonparametric Friedman and Wilcoxon tests (Sokal and Rohlf 1995).

Results

Analysis of data from three species. Overall, the measured CTL ($N = 30$, mean $\pm$ SE = 842 ± 53 cm) and those calculated with the nine formulae differed significantly (Table 2; Friedman: $n = 26$; $\chi^2 = 166.15$, df = 9, $P < 0.01$) and the CTL estimation accuracy differed among these formulae (Friedman: $n = 26$; $\chi^2 = 133.9$; d.f. = 8; $P < 0.01$).

The three formulae estimated CTL most precisely were CTLvh, CTLvhd, and CTLvhm. All of these took into account parameters recorded along both vertical and horizontal axes of the web (Table 2). Their CTL estimation accuracy did not differ significantly (Friedman: $n = 26$; $\chi^2 = 0.31$, df = 2, $P = 0.86$) and CTLvh and CTLvhd did not differ significantly from the mea-

Table 2. Error of the estimation of the capture thread length (CTL) $[(CTL_{\text{calculated}} - CTL_{\text{measured}}) * 100 / CTL_{\text{measured}}]$ given by the nine formulae taking into account the webs built by three species *Z. x-notata*, *A. diadematus*, and *L. sclopetarius*, either averaged together or alone

	Three species averaged (N = 30)	<i>Z. x-notata</i> (N = 10)	<i>A. diadematus</i> (N = 10)	<i>L. sclopetarius</i> (N = 10)
Formulae	Median (lQ, uQ)	Median (lQ, uQ)	Median (lQ, uQ)	Median (lQ, uQ)
CTLv	18.9 (2.5, 30.6)	31.1 (16.1, 41.3)	22.5 (18.6, 26.5)	1.3 (-63, 4.6)
CTLh	-14.2 (-22.0, -2.4)	-29.4 (-37.0, -13.2)	-9.6 (-17.2, -4.5)	-2.8 (-15.7, 2.9)
CTLvh	-1.0 (-3.5, 5.6)	-1.6 (-2.3, -0.5)	7.0 (3.8, 10.2)	-3.1 (-5.4, 1.8)
CTLvhd	0.7 (-5.1, 4.5)	-4.5 (-5.9, 0.9)	5.4 (2.3, 10.3)	-4.3 (-5.1, 2.4)
CTLvm	20.4 (9.8, 45.7)	49.9 (26.9, 56.1)	18.8 (14.9, 20.9)	6.1 (2.7, 23.4)
CTLhm	-8.5 (-13.4, -0.5)	-17.5 (-23.5, -6.7)	-6.8 (-13.2, -0.9)	-3.9 (-10.2, 6.0)
CTLvhm	4.8 (0.4, 11.3)	12.1 (10.5, 13.9)	2.7 (0.0, 5.9)	1.0 (-4.2, 5.0)
CTLsherman	-42.5 (-46.6, -35.7)	-41.4 (-44.3, -39.8)	-35.3 (-42.7, -31.6)	-46.3 (-50.9, -42.3)
CTLwitt	41.3 (21.2, 64.9)	72 (63.7, 80)	23.3 (17.8, 33.9)	32.8 (21.2, 48.3)

Med, median; lQ and uQ: lower and upper quartile.

sured length (CTL) (Wilcoxon: CTLvh: $n = 30$; $z = -0.95$, $P = 0.34$; CTLvhd: $n = 26$; $z = -0.46$, $P = 0.58$). However, the formula that took into account mesh size variation (CTLvhm) slightly overestimated the CTL (Wilcoxon: $n = 30$; $z = -3.55$, $P < 0.01$).

Formulae that used data recorded along the horizontal direction only (CTLhm and CTLh) significantly underestimated CTL (Table 2; Wilcoxon: $n = 30$; CTLhm: $z = -3.55$, $P < 0.01$; CTLh: $z = -3.88$, $P < 0.01$), whereas those that took into account the vertical direction only (CTLv et CTLvm) significantly overestimated it (Table 2; Wilcoxon: CTLv: $n = 30$; $z = -4.04$, $P < 0.01$; CTLvm: $z = -4.66$, $P < 0.01$). The two formulae that estimated CTL with the greatest error corresponded to those of Sherman and Witt that, respectively, underestimated and overestimated the CTL (Wilcoxon: CTLsherman: $n = 26$; $z = -4.46$, $P < 0.01$; CTLwitt: $n = 30$; $z = -4.78$, $P < 0.01$). Because of these great errors, we excluded both formulae from subsequent analyses.

Analysis of Species-Specific Data. Web characteristics of the three spider species. Webs of *Z. x-notata* were elliptic with a constant mesh size (Table 3). Vertical diameter was significantly greater than the horizontal one (Wilcoxon: $n = 10$; $z = -2.70$, $P < 0.01$). There was no significant difference between the number of spiral turns counted in the innermost and outermost part of the trap ($n = 10$; $z = -1.65$, $P = 0.10$). Webs of *A. diadematus* were elliptic (Table 3; $N = 10$; $z = -2.80$, $P < 0.01$) with mesh size smaller in the innermost part than in the half outermost part (Table

3; $n = 10$; $z = -2.70$, $P < 0.01$). The webs of *N. sclopetarius* were circular (Table 3; $n = 10$; $z = -0.51$, $P = 0.61$) with smaller mesh size in the innermost than in the outermost part of the trap (Table 3; $n = 10$; $z = -2.50$, $P < 0.01$).

Accuracy of the Formulae. The accuracy of the seven remaining formulae did not differ from one another with webs built by *L. sclopetarius* (Table 2; Friedman: $n = 10$; $\chi^2 = 11.1$, $df = 6$, $P = 0.08$). By contrast the formulae proved to be unequally accurate to estimate the webs built by *Z. x-notata* (Table 2; Friedman: $N = 6$; $\chi^2 = 41.3$, $df = 6$, $P < 0.01$) and *A. diadematus* (Table 2; Friedman: $N = 10$; $\chi^2 = 35.8$, $df = 6$, $P < 0.01$).

For *Z. x-notata*, the formula involving the data collected along vertical and horizontal directions (CTLvh, Table 2) provided the minimal error value. The inclusion of the two diagonal parameters in the formula (CTLvhd) did not improve the precision (Wilcoxon: $n = 6$; $z = -0.84$, $P = 0.40$). The CTLvh formula was more accurate than the formula CTLvhm taking into account mesh size variation (Wilcoxon: $n = 10$; $z = -2.80$, $P < 0.01$). The remaining formulae, using either the horizontal (CTLh, CTLhm) or the vertical direction (CTLv, CTLvm), estimated CTL with a greater error (Table 2).

For *A. diadematus* webs, the most accurate formula required parameters recorded along the vertical and horizontal axes, and took into account the variation in mesh size (CTLvhm). However, the five formulae (CTLvh, CTLvhd, CTLvhm, CTLhm, CTLh) did not show any statistical difference in their accuracy (Table 2; Friedman: $N = 10$; $\chi^2 = 7.9$, $df = 4$, $P = 0.09$). Both formulae using the vertical direction only (CTLvm, CTLv) overestimated CTL (Table 2).

