

L'importance des interactions dans une population de l'araignée *Lepthyphantes flavipes* (Blackwall) (Araneida: Linyphiidae)

JACQUES LECLERC

Station biologique de Foljuif, École normale supérieure, rue du Château, 77140 Saint-Pierre-les-Nemours, France

ET

PATRICK BLANDIN

Laboratoire d'écologie générale, Muséum national d'histoire naturelle, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy, France

Reçu le 10 octobre 1990

LECLERC J., et BLANDIN, P. 1991. L'importance des interactions dans une population de l'araignée *Lepthyphantes flavipes* (Blackwall) (Araneida: Linyphiidae). *Can. J. Zool.* **69** : 2246–2249.

L'importance des interactions entre araignées d'une population de *Lepthyphantes flavipes* (Blackwall) que l'on trouve à la surface d'une litière de forêt décidue est évaluée à l'aide de trois hypothèses: (i) H_0 , les interactions, notamment la compétition d'interférence pour les sites de toile, jouent un rôle mineur dans l'organisation de la population; (ii) H_1 , les araignées tendent à réutiliser la soie des toiles abandonnées; (iii) H_2 , les araignées dominantes tendent à déplacer les araignées subordonnées résidentes de leur site de toile. Comme l'établissement d'une nouvelle toile demande beaucoup d'énergie chez le *Lepthyphantes*, H_1 et H_2 permettent des économies substantielles lorsqu'une araignée doit changer de site de toile. Ces hypothèses sont testées par une expérience de terrain avec des anneaux de plastique qui, placés sur la litière, font office de sites de toile artificiels. Les résultats confirment, dans une large mesure, l'hypothèse H_0 . L'hypothèse H_1 semble vérifiée pour les araignées de petite taille mais nécessite une exploration plus approfondie à l'aide de nouvelles expériences. L'hypothèse H_2 est rejetée.

LECLERC J., and BLANDIN, P. 1991. L'importance des interactions dans une population de l'araignée *Lepthyphantes flavipes* (Blackwall) (Araneida: Linyphiidae). *Can. J. Zool.* **69**: 2246–2249.

The significance of interactions between spiders was evaluated in a population of *Lepthyphantes flavipes* (Blackwall) that occurs on a deciduous forest litter. Three hypotheses are presented: (i) H_0 , interactions, mainly interference competition for web sites, are not important in structuring the population; (ii) H_1 , spiders tend to use silk from deserted webs; (iii) H_2 , dominant spiders tend to displace resident subordinate spiders from their web sites. Because spinning a new web is costly in *Lepthyphantes*, substantial gain may be obtained when moving to a new web site under hypotheses H_1 and H_2 . These hypotheses were tested in a field experiment by means of plastic rings introduced on litter as web sites. Results confirm hypothesis H_0 . Hypothesis H_1 is not rejected for small-sized spiders and needs to be explored through more field experiments. Hypothesis H_2 is rejected.

Introduction

Dans une étude précédente (Leclerc 1990), nous avons montré qu'une population de l'araignée *Lepthyphantes flavipes* (Blackwall, 1854) n'était pas limitée par le nombre de sites de toile disponibles à la surface d'une litière de forêt décidue. *Lepthyphantes flavipes* n'occupait et effet que de 5 à 10% des sites favorables à la construction des toiles; en d'autres termes, l'habitat était faiblement saturé. De plus, cette espèce changeait peu souvent de site de toile comme en témoignait la fidélité médiane au site (durée pendant laquelle 50% des individus n'utilisent qu'un seul site de toile). En effet, on a observé une fidélité médiane au site de 3,6 jours en été, alors que les araignées à toile pourraient théoriquement changer de site chaque jour, selon Caraco et Gillespie (1986). En revanche, à l'automne, la fidélité médiane au site n'était plus que de 2,0 jours. L'augmentation des perturbations physiques (chute des feuilles) provoquant la destruction des toiles pourrait être la principale cause de cette diminution.