Discussion

To assess the cost of web-building behavior in orb-weaving spiders, we tested nine formulae to estimate the CTL. For the three species studied, the two formulae derived from those developed by Witt et al. (1968) and by Sherman (1994) were imprecise (error: 40%). The seven other formulae provided a better

Table 3. Characteristics of the web of *Z. x-notata*, *A. diadematus* and *L. sclopetarius*

Species	RD	RNS
	Median (lQ, uQ)	Median (lQ, uQ)
<i>Z. x-notata</i>	0.71 (0.62, 0.80)	0.95 (0.87, 1.02)
<i>A. diadematus</i>	0.80 (0.79, 0.84)	0.73 (0.68, 0.79)
<i>L. sclopetarius</i>	0.95 (0.85, 1.11)	0.85 (0.71, 0.91)

RD, ratio of the horizontal to the vertical diameters; RNS, ratio of the number of spiral turns counted in the outermost half web along the horizontal and the vertical direction to those counted in the innermost half web. lQ and uQ, lower and upper quartile.

estimation of CTL even if their relative efficiency depended on the species studied. Each trap has specific features (Table 3), therefore we will discuss the efficiency of the different formulae according to web parameters (mesh size and shape of the web).

In Witt's formula, the number of spiral turns was counted only in the lower part of the trap and this was presumed to estimate the number of concentric circles. These counts were used to estimate CTL. However, orb webs are often asymmetrical and more expanded in the lower than the upper part (Vollrath 1992, Heiling and Herberstein 1998, 1999, Herberstein and Heiling 1999). Thus, in the three species studied, these formulae led to an overestimation of the number of circles and consequently to an overestimation of CTL. In Sherman's formula, it was necessary to determine the average diameter of the concentric circles in the web to estimate this parameter. Sherman did not add the outermost and innermost diameters but calculated their difference, which considerably underestimated CTL.

Among orb-weaving spiders, an increase in mesh size with distance from the hub of the web is often observed (Nentwig 1983, Vollrath 1987b, Heiling and Herberstein 1998). Heiling et al. (1998) developed a formula (here called CTL_{vm}) that took this variation into account but they measured mesh size along the vertical axis only. They tested their formula on webs built by *L. sclopetarius*. Because their formula estimated CTL more precisely and was much more accurate than Sherman's formula, Heiling et al. (1998) concluded that variations in mesh size must be integrated into the formula. These variations are difficult to record in the field for three main reasons: (1) intermediate calculations (median radii length) have to be performed during data recording to run three formulae (CTL_{vm}, CTL_{hm}, CTL_{vhm}); (2) the median radii must be precisely located on the web to count the spiral turns on each side, and this proves difficult (e.g., small mesh size, windy conditions); (3) overall, formulae considering mesh size variation (CTL_{vm}, CTL_{hm}, CTL_{vhm}) require, respectively, three to four times the number of measurements and counting parameters than the others (CTL_v, CTL_h, CTL_{vh}; Table 1). In our study, webs built by *L. sclopetarius* also had variable mesh size. However, we could not find any difference among CTL estimates of any formulae whether or not variations in the mesh size were considered (CTL_{vm}, CTL_{hm}, CTL_{vhm}, CTL_v, CTL_h, CTL_{vh}). Furthermore, when we tested Heiling's formula on *A. diadematus* webs, which have a variable mesh size like *L. sclopetarius*, we found that it overestimated CTL. Finally, the two other formulae that integrated mesh size variation (CTL_{vhm}, CTL_{hm}) were not more precise than those without mesh size variation (CTL_{vh}, CTL_{vhd}, CTL_h). Because mesh size variation did not improve CTL estimation, we discarded it.

In the Heiling et al. (1998) study, data were recorded along the vertical axis (CTL_{vm}) and it was enough to precisely estimate the CTL of *L. sclopetarius* webs. In our study, for this species, we showed that the

formula using either only the vertical (CTL_v) or the horizontal (CTL_h) axis had the same accuracy as the formula using both directions (CTL_{vh}). Using only one direction involved fewer parameters (two measurements and one count instead of four measurements and two counts) and is more economical for the researchers. However, webs of *L. sclopetarius* can closely approximate a circular shape, whereas other orb-weaving spiders usually build elliptic webs (such as *Z. x-notata* and *A. diadematus*). We showed that the formulae using only horizontal (CTL_h) or vertical (CTL_v) axes under- and overestimated, respectively, the CTL of *Z. x-notata* and *A. diadematus* webs. To estimate precisely CTL for elliptic webs, we need to use both the vertical and the horizontal directions. In natural situations, like in laboratory, web characteristics have a high inter- and intra-individual variability (Sherman 1994, Vollrath and Samu 1997), and even for a species like *L. sclopetarius*, which builds "circular webs," the shape may deviate more or less from a circle. Removing one of the parameters recorded either along the vertical or horizontal axis could increase the residual variability of the CTL estimation, thus skewing any comparison. We showed it was not worth taking into account the two diagonal axes, in addition to horizontal and vertical axes (CTL_{vhd}), because it involved more counts and measurements than the CTL_{vh} formula for the same precision.

The formula (CTL_{vh}) that only uses data recorded on the horizontal and vertical axes, without taking into account mesh size variation, seems to be the most efficient in estimating CTL relative to the three criteria: precision of the estimation, ease of use, and multispecific validity. It needs four measurements, two counts, and no calculation during data sampling. These parameters could be easily and quickly recorded in the field or in the laboratory, and CTL estimation was accurate for the three spider species tested despite species-specific differences in web structure. This method provides a useful tool for behavioral ecology studies of spiders and all studies that need an estimation of the investment devoted to web-building activities (Higgins 1990, Sherman 1994, Vollrath and Samu 1997, Heiling and Herberstein 1998, Nakata and Ushimaru 1999, Venner et al. 2000). Finally, such a general tool, allowing comparisons at various levels (individual, populations or species), seems powerful enough to help understand global rules in foraging strategies among orb-weaving spiders.

Acknowledgments

We are grateful to A. M. Heiling (University of Vienna, Austria) for providing pictures of *Larinioides sclopetarius* webs and for comments on the manuscript. We thank especially M. C. Bel (University of Nancy, France) for numerous criticisms and corrections of the manuscript. This work was supported by a doctoral fellowship to S.V. from the French Ministry of Research.