Une fois à la recherche d'un nouveau site de toile, les araignées semblent suivre un parcours aléatoire (Riechert et Luczak 1982) et sont alors soumises à un risque de prédation accru (Vollrath 1985, 1987). La sélection du nouveau site de toile dépend de facteurs tels que l'espace disponible pour tisser la toile, la présence de points d'ancrage et les conditions microclimatiques (Riechert et Luczak 1982). Enfin, chez le genre *Lepthyphantes*, la construction de la nouvelle toile nécessite sans doute une dépense énergétique élevée allant jusqu'à huit fois le métabolisme standard, selon les résultats de

Ford (1977) obtenus sur le *L. zimmermanni*, espèce voisine du *L. flavipes*; ceci devrait fortement limiter les déplacements.

Dans ces conditions, quelle est l'importance des interactions entre araignées lors des changements de site de toile chez le *L. flavipes*? En tenant compte de la faible saturation de l'habitat, l'hypothèse la plus vraisemblable (H_0) est que les interactions ont un rôle mineur et qu'en conséquence, le changement de site de toile est essentiellement un comportement individuel et non interactif. Mais deux hypothèses alternatives faisant appel à une sélection des sites peuvent être formulées au vu du coût élevé du tissage d'une nouvelle toile: H_1 , les araignées tendent à réutiliser la soie des toiles abandonnées comme l'a montré, entre autres, Gillespie (1987) chez une autre espèce d'araignée; H_2 , les araignées tendent à déplacer leurs congénères des sites de toile. Un tel comportement agonistique ne serait profitable qu'aux araignées dominantes, lesquelles ont toutes les chances de déplacer des araignées résidentes sans risque de subir une attaque de ces dernières. Dans le cas des araignées comme dans beaucoup d'autres, la dominance est fortement liée à la taille des adversaires (Riechert 1978). L'hypothèse H_2 peut alors être reformulée en disant que les grosses araignées déplacent compétitivement les petites des sites de toile que ces dernières occupent.

Nous avons mené une expérience de terrain pour tester quelques aspects de ces hypothèses. L'expérience utilisait, comme sites de toile artificiels, des anneaux de plastique placés sur la litière. Elle consistait à dénombrer les départs ainsi que les arrivées et à noter, quand cela était possible, la classe de

taille des araignées qui occupaient des anneaux dont l'état initial (présence d'une araignée grosse ou petite, présence d'une toile sans araignée ou anneau sans toile) était connu. Les prédictions des différentes hypothèses ont ensuite été testées avec cet ensemble de données.

Matériel et méthodes

Lieu d'étude

L'expérience a été menée à la Station biologique de Foljuif, à 80 km au sud de Paris, dans un bois mixte de charme *Carpinus betulus* et de chêne *Quercus petraea* (Blandin *et al.* 1980). Deux placettes de litière semblables (4 m sur 4 m), à dominante de charme, sans végétation arbustive et situées à une distance d'environ 10 m l'une de l'autre ont été délimitées. L'expérience s'y est déroulée une première fois du 27 au 29 juillet 1988 sous un régime de faible perturbation physique (beau temps) et a été répétée du 26 au 28 octobre de la même année sous un régime de forte perturbation (chute automnale des feuilles et précipitations).

Sites de toile expérimentaux (anneaux)

Les araignées prélevées sur le terrain à l'aide d'un aspirateur à bouche étaient amenées au laboratoire et mises individuellement dans des anneaux de plastique rigide et opaque (hauteur, environ 35 mm; diamètre, 50 mm), fermés au moyen d'un couvercle transparent de boîte de Petri. Le matin suivant, plus de 95% des anneaux étaient garnis d'une toile complète avec l'araignée en position d'attente de proie (l'introduction d'un diptère de taille appropriée provoquait alors l'attaque et éventuellement la capture). Les anneaux étaient ensuite apportés sur le terrain et placés sur la litière, puis les couvercles étaient enlevés. Ces anneaux ou sites de toile expérimentaux pouvaient avoir trois états initiaux: (i) araignée (A), l'anneau contient une araignée sur sa toile; (ii) toile (T), l'anneau contient une toile mais l'araignée a été délicatement enlevée à l'aide d'un pinceau; (iii) vide (V), l'anneau est vide, sans toile ni araignée.