References Cited

- Eberhard, W. G. 1986a. Effects of orb-web geometry on prey interception and retention, pp. 70–120. In W. A. Shear [ed.], *Spiders: webs, behavior and evolution*. Stanford University Press, Stanford, CA.
- Eberhard, W. G. 1986b. Ontogenetic changes in the web of *Epeirotypus* sp. (Araneae: Theridiosomatidae). *J. Arachnol.* 14: 125–128.
- 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.
- Fritz, R. S., and D. H. Morse. 1985. Reproductive success and foraging of the crab spider *Misumena vatia*. *Oecologia* 65: 194–200.
- Gillespie, R. G. 1987. The role of prey availability in aggregative behaviour of the orb-weaving spider *Tetragnatha elongata*. *Anim. Behav.* 35: 675–681.
- Heiling, A. M., and M. E. Herberstein. 1998. The web of *Nuctenea sclopetarius* (Araneae: Araneidae): relationship between body size and web design. *J. Arachnol.* 16: 295–302.
- Heiling, A. M., and M. E. Herberstein. 1999. The role of experience in web-building spiders (Araneidae). *Anim. Cogn.* 2: 171–177.
- Heiling, A. M., M. E. Herberstein, and G. Spitzer. 1998. Calculation of capture thread length in orb webs: evaluation of new formulae. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 91: 135–138.
- Henschel, J. R., and Y. Lubin. 1992. Environmental factors affecting the web activity of a psammophilous spider in the Namib desert. *J. Arid Environ.* 22: 173–189.
- Herberstein, M. E., and A. M. Heiling. 1999. Asymmetry in spider orb web: a result of physical constraints? *Anim. Behav.* 58: 1241–1246.
- Hieber, C. S. 1984. Orb-web orientation and modification by spiders *Araneus diadematus* and *Araneus gemmoides* (Araneae: Araneidae) in response to wind and light. *Z. Tierpsychol.* 65: 250–260.
- Higgins, L. E. 1990. Variation in foraging investment during the intermolt interval and before egg laying in the spider *Nephila clavipes* (Araneae: Araneidae). *J. Insect Behav.* 3: 773–783.
- Houston, A. I., and J. M. McNamara. 1999. *Models of adaptive behaviour: an approach based on state*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Krebs, J. R., and N. B. Davies. 1993. *An introduction to behavioral ecology*, 3rd ed. Blackwell, Oxford, UK.
- Leborgne, R., and A. Pasquet. 1987. Influences of aggregative behaviour on space occupation of spider *Zygiella x-notata* (Clerck). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20: 203–208.
- Lubin, Y., and J. Henschel. 1996. The influence of food supply on foraging behaviour in a desert spider. *Oecologia* 105: 64–73.
- Mangel, M., and C. W. Clark. 1988. *Dynamic modeling in behavioral ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Morse, D. H. 1988. Relationship between crab spider *Misumena vatia* nesting success and earlier patch-choice decisions. *Ecology* 69: 1970–1973.
- Nakata, K., and A. Ushimaru. 1999. Feeding experience affects web relocation and investment in web threads in an orb-web spider, *Cyclosa argenteoalba*. *Anim. Behav.* 57: 1251–1255.
- Nentwig, W. 1983. The non-filter function of orb-webs in spiders. *Oecologia* 58: 418–420.
- Pasquet, A., R. Leborgne, and Y. Lubin. 1999. Previous foraging success influences web-building in the spider *Stegodyphus lineatus* (Eresidae). *Behav. Ecol.* 10: 115–121.
- Pasquet, A., A. Ridwan, and R. Leborgne. 1994. Presence of potential prey affects web building in an orb-weaving spider *Zygiella x-notata*. *Anim. Behav.* 47: 477–480.
- Peakall, D. B., and P. N. Witt. 1976. The energy budget of an orb-weaving spider. *Comp. Biochem. Physiol. (A)* 54: 187–190.
- Prestwich, K. N. 1977. The energetic of web-building in spiders. *Comp. Biochem. Physiol.* 57A: 321–326.
- Schneider, J. M., and F. Vollrath. 1998. The effect of prey type on the geometry of the capture web of *Araneus diadematus*. *Naturwissenschaften* 85: 391–394.
- Sherman, P. M. 1994. The orb-web: an energetic and behavioral estimator of spider's dynamic foraging and reproductive strategies. *Anim. Behav.* 48: 19–34.
- Spiller, D. A. 1992. Numerical response to prey abundance by *Zygiella x-notata* (Araneae, Araneidae). *J. Arachnol.* 20: 179–188.
- Sokal, R. R., and F. J. Rohlf. 1995. *Biometry*, 3rd ed. Freeman, New York.
- Tanaka, K. 1989. Energetic cost of web construction and its effect on web relocation in web-building spider *Agelena limbata*. *Oecologia* 81: 459–464.
- Uetz, G. W. 1992. Foraging strategies of spiders. *Trends Ecol. Evol.* 7: 155–158.
- Venner, S., A. Pasquet, and R. Leborgne. 2000. Web-building behaviour in an orb-weaving spider *Zygiella x-notata*: influence of experience. *Anim. Behav.* 59: 603–611.
- Vollrath, F. 1987a. Foraging, growth and reproductive success, pp. 357–370. In W. Nentwig [ed.], *Ecophysiology of spiders*. Springer, Heidelberg, Germany.
- Vollrath, F. 1987b. Altered geometry of webs in spiders with regenerated legs. *Nature* 328: 247–248.
- Vollrath, F. 1992. Analysis and interpretation of orb spider exploration and web-building behavior. *Adv. Stud. Behav.* 21: 147–196.
- Vollrath, F., and F. Samu. 1997. The effect of starvation on web geometry in an orb-weaving spider. *Bull. Arachnol. Soc.* 10: 295–298.
- Vollrath, F., M. Downes, and S. Krackow. 1997. Design variability in web geometry of an orb-weaving spider. *Physiol. Behav.* 62: 735–743.
- Witt, P. N., C. F. Reed, and D. B. Peakall. 1968. *A spider's web: problems in regulatory biology*. Springer, New York.

Received for publication 12 September 2000; accepted 21 January 2001.

Annexe 2

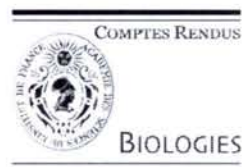
Thévenard, Leborgne & Pasquet (2004)



Available online at www.sciencedirect.com

SCIENCE @ DIRECT®

C. R. Biologies 327 (2004) 84–92



Ethology / Éthologie

Web-building management in an orb-weaving spider, *Zygiella x-notata*: influence of prey and conspecifics

Laurent Thévenard *, Raymond Leborgne, Alain Pasquet

« Expression et évolution des comportements », UFR STB, université Henri-Poincaré, Nancy-1, BP 239,
54506 Vandœuvre-les-Nancy cedex, France

Received 20 June 2003; accepted after revision 18 November 2003

Presented by Yvon Le Maho

Abstract

According to optimal foraging theory, spiders should adapt their web building to environmental variations. Until now, there was no data on the influence of simultaneous information coming from different environmental factors on web building behaviour. Under laboratory conditions, we studied the behaviour of *Zygiella x-notata* in the presence of prey, conspecifics, or both simultaneously. There was a stimulating effect of prey, but web building was not affected by the presence of conspecifics. When spiders and prey were present simultaneously, the effect was similar to that of prey alone; it seemed that there was no interactive influence of both factors. We discussed about the use of environmental information by spiders in foraging behaviour.

To cite this article: L. Thévenard et al., *C. R. Biologies* 327 (2004).

© 2003 Académie des sciences. Published by Elsevier SAS. All rights reserved.

Résumé

Gestion de la construction de la toile chez une araignée orbifère, *Zygiella x-notata* : influence des proies et des congénères. Selon la théorie de l'*optimal foraging*, les araignées devraient adapter la construction de leur toile aux variations environnementales. Jusqu'à présent, il n'y a aucune donnée sur l'influence d'informations provenant simultanément de différents facteurs environnementaux sur le comportement de construction de la toile. Au laboratoire, nous avons étudié la construction de la toile par *Zygiella x-notata* en présence de proies, d'un congénère, ou des deux simultanément. Il y a un effet stimulant des proies, mais la construction de la toile n'est pas affectée par la présence de congénères. Quand araignées et proies sont présentes simultanément, l'effet est identique à celui des proies seules ; il semble qu'il n'y ait pas d'influence croisée des deux facteurs. Nous discutons de l'utilisation des informations environnementales par les araignées dans le fourragement. **Pour citer cet article :** L. Thévenard et al., *C. R. Biologies* 327 (2004).

© 2003 Académie des sciences. Published by Elsevier SAS. All rights reserved.

Keywords: foraging behaviour; web building parameters; information use; orb-weaving spider; *Zygiella x-notata*

Mots-clés : alimentation ; paramètres de la construction de la toile ; utilisation d'informations ; araignée orbifère ; *Zygiella x-notata*

* Corresponding author.

E-mail address: thevenar@scbiol.u-nancy.fr (L. Thévenard).

1. Introduction

Animals live in a complex environment, which varies in time and space, and they have to behave accordingly to these variations. Until recently, most studies on animal behaviour tested the influence of environmental factors separately; but in natural conditions, animals interact with several factors and they have to take them into account simultaneously in order to survive and to maximize their fitness. Several authors suggest that decisions made by animals, i.e. where, when, how to forage, to reproduce... could result of trade-off between costs and benefits associated with different environmental situations (reviewed in [1–3]). Here, we tested the simultaneous influence of prey and conspecifics on web-building behaviour in spiders.

Like in many other animal species, in spiders, an increase of food intake has a direct positive effect on growth rate and reproductive success [4–6], thus foraging decisions would affect spider fitness. Web building associates costs and benefits: a web requires investments in time (web building duration) and energy (silk production and physiological effort), but provides energy for survival and reproduction through prey capture. The ratio cost/benefit could vary with environmental conditions. Web construction and web characteristics materialize the foraging investment and thus reflect the foraging decisions of spiders, and could be seen as a response of spiders to their energetic needs and to environmental characteristics. Therefore, orb-weaving spiders are interesting models to study the influence of environment on behaviour.

Variations in web characteristics may be influenced by the spider state – e.g. growth, leg regeneration, feeding, silk supplies, egg production, experience – [7–13], and environmental conditions – e.g. light, temperature, humidity, wind, gravity, web supports, presence of prey or conspecifics – [14–21]. These variations underline the behavioural plasticity that spiders exhibit to fit their web to the situation.

It has been shown that in natural habitat, *Zygiella x-notata* (Clerck), an orb-weaving spider (Araneae, Araneidae) often lives in aggregations in which web building is influenced by conspecifics [18], and that under laboratory conditions prey influenced web construction and web characteristics [19].

Under natural conditions, prey and conspecifics are present simultaneously, so web building may be

affected by them. We can hypothesize that spiders should take into account these two factors together to adjust their web to the situation. As web building decision and web parameters (web building duration and web characteristics) could reflect the spider foraging decision, we tested the influence of prey and conspecifics on these parameters.

2. Materials and methods

2.1. Spiders

Z. x-notata is commonly found on human constructions (fences or window frames). Most of the time, they renew their web daily at the end of the night [22]. First, the spider builds a frame, then radii and an auxiliary non-sticky spiral before the final sticky capture spiral. The web usually has a free sector. The retreat is connected to the hub by a signal thread. During the day, the spider stays in its retreat.

We collected adult females in September 1996 and 1997 in several localities (Center-East part of France). We kept them individually into plastic boxes (10 × 7 × 2.5 cm) in laboratory, under constant abiotic conditions (temperature: 22–24 °C; 12 h of light per day: 20:00–08:00). They could not build an orb web in the boxes, but they laid silk and captured prey; they received two cricket larvae, *Gryllus bimaculatus* (Orthoptera, Gryllidae), twice a week and were provided with water three times a week. Flies, *Calliphora vomitoria* (Diptera, Calliphoridae), were used as prey during experiments. All the prey had approximatively the half of the spider size.

Before experiments, spiders were weighed with scales (Sartorius Basic BA110S, ±0.1 mg), and we measured their total body length with an electronic digital calliper rule (±0.05 mm). Each spider was marked individually with a dot of paint (enamel paint, Revell, Germany) on the postero-dorsal part of abdomen.

2.2. Experiments

Experiments were carried out in 1996, 1997 and 1998. Spiders were introduced into clean wooden frames (50 × 50 × 10 cm) closed by two window panes at dark-light transition (t_0). The frame size was

wide enough to allow two spiders to build a web [17, 18]. Spiders were assigned randomly to four groups: one group in which there was only one spider per frame ('control' group, $N = 94$), one group in which we put one spider and four flies per frame ('prey' group, $N = 84$), one group with two spiders per frame ('spider' group, $N = 81$), and one group in which we put simultaneously two spiders and four flies per frame ('spider + prey' group, $N = 61$). Spiders and prey were introduced at the same time (t_0) into the frames, which were distributed randomly in the experimental room to avoid room heterogeneity effects.

Initially the same number of spiders was assigned to each group, but we excluded spiders that laid eggs during experiments or ate the prey or the conspecific before building their web, because it entailed modifications of the spider internal state, which could lead to changes in web-building behaviour [11,12,23]. Moreover, for the 'spider' and 'spider + prey' groups, we only took into account the pairs of spiders for which the two individuals could be kept for the analysis (cf. above). The spiders used for experiments were heavier and larger in 1997 than in 1996 and 1998, but there was no difference between the four groups (ANOVA, weight: $F_{3,460} = 0.18$; length: $F_{3,460} = 0.52$ NS).

2.3. Parameters

Observations started at t_0 and were done half-hourly during the first 24 h, but continuously when a spider was building a web. After the first 24 h, two observations were done at 48 h and 72 h. We noted the first construction of each spider, and recorded different parameters: latency to start building (from t_0 to the beginning of the construction), web building duration (from the first radii construction to the hub remodelling), and web characteristics (the diameter measured as the distance between the two most distant spirals of the orb, the number of radii, the number of spirals in the lowest sector of the web, and the distance between the innermost and outermost spirals in this sector). We calculated the mesh size as the ratio between the innermost–outermost spiral distance and the number of spirals in the lowest sector.

In the 'control' group, most of the parameters measured were correlated. As diameter and mesh size were considered as good indicators for respectively

web size and web structure, only these were kept for the analysis.

The distribution of the number of web building spiders was studied over time. We called 'anticipating spiders', the spiders of the experimental groups ('prey', 'spider' and 'spider + prey') that built a web before 18 h (after t_0), because most of the spiders of the 'control' group (65/66) built after this period.

In the 'spider' and 'spider + prey' groups, there were two spiders per frame which could decide to build a web, and when both spiders spun the timing of web construction differed; then we divided these groups into sub-groups: the 'first spiders' sub-group for spiders building first in a pair, and the 'second spiders' sub-group for spiders building in second. But when only one spider of a pair built a web, it was allocated to the 'first spiders' sub-group and the non-building spider to the 'second spiders' sub-group. When the two spiders of a pair did not build, we allocated randomly one of these spiders to each one of the two sub-groups 'first spiders' and 'second spiders'.