Plan d'expérience

Les araignées étaient divisées en deux classes de taille: petites (P) et grandes (G). La classe P était constituée des petits immatures, la classe G principalement de femelles adultes et de mâles et femelles subadultes. Cette classification s'était avérée satisfaisante en juillet parce que le contraste entre les groupes P et G était suffisant. En revanche, cette classification fut impossible à appliquer en octobre parce que la taille des deux groupes était trop peu différenciée. Ainsi l'analyse de l'effet de la taille (et de la dominance associée) ne concerne que le mois de juillet.

Dans chacune des placettes expérimentales préalablement établies (dénommées 1 et 2), nous avons localisé deux quadrats indépendants de 1 m², le premier recevant de petites araignées (quadrat P) et le second de grandes araignées (quadrat G). Ainsi quatre quadrats étaient formés en combinant l'effet de placette et l'effet de taille des araignées: P-1, P-2, G-1 et G-2. Les quatre quadrats ont reçu chacun 30 anneaux: 10 A, 10 T et 10 V. Le placement des 30 anneaux a été réalisé après division du quadrat en 100 carrés de 10 cm sur 10 cm et tirage au sort des positions. Les anneaux étaient laissés 48 h sur le terrain puis relevés en notant l'état d'occupation finale de chacun (sans araignée ou avec araignée P ou G en juillet; sans ou avec araignée en octobre).

Résultats

Validité de l'approche expérimentale

Nous disposons d'une relation établie indépendamment (Leclerc 1990) pour décrire la fidélité au site au cours des mêmes jours que ceux de la présente expérience; celle-ci est exprimée, au jour *j*, par la proportion des araignées restées sur leur toile initiale. Du 26 au 29 juillet, nous avons obtenu

$$\ln(\text{proportion}) = -0,04 - (0,18 \times \text{nombre de jours}) \\ (R^2 = 0,98)$$

TABLEAU 1. Nombre de départs d'araignées des anneaux A dans les quatre quadrats définis par la taille (P ou G) des araignées initialement introduites et par la placette de litière (1 ou 2)

Placette	Quadrat	Saison		Total
		Juillet	Octobre	
1	G-1	5	5	10
2	G-2	2	6	8
1	P-1	2	5	7
2	P-2	2	5	7
Total		11	21	32

TABLEAU 2. Nombre d'arrivées d'araignées des anneaux T (initialement inoccupés mais garnis d'une toile) et dans les anneaux V (initialement sans toile)

Placette	Quadrat	Saison		Total
		Juillet	Octobre	
Anneau T				
1	G-1	2	2	4
2	G-2	2	3	5
1	P-1	6	4	10
2	P-2	3	5	8
Total		13	14	27
Anneau V				
1	G-1	3	1	4
2	G-2	3	4	7
1	P-1	2	3	5
2	P-2	3	6	9
Total		11	14	25

Cela permet de calculer que 23% des araignées devraient avoir quitté les anneaux A après 2 jours, ce qui représente 2,3 départs par quadrat. Du 28 octobre au 6 novembre, l'équation de fidélité au site est

$$\ln(\text{proportion}) = -0,21 - (0,24 \times \text{nombre de jours}) \\ (R^2 = 0,93)$$

L'estimation après 2 jours, en octobre, est ainsi de 5,0 départs par quadrat ou 50%.

Les résultats obtenus (tableau 1) montrent qu'en juillet il y a eu $2,8 \pm 1,5$ départs, ce qui n'est pas significativement différent de la valeur attendue de 2,3 (test du *t* de Student; $t = 0,6$; $P = 0,3$). De même, en octobre, $5,3 \pm 0,5$ départs ont été enregistrés, ce qui correspond à la valeur attendue de 5,0 (test du *t*; $t = 1,0$; $P = 0,2$). La concordance entre valeurs attendues et valeurs observées permet de conclure à la validité de l'approche expérimentale.