For data analysis, we combined the data of the three years (1996, 1997, 1998). We chose this method because our experiments were nicely balanced: we tested each year the same number of spiders for each one of the four groups, and the spiders of these groups did not differ. It means that the effect of year acted in the same way on each group; so the analysis by combined data was justified.

In the 'spider' and 'spider + prey' groups, the two spiders decided to build or not and when building. They constituted a 'first spiders' and a 'second spiders' sub-group. The spiders of these sub-groups were not randomised, since they were separated by the timing of web building, which depended on the spider itself; therefore, we could not compare the data of these sub-groups with those of the randomised single spider groups ('control' and 'prey'). To make this comparison, we split up the single spider groups into two sub-groups: 'first control' and 'second control', 'first prey' and 'second prey'; among the spiders of the 'control' and 'prey' groups, we drew pairs of spiders at random, and for each pair we assigned the spider building first (time after t_0) to the sub-group 'first control' or 'first prey', and the spider building in second to the sub-group 'second control' or 'second prey'. For each group, to avoid pairing bias, we repeated this procedure 20 times; thus we got 20 times a number of web

Table 1

Web building percentage in the different groups. The sub-groups randomly chosen (see Methods) within the 'control' and 'prey' groups are in italics. *P* is the statistical result of the Fisher's exact test from a comparison between each sub-group and the corresponding 'control' sub-group. All comparisons significant at $P < 0.005$ remained significant after the sequential Bonferroni test

Group Sub-group	Number of spiders	Percentage of web building	<i>P</i>
Control	94	68.7	
<i>First</i>	47	91.5	
<i>Second</i>	47	44.7	
Prey	84	90.5	0.0004
<i>First</i>	42	100.0	0.119
<i>Second</i>	42	80.9	0.0005
Spider	162	63.6	0.419
First spiders	81	87.6	0.571
Second spiders	81	39.5	0.582
Spider + prey	122	91.8	< 0.0001
First spiders	61	96.7	0.400
Second spiders	61	86.9	< 0.0001

building spiders. After that, we used the median of this number for comparisons.

We used pairwise Fisher's exact tests for testing comparisons between groups, and, to reduce the probability of incorrectly rejecting null hypothesis as a result of multiple tests, we applied the sequential Bonferroni test [24] to our experiments.

For web building parameters (web building duration and web characteristics), we used a two-way ANOVA design to examine simultaneously the effects of the presence of prey and conspecific. A significant interaction between prey and conspecific would indicate that the two factors interact in the 'spider + prey' group.

3. Results

3.1. Percentage of web building

At the end of experiments ($t = 72$ h), the percentage of spiders building a web differed significantly between the sub-groups (Chi-square test: $\chi^2_7 = 131.81$, $P < 0.001$) (Table 1).

The presence of prey stimulated web building. In the 'prey' group, a higher percentage of spiders built a web than in the 'control' group (90.5% vs 68.7%) (Table 1).

The presence of a conspecific did not affect web building. In the 'spider' group, the two sub-groups did

not differ from those of the 'control' group (87.6% vs 91.5% and 39.5% vs 44.7%; Table 1).

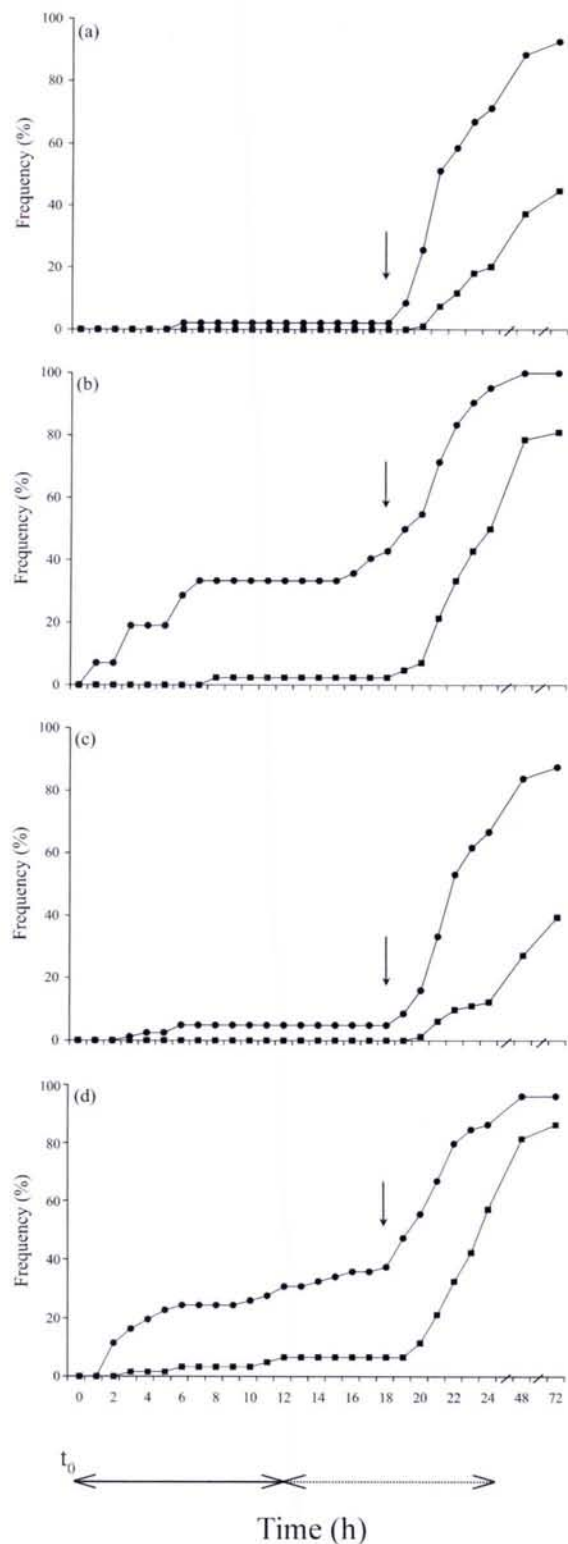
In the 'spider + prey' group, the 'first spiders' sub-group did not differ from the 'first control' sub-group (Table 1); however, despite this absence of a significant difference, building percentages (87.6% for the 'spider' group, 91.5% for the 'control' group, 96.7% for the 'spider + prey' group, and 100% for the 'prey' group) seemed to indicate an effect of prey.

For the 'second spiders' sub-group, a higher percentage of spiders built a web than in the 'second control' sub-group (Table 1). The web building percentage of the 'second spiders' sub-group of the 'spider + prey' group did not differ from that of the 'second prey' sub-group.

3.2. Distribution of web construction over time

To study the distribution of the number of web building spiders over time, we divided the observation period into three equal periods: 0–24 h, 24–48 h, and 48–72 h. The percentage of web building differed significantly between the sub-groups for each of the two first periods (Fig. 1) (Chi-square test, 0–24 h: $\chi^2_7 = 141.24$, $P < 0.001$; 24–48 h: $\chi^2_7 = 37.67$, $P < 0.001$). For the third period, statistical tests were not valid, because too many expected values were equal to zero, very few spiders built after 48 h.

In the 'prey' group, 22.6% of the spiders anticipated web construction and built before the spiders of the 'control' group (Fig. 1) (Fisher's exact test:



$P < 0.001$, Bonferroni corrected), and a higher percentage of spiders of this group than in the 'control' group built during the first period (Fisher's exact test, 0–24 h: $P < 0.001$; 24–48 h: NS; 48–72 h: NS, Bonferroni corrected). So the presence of prey stimulated web construction during the first 24 h, and some spiders anticipated web construction.

In the 'spider' group, only 4.9% of the spiders of the 'first spiders' sub-group and no spider of the 'second spiders' sub-group anticipated web construction and built before the spiders of their respective 'control' sub-group (Fig. 1) (Fisher's exact test: NS). Moreover, the percentage of web building spiders in the two sub-groups of the 'spider' group did not differ from the control for each period (Fig. 1) (Fisher's exact test: NS). So the presence of a conspecific did not affect web construction over time.

In the 'spider + prey' group, 37.7% of the spiders of the 'first spiders' sub-group anticipated web construction and built before the spiders of the 'first control' sub-group (Fig. 1) (Fisher's exact test: $P < 0.005$, Bonferroni corrected). The percentage of web building spiders between the 'first spiders' sub-group and the 'first control' sub-group did not differ for each period (Fig. 1) (Fisher's exact test: NS); however, despite this absence of a significant difference, building percentages for the first period (66.7% for the 'spider' group, 72.3% for the 'control' group, 86.9% for the 'spider + prey' group, and 92.9% for the 'prey' group) seemed to indicate an effect of prey.

For the 'second spiders' sub-group of the 'spider + prey' group, 6.6% of the spiders anticipated web construction and built before the spiders of the 'second control' sub-group (Fig. 1) (Fisher's exact test: NS), and a higher percentage of spiders built than in the 'second control' sub-group during the first period (Fig. 1) (Fisher's exact test, 0–24 h: $P < 0.005$; 24–

Fig. 1. Cumulative percentage of spiders building a web over the 72-h-period for the different groups: (a) 'control' group; (b) 'prey' group; (c) 'spider' group; (d) 'spider + prey' group. In (a) and (b), ● represents the 'first control' or the 'first prey' sub-group, and ■ the 'second control' or the 'second prey' sub-group. In (c) and (d), ● and ■ represent respectively the 'first spiders' and 'second spiders' of the couples of spiders. Inside each graph, the arrow indicates the percentage of spiders that built a web before 18 h, so that anticipated web construction. At the bottom of the figure, continuous and dotted lines indicate respectively when the light was on or off, and t_0 corresponds to the introduction of spiders into the frame.

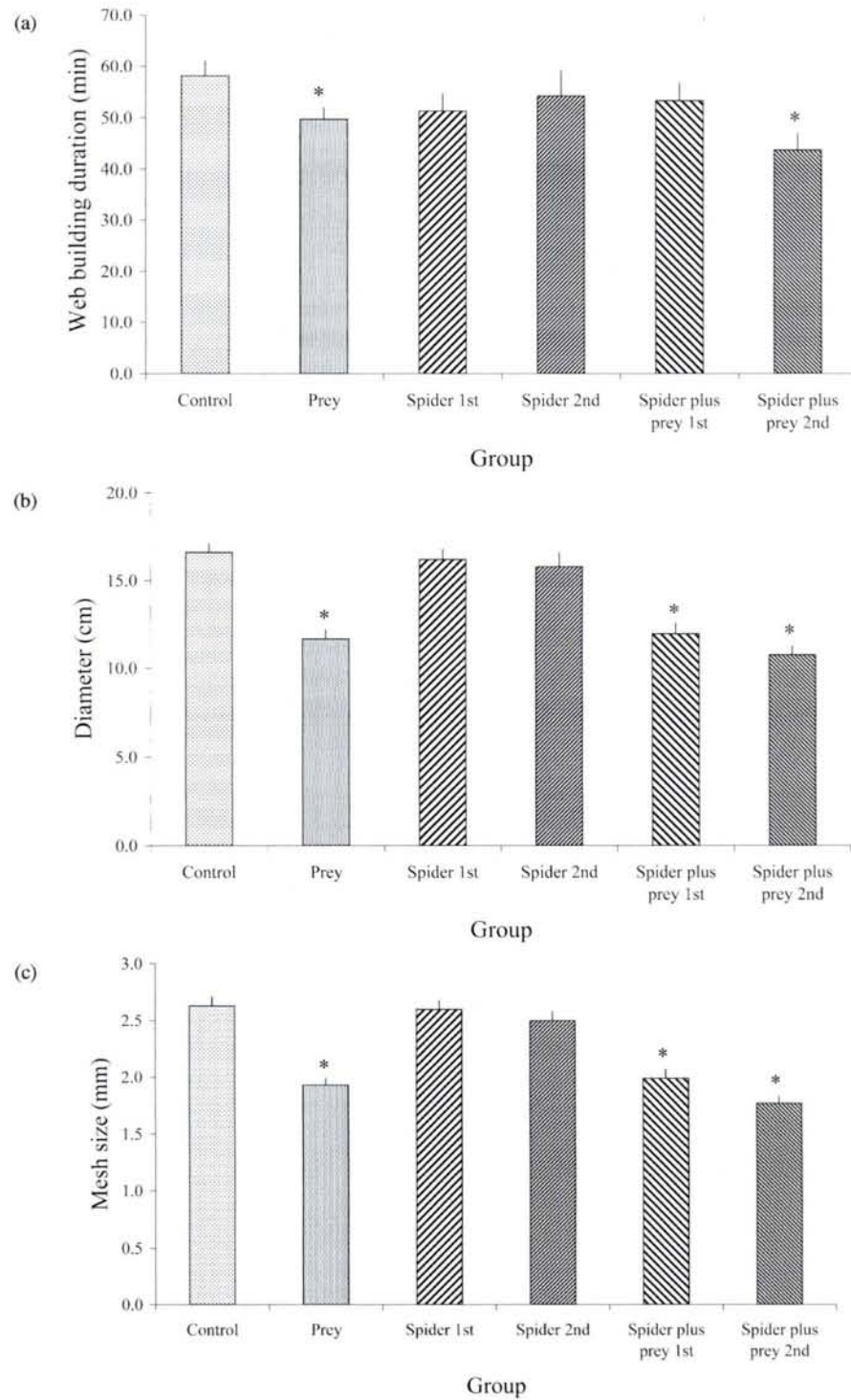


Fig. 2. Means (and Standard Error) of (a) web building duration, (b) web diameter, and (c) web mesh size, in the different groups. * When groups differed significantly from the 'control' group.