Utilisation des toiles inoccupées

Selon l'hypothèse H_1 , le *L. flavipes* a pour stratégie de réutiliser la soie des toiles inoccupées. Ainsi les anneaux T devraient être davantage sélectionnés que les anneaux V. Or ce n'est pas le cas si l'on considère les données de juillet et d'octobre sans tenir compte de la taille des araignées (tableau 2). En effet, il n'y a pas de différence significative entre les deux groupes (test du *t* par paires; $t = 0,17$; $P = 0,87$). D'autre part les quadrats P, où de petits individus ont été

TABLEAU 3. Proportion du nombre d'araignées P sur le nombre total d'araignées présentes à la fin de l'expérience dans les quadrats G et du nombre d'araignées G sur le nombre total d'araignées présentes à la fin de l'expérience dans les quadrats P

Placette	Quadrat	Occupation			Total
		A	T	V	
Proportion P/(P + G)					
1	G-1	0/5	2/2	1/3	3/10
2	G-2	0/8	2/2	1/3	3/13
Total		0/13	4/4	2/6	6/23
Proportion G/(P + G)					
1	P-1	3/10	4/7	1/2	8/19
2	P-2	1/9	0/3	0/4	1/15
Total		4/19	4/10	1/6	9/35
Total		4/32	8/14	3/12	15/58

TABLEAU 4. Analyse de variance du taux d'invasion en fonction de la placette de litière (covariable), de la taille des occupants initiaux (P ou G) et de l'occupation initiale des anneaux (A, T ou V)

Source de variation	Degrés de liberté	F	Probabilité
Covariable placette	1	3,82	0,11
Effets principaux	3	6,90	0,03
Occupation	2	8,68	0,023
Taille	1	3,35	0,13
Interactions			
occupation-taille	2	6,40	0,04

introduits, sont associés à un plus grand nombre d'arrivées que les quadrats G (test du t ; $t = 2,39$; $P > 0,05$).

Probabilité de rencontre

En postulant que la probabilité de trouver un anneau est égale à la probabilité de trouver un site de toile naturel, le taux d'arrivée des araignées dans les anneaux T et V (tableau 2) permet alors une estimation du taux de rencontre entre les araignées à la recherche d'un site de toile et les araignées en toile. Ces résultats rapportés à une base journalière donnent une probabilité de rencontre de $0,17 \pm 0,09$ ($n = 8$). Par ailleurs, des densités de sites de toile de l'ordre de 100 et 200/m² ont été trouvées en juillet et octobre, respectivement (Leclerc 1990). Dans ces conditions, les 20 anneaux vides disposés sur 1 m² augmentent le nombre de sites de 10 à 20%, ce qui crée un biais de même ordre dans l'estimation de la probabilité de rencontre.

Effet de la taille des araignées

Au mois de juillet, lors du relevé des anneaux des quadrats P, le nombre d'araignées présentes appartenant au groupe G a été noté, ce qui a permis de calculer la proportion G/(P+G). Dans le cas des anneaux A initialement occupés par des araignées P, G/(P + G) est alors assimilé à un taux de déplacement compétitif des araignées P par les araignées G. De manière symétrique, la proportion P/(P + G) a été calculée dans les anneaux des quadrats G et a donné, pour les anneaux

A, le taux de déplacement des araignées G par les araignées P. Les résultats sont réunis au tableau 3. Il est à noter que ces valeurs tiennent compte du fait que quelques anneaux étaient envahis par deux araignées, contrairement aux valeurs d'arrivée et de départ présentées précédemment (tableaux 1 et 2).