Table 2
Two-way ANOVA on the duration of web building and the characteristics of the webs

Treatment	Web building duration (min)		Diameter (cm)		Mesh size (mm)		
	<i>N</i>	$\bar{X} \pm \text{SE}$	<i>N</i>	$\bar{X} \pm \text{SE}$	<i>N</i>	$\bar{X} \pm \text{SE}$	
Presence of prey	134	49.6 $\pm$ 1.7	175	11.5 $\pm$ 0.3	172	1.9 $\pm$ 0.0	
Absence of prey	104	54.4 $\pm$ 2.0	163	16.3 $\pm$ 0.3	163	2.6 $\pm$ 0.0	
Presence of conspecific	143	50.6 $\pm$ 1.8	196	13.7 $\pm$ 0.4	194	2.2 $\pm$ 0.0	
Absence of conspecific	95	53.4 $\pm$ 1.8	142	14.0 $\pm$ 0.4	141	2.2 $\pm$ 0.1	
Treatment factor	Web building duration			Diameter		Mesh size	
	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Presence of prey	1	3.92	0.049	99.16	< 0.0001	115.95	< 0.0001
Presence of conspecific	1	1.37	0.243	0.67	0.413	0.57	0.452
Presence of prey $\times$ presence of conspecific	1	1.29	0.257	0.09	0.764	0.02	0.879

48 h: NS; 48–72 h: NS, Bonferroni corrected). The behaviour of the ‘second spiders’ of the ‘spider + prey’ group did not differ from that of the spiders of the ‘second prey’ sub-group.

3.3. Web building duration

The presence of prey led to a significant reduction of web building duration, whereas the presence of a conspecific had no effect on this parameter (Table 2; Fig. 2a). The interaction between these two factors was not significant (Table 2) indicating that there was no crossed effect, and that only prey affected web-building duration.

3.4. Web characteristics

The presence of prey led to a significant decrease of web diameter and mesh size, whereas the presence of a conspecific had no effect on these parameters (Table 2; Fig. 2b and c). The interaction between these two factors was not significant (Table 2). So only prey seemed to affect web size and web structure.

4. Discussion

Through this study, in spiders, it was the first time that one searched for a simultaneous effect of two environmental factors on web building behaviour.

In response to different environmental situations, *Z. x-notata* adapted its web building behaviour. The presence of prey stimulated web building, and spiders modified their web characteristics, building a smaller

web with a smaller mesh size, in a shorter time; moreover, some of them anticipated web construction. Once spiders perceived potential prey in their environment, they set up quickly a trap. On the other hand, in the presence of a conspecific, *Z. x-notata* did not modify its web building behaviour (web building decision, web building duration or web characteristics); this latter result differed from what was found in a previous study [17] where second spiders built a smaller web. This difference might be due to differences of the experiment design.

Our results showed that the spiders took into account the presence of prey in web building. However, even if we did not show any influence of the presence of a conspecific on its building behaviour, previous data on the influence of the conspecific [17,18] might lead us to think that *Z. x-notata* was able to take into account prey and conspecifics simultaneously and to adapt its behaviour.

The modifications of web building behaviour in the presence of prey suggest that spiders get information on their presence. This ability of spiders to detect prey in their environment before capture might be advantageous because they could assess prey abundance in an unknown patch [25] without a previous investment, and could decide to invest or not energy in web building. We showed that when spiders perceive prey in their environment they build rapidly a small web, which confirmed previous results [19]. This behaviour could have two consequences: first, building a smaller web might be less costly, but secondly, a smaller web has theoretically a lower probability to intercept prey [26]. This latter effect could be balanced

by the mesh size: the number of captured prey increasing as the mesh size decreases [27–29]. In our study, spiders built a smaller web with a smaller mesh size, so they could balance the negative effect of the web size reduction on the prey capture probability. But, for a given web size, a smaller mesh size is more costly because it needs a longer capture thread; thus, spiders in the presence of prey did not reduce their web investment, but they reduced the web building duration. As they also reduced the latency before building, in the presence of prey, *Z. x-notata* favoured the fact to be ready to capture prey.

In this work, we suggested that the presence of a conspecific had no effect on web building behaviour. In the frames, we observed interactions, sometimes aggressive, between the two spiders. This supports the idea that spiders might get information on the presence of the conspecific, but here the presence of a conspecific did not influence web building. In fact, the influence of conspecifics was demonstrated in natural conditions: *Z. x-notata* may live in aggregations of several individuals where each spider has its own web. In such aggregations, small and large webs alternate and contacts between webs exist through common threads [18]; this shows that, as for colonial spider species [30], constraints on space occupation exist, and web size may be limited by the presence of a neighbour. These data suggest that the influence of conspecifics on web building seems more complex than that of prey and depends probably more on local conditions.

Prey influenced the whole decisions of the web building behaviour of *Z. x-notata* (building or not, when, how long, which web) even in the presence of a conspecific. The short-term response displayed by spiders in the presence of prey (a quick trap construction) could be a functional explanation that a direct link exists between prey capture and food intake, and spiders could maximize the probability of prey capture when prey are present by setting up rapidly a trap.

In the natural populations of *Z. x-notata*, spiders usually have a web from which they can get information on their environment. But prey are not continuously present near web; so there might be quantitative or qualitative differences of information perceived by spiders between laboratory and field situations. Observations carried out under natural conditions confirmed this: web renewal usually takes place at the end of the night (4–7 h) and no spider anticipated, and, the char-

acteristics of rebuilt webs depend on the nature of interactions taking place during the day between spiders, their webs and potential prey (prey flight, impact or retention into webs, or capture by spiders) (personal observations) more than the direct presence of prey.

In the laboratory situation, *Z. x-notata* behaves in the presence of both factors simultaneously as if it takes into account only prey, ignoring the presence of conspecifics. Two interpretations might be put forward: first, in the presence of prey, *Z. x-notata* would not perceive conspecifics, which is unlikely since some contacts were observed between the spiders into frames; second, *Z. x-notata* would be aware of the presence of prey and conspecifics, but it would decide its response according to a hierarchical level, responding preferentially to prey. Thus, in the presence of prey, prey capture would be more essential than space management. In the field, the response to prey would not be as strong as in the laboratory because of a dilution of information with other environmental factors. The response to conspecifics would be a middle- or long-term response having an influence on the structuring of spider populations rather than web building. This could be parallel with what we know about colonial orb-weaving spiders where space competition and interactions between spiders determine the structure of the colony [30], and prey have a direct influence on web building.

Acknowledgements

We thank Prof. Fritz Vollrath and Dr Marie-Claude Bel for their helpful comments on an earlier draft of this manuscript. This work received financial support from the CNRS.

References

- [1] S.L. Lima, L.M. Dill, Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus, *Can. J. Zool.* 68 (1990) 619–640.
- [2] L.S. Rayor, G.W. Uetz, Trade-offs in foraging success and predation risk with spatial position in colonial spiders, *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27 (1990) 77–85.
- [3] L.S. Rayor, G.W. Uetz, Ontogenetic shifts within the selfish herd: predation risk and foraging trade-offs change with age in colonial web-building spiders, *Oecologia* 95 (1993) 1–8.