L'analyse de variance de ces résultats (tableau 4) met d'abord en évidence un effet de placette de litière presque significatif ($P = 0,11$). Il faut donc envisager d'augmenter le nombre de répliques dans les expériences futures. On note ensuite une forte interaction ($P < 0,05$) entre la taille des occupants initiaux (P ou G) et le type d'occupation initiale (A, T ou V), ce qui traduit l'interdépendance des deux facteurs étudiés et interdit du même coup leur étude séparée. En quelques mots, le comportement des grandes araignées est différent du comportement des petites (tableau 3). Les grandes araignées semblent déplacer les petites des anneaux A que ces dernières occupent, mais pas de manière sélective puisqu'il n'y a pas de différences significatives entre les proportions dans les anneaux A, T ou V. Par contre, les petites araignées ne déplacent pas les grandes des anneaux A que ces dernières occupent mais semblent s'installer préférentiellement dans les anneaux T (toiles inoccupées). Enfin, dans le cas des anneaux V, petites et grandes araignées s'y placent dans des proportions très semblables.

Discussion

L'introduction d'anneaux de plastique faisant office de supports pour les toiles du *L. flavipes* constitue-t-elle une expérience de terrain valable? Les observations en laboratoire révèlent que les araignées s'accommodent très bien des anneaux pour y construire des toiles fonctionnelles. D'après les observations sur le terrain, il semble en première estimation tout à fait qualitative que le taux de capture de proies dans les anneaux ne soit pas différent de celui sur les toiles naturelles voisines: dans les deux cas, ce taux paraît notablement faible. Puisque le nombre de départs des anneaux a correctement été prédit par des relations indépendantes, il est raisonnable d'accepter la validité de principe de cette manipulation.

L'expérience a été menée pendant 48 h et comprenait deux nuits complètes. Cette durée représente une fraction importante de la fidélité médiane au site de toile du *L. flavipes*. Nous ne supposons pas atteint, pour cette durée, un point d'équilibre où les arrivées et les départs se stabiliseraient, à supposer qu'un tel point existe. Au contraire, une période de temps de 2-3 jours permet de détecter la dynamique à court terme des mouvements d'araignées sous la contrainte de conditions initiales connues. Faire durer une telle expérience plus longtemps que la fidélité médiane au site équivaut à ne pas tenir compte des conditions initiales et ne présente donc que peu d'intérêt dans le cadre méthodologique actuel.

Examinons les hypothèses alternatives (H_1 et H_2) faisant appel à un processus de sélection des sites. L'hypothèse H_1 est que le *L. flavipes* utilise de préférence la soie des toiles abandonnées. Si l'on se réfère au tableau 3, cela semble bien être le cas en juillet pour les araignées immatures (groupe P), mais pas pour les araignées plus grandes (groupe G). Il serait intéressant de savoir si l'utilisation de toiles déjà construites est un phénomène répandu chez les Linyphiidae. Les résultats de Toft (1987) le suggèrent, puisqu'ils montrent que des individus d'une espèce de *Linyphia* peuvent utiliser les toiles construites par ceux d'une autre espèce du même genre. Une telle stratégie permettrait de réduire considérablement le coût associé au changement de site de toile (Ford 1977). Gillespie (1987) a

montré que l'utilisation de la soie déjà en place permettait de réduire la taille des toiles et la compétition pour les sites de toile chez le *Tetragnatha elongata* (Tetragnathidae). Il est cependant nécessaire d'étayer cette hypothèse par des expériences plus spécifiques dans le cas du *L. flavipes*.

L'hypothèse H_2 veut que les araignées dominantes sélectionnent les sites déjà occupés par des conspécifiques. Un tel mécanisme permettrait également d'économiser la soie. De plus, si les araignées séjournent plus longtemps dans les sites les plus productifs, la présence d'une araignée est alors indicatrice d'un site probablement productif. Cependant, les résultats obtenus vont à l'encontre de l'hypothèse H_2 comme le montre le tableau 3. Il est vrai que les araignées G déplacent les araignées P, mais cela ne se traduit pas par une plus grande invasion des anneaux A que des anneaux T et V.

Les résultats obtenus appuient dans une large mesure l'hypothèse H_0 selon laquelle les interactions ont un rôle mineur dans l'organisation de la population d'araignées à l'étude. Cette conclusion est basée sur la faible probabilité de rencontre (de l'ordre de 0,2) entre une araignée à la recherche d'un site et une araignée sur sa toile et sur le fait qu'il n'y a pas sélection des sites déjà occupés. Dans ces conditions, il faut qu'il existe d'autres mécanismes pour expliquer les mouvements du *L. flavipes*. Riechert et Luczak (1982) ont indiqué que ces mécanismes sont nombreux: changement des conditions thermiques, passage d'animaux, vent et pluie. Nos observations (Leclerc 1990) suggèrent qu'effectivement les perturbations physiques, y compris les chutes de feuilles à l'automne, pourraient jouer un rôle important. Il faudrait également prendre en compte les mouvements à l'échelle de la communauté d'araignées toute entière, car ils sont nombreux en forêt tempérée (Turnbull 1960); à cette échelle, les interactions susceptibles de provoquer des déplacements pourraient être assez fréquentes. Une autre cause de changement de site de toile est sans doute l'optimisation de la capture des proies, par la recherche de sites favorables (Turnbull 1964, 1966; Riechert et Luczak 1982; Caraco et Gillespie 1986). Il reste à intégrer ces éléments dans un modèle global qui pourrait servir de base pour mieux comprendre l'écologie du *L. flavipes*, en particulier, et des linyphiides de litière en général.

Remerciements

Cette étude a été possible grâce à bourse accordée à J. Leclerc par le Fonds pour la formation de chercheurs et l'aide

à la recherche, gouvernement du Québec. Nous remercions les techniciens de la Station biologique de Foljuif: Madame A. M. Raulo, pour son assistance sur le terrain, et Monsieur J.-C. Loyau, pour son aide technique.

- BLANDIN, P., ABBADIE, L., COURAULT, S., GARAY, I., et GEOFFROY, J. J. 1980. Étude d'un écosystème forestier mixte. I. Climat, structure de la végétation et retombées de litière. *Rev. Écol. Biol. Sol.*, **17**: 181-198.
- CARACO, T., et GILLESPIE, R. G. 1986. Risk-sensitivity: foraging mode in an ambush predator. *Ecology*, **67**: 1180-1185.
- FORD, J. F. 1977. Energy costs of the predation strategy of the web-spinner spider *Lepthyphantes zimmermanni* Bertkau (Linyphiidae). *Oecologia* (Berlin), **28**: 341-349.
- GILLESPIE, R. G. 1987. The role of prey availability in aggregative behavior of the orb weaving spider *Tetragnatha elongata*. *Anim. Behav.* **35**: 675-682.
- LECLERC, J. 1990. Organisation spatiale d'un assemblage d'araignées et stratégies d'exploitation des ressources: approche expérimentale et modélisation. Thèse de doctorat, Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- RIECHERT, S. E. 1978. Energy-based territoriality in populations of the desert spider *Agelenopsis aperta* (Gertsch). *Symp. Zool. Soc. London*, **42**: 211-222.
- RIECHERT, S. E., et LUCZAK, J. 1982. Spider foraging: behavioral responses to prey. *Dans* Spider communication: mechanisms and ecological significance. *Éditeurs*: P. N. Witt et J. S. Rovner. Princeton University Press, Princeton, NJ. pp. 353-385.
- TOFT, S. 1987. Microhabitat identity of two species of sheet-web spiders: field experimental demonstration. *Oecologia* (Berlin), **72**: 216-220.
- TURNBULL, A. L. 1960. The spider population of a stand of oak (*Quercus robur* L.) in Wytham Wood, Berks., England. *Can. Entomol.* **92**: 110-124.
- 1964. The search for prey by a web-building spider *Achaearanea tepidariorum* (C. L. Koch) (Araneae, Theridiidae). *Can. Entomol.* **96**: 568-579.
- 1966. A population of spiders and their potential prey in an overgrazed pasture in eastern Ontario. *Can. J. Zool.* **44**: 557-583.
- VOLLRATH, F. 1985. Web spider's dilemma: a risky move or site dependent growth. *Oecologia* (Berlin), **67**: 69-72.
- 1987. Growth, foraging and reproductive success. *Dans* Ecophysiology of spiders. *Éditeur*: W. Nentwig. Springer-Verlag, Berlin. pp. 357-370.