- [4] S. Palanichamy, Relation between food consumption, growth and egg production in the tropical spider *Cyrtophora cicatrosa* (Araneidae, Araneae) under experimental conditions of food abundance and ration, *Proc. Indian Acad. Sci. (Anim. Sci.)* 93 (1984) 599–615.
- [5] R.S. Fritz, D.H. Morse, Reproductive success and foraging of the crab spider *Misumena vatia*, *Oecologia* 65 (1985) 194–200.
- [6] F. Vollrath, Growth, foraging and reproductive success, in: W. Nentwig (Ed.), *Ecophysiology of Spiders*, Springer-Verlag, Berlin, 1987, pp. 357–370.
- [7] P.N. Witt, R. Baum, Changes in orb webs of spiders during growth (*Araneus diadematus* Clerck and *Neoscona vertebrata* McCook), *Behaviour* 16 (1960) 309–318.
- [8] J. Benforado, K.H. Kistler, Growth of the orb weaver, *Araneus diadematus*, and correlation with web measurements, *Psyche* 80 (1973) 90–100.
- [9] F. Vollrath, Altered geometry of webs in spiders with regenerated legs, *Nature* 328 (1987) 247–248.
- [10] W.G. Eberhard, Behavioral flexibility in orb web construction: effects of supplies in different silk glands and spider size and weight, *J. Arachnol.* 16 (1988) 295–302.
- [11] L.E. Higgins, Variation in foraging investment during the intermolt interval and before egg-laying in the spider *Nephila clavipes* (Araneae: Araneidae), *J. Insect Behav.* 3 (1990) 773–783.
- [12] P.M. Sherman, The orb-web: an energetic and behavioural estimator of a spider's dynamic foraging and reproductive strategies, *Anim. Behav.* 48 (1994) 19–34.
- [13] S. Venner, A. Pasquet, R. Leborgne, Web-building behaviour in the orb-weaving spider *Zygiella x-notata*: influence of experience, *Anim. Behav.* 59 (2000) 603–611.
- [14] C.S. Hieber, Orb-web orientation and modification by the spiders *Araneus diadematus* and *Araneus gemmoides* (Araneae: Araneidae) in response to wind and light, *Z. Tierpsychol.* 65 (1984) 250–260.
- [15] W.G. Eberhard, Effects of gravity on temporary spiral construction by *Leucauge mariana* (Araneae: Araneidae), *J. Ethol.* 5 (1987) 29–36.
- [16] R.G. Gillespie, The role of prey availability in aggregative behaviour of the orb weaving spider *Tetragnatha elongata*, *Anim. Behav.* 35 (1987) 675–681.
- [17] P. Kremer, R. Leborgne, A. Pasquet, B. Krafft, Interactions entre femelles de *Zygiella x-notata* (Clerck) (Araneae, Araneidae) : influence sur la taille des toiles, *Biol. Behav.* 12 (1987) 93–99.
- [18] R. Leborgne, A. Pasquet, Influences of aggregative behaviour on space occupation in the spider *Zygiella x-notata* (Clerck), *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20 (1987) 203–208.
- [19] A. Pasquet, A. Ridwan, R. Leborgne, Presence of potential prey affects web building in an orb-weaving spider *Zygiella x-notata*, *Anim. Behav.* 47 (1994) 477–480.
- [20] C.P. Sandoval, Plasticity in web design in the spider *Parawixia bistriata*: a response to variable prey type, *Funct. Ecol.* 8 (1994) 701–707.
- [21] F. Vollrath, M. Downes, S. Krackow, Design variability in web geometry of an orb-weaving spider, *Physiol. Behav.* 62 (1997) 735–743.
- [22] R. Ramousse, L. Le Guelte, Stratégies de construction de la toile chez deux espèces d'araignées (*Araneus diadematus* et *Zygiella x-notata*), *Rev. Arachnol.* 5 (1984) 255–265.
- [23] L.E. Higgins, R.E. Buskirk, A trap-building predator exhibits different tactics for different aspects of foraging behaviour, *Anim. Behav.* 44 (1992) 485–499.
- [24] W.R. Rice, Analyzing tables of statistical tests, *Evolution* 43 (1989) 223–225.
- [25] M.H. Persons, G.W. Uetz, Presampling sensory information and prey density assessment by wolf spiders (Araneae, Lycosidae), *Behav. Ecol.* 9 (1998) 360–366.
- [26] W.G. Eberhard, Function and phylogeny of spider webs, *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21 (1990) 341–372.
- [27] P. Chacón, W.G. Eberhard, Factors affecting numbers and kinds of prey caught in artificial spider webs, with considerations of how orb webs trap prey, *Bull. Br. Arachnol. Soc.* 5 (1980) 29–38.
- [28] W. Nentwig, The non-filter function of orb webs in spiders, *Oecologia* 58 (1983) 418–420.
- [29] A. Ap Rhisiart, F. Vollrath, Design features of the orb web of the spider, *Araneus diadematus*, *Behav. Ecol.* 5 (1994) 280–287.
- [30] L.S. Rayor, G.W. Uetz, Age-related sequential web building in the colonial spider *Metepeira incrassata* (Araneidae): an adaptive spacing strategy, *Anim. Behav.* 59 (2000) 1251–1259.

Les animaux devraient au cours de leur vie adapter leurs stratégies afin de maximiser leur fitness. Ils devraient ainsi tenir compte dans leurs choix comportementaux des variations de leur environnement. De nombreux travaux ont montré qu'ils tiennent compte de tel ou tel facteur du milieu pris isolément; or ils vivent dans un environnement complexe multifactoriel, et peu de données existent sur leur capacité à intégrer simultanément plusieurs informations.

Nous abordons cette question chez une Araignée orbitèle, *Zygiella x-notata*, en prenant comme objet d'étude le comportement de construction de la toile. Nos suivis de populations naturelles montrent que, pour construire leur piège, les Araignées tiennent compte des proies et des congénères situés à proximité. Au laboratoire, confrontées simultanément à la présence de proies et d'un congénère, elles présentent une réponse comportementale identique à celle émise avec les proies seules. L'étude des informations sensorielles prises en compte montre que ce résultat n'est pas dû à une non-perception du congénère.

Les décisions des Araignées pourraient donc résulter soit d'un traitement hiérarchique des informations perçues simultanément soit de la capacité limitée à ne pouvoir prendre en compte qu'un seul facteur à la fois.

Web-building management in an orb-weaving spider, *Zygiella x-notata*: perception and use of environmental information

During their life, animals may adapt their strategies to maximise their fitness. They have to make choices, and their behaviour should take into account environmental variations.

In many works, it has been showed that animals take into account one environmental variable; but they live in complex environments, and have to integrate simultaneously several information. Until now, there are very few data on that. We tackled this problem in an orb-weaving spider, *Zygiella x-notata*.

Observations on natural populations of spiders showed they adapted their web building behaviour to prey and the presence of neighbours. In the laboratory, when spiders were put simultaneously in the presence of prey and conspecifics, they exhibited a web building behaviour similar to that they showed when they were in the presence of prey only. Complementary tests showed that, in this situation, spiders perceived prey and conspecifics.

These results could be explained in two ways: 1) in the multi-variable environment, spiders could organize information into a hierarchy, and choose prey, or 2) when they receive simultaneously several information, they have not the cognitive abilities to treat them.

Ecole Doctorale : Biologie - Santé - Environnement
Département de Formation Doctorale : Neurosciences

Mots clés : utilisation d'informations, informations multiples, prise de décision, réponse comportementale, prédation, construction de la toile, facteurs biotiques

Expression et Evolution des Comportements
U.F.R. S.T.B., Université Henri Poincaré - Nancy I
B.P. 239
54506 Vandoeuvre-Les-Nancy