Université Fédérale
Toulouse Midi-Pyrénées

THÈSE

En vue de l'obtention du
DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par l'Université Toulouse 3 - Paul Sabatier

Présentée et soutenue par

Violette CHIARA

Le 9 décembre 2019

Ontogenèse et socialité chez les araignées

Ecole doctorale : **SEVAB - Sciences Ecologiques, Vétérinaires, Agronomiques et Bioingenieries**

Spécialité : **Ecologie, biodiversité et évolution**

Unité de recherche :
CRCA - Centre de Recherches sur la Cognition Animale

Thèse dirigée par
Raphaël JEANSON

Jury

M. François-Xavier Dechaume-Moncharmont, Rapporteur
Mme Marlène Goubault, Rapporteure
Mme Marie Trabalon, Examinatrice
M. Jean-Marc Devaud, Examinateur
M. Joël Meunier, Examinateur
M. Raphaël Jeanson, Directeur de thèse

REMERCIEMENTS

Je tiens en premier lieu à remercier mon directeur de thèse, Raphaël Jeanson, qui m'a encadrée tout au long de ces trois années. Je souhaite lui signifier toute ma gratitude pour sa patience, sa disponibilité permanente et son soutien indéfectible. Grâce à lui, j'ai appris énormément et je suis heureuse d'avoir pu travailler à ses côtés.

Je souhaiterais également remercier Marie Trabalon. C'est grâce à elle que j'ai découvert à quel point les araignées pouvaient être fascinantes et que je me suis passionnée pour ce modèle. Je la remercie aussi pour son soutien et sa gentillesse lors de mes deux stages de Master mais également tout au long de ma thèse.

Je remercie les autres membres du jury François-Xavier Dechaume-Moncharmont, Jean-Marc Devaud, Marlène Goubault et Joël Meunier qui m'ont fait l'honneur d'accepter de donner de leur temps pour juger mon travail.

Je remercie Claire Rampon et Martin Guirfa pour m'avoir accueillie au CRCA ; merci aussi à l'école doctorale SEVAB d'avoir soutenu ce projet.

Mes remerciements vont également à Jean-Louis Deneubourg pour l'accueil chaleureux dans son laboratoire et pour les échanges que nous avons eus et qui m'ont apporté beaucoup. Je remercie les nombreuses personnes qui m'ont aidée dans la réalisation de ce projet, et tout particulièrement Felipe Ramon Portugual qui m'a initiée à la GC-MS.

Je tiens à remercier Gérard Latil et Patrick Arrufat pour leur aide au quotidien et leur bonne humeur.

Je remercie tous les membres du CRCA et en particulier l'équipe IVEP pour leur aide, leurs conseils et leur soutien, sans oublier les anciens doctorants et post-docs.

Je tiens à remercier Louis et Pierre, deux étudiants que j'ai eu la chance d'encadrer au cours de cette thèse et dont le travail m'a été d'une grande aide.

Mes remerciements vont également à Marjorie et Lorraine qui ont toujours été présentes pour moi et sur qui j'ai toujours pu compter.

Je remercie Iago qui m'a supportée, encouragée et conseillée, et dont le soutien sans faille et la patience m'ont beaucoup aidée.

Enfin je remercie mes parents et mon frère qui ont toujours été à mes côtés et qui ont toujours cru en moi. C'est aussi grâce à eux que j'ai pu mener à bien ce projet.

REMERCIEMENTS 3

INTRODUCTION GÉNÉRALE 1

I. La socialité chez les araignées 3
1. Les différents niveaux de socialité : 3
i. Les espèces sociales 3
ii. Les espèces coloniales/communales 6
iii. Les espèces subsociales 6
iv. Les espèces subsociales transitoires 7
v. Les espèces solitaires 7
vi. Limites de cette classification 8
2. Préadaptations à la socialité 8
3. Les voies de transitions vers la socialité 10
II. Phase grégaire transitoire, connaissances actuelles 13
1. Interattraction 16
2. Facteurs influençant la tolérance sociale 16
3. Connaissances sur les mécanismes potentiellement impliqués dans la tolérance 17
4. La dispersion 17
III. Les coûts et avantages de la socialité 18
1. Les avantages de la vie sociale 18
2. Les coûts associés à la vie sociale 20
IV. Objectifs de la thèse 22
1. Espèces étudiées 22
i. Agelena labyrinthica 22
ii. Anelosimus eximius 24
2. Choix de méthodologie 25
3. Plan de la thèse 28

CHAPITRE 1 30

CHAPITRE 2 78

CHAPITRE 3 93

DISCUSSION GÉNÉRALE 116

I. La socialité chez les araignées solitaires : la phase grégaire transitoire 117
1. Pourquoi les araignées solitaires présentent une phase grégaire transitoire ? 117
2. La tolérance sociale chez les espèces solitaires 119
i. La discrimination proies-congénères 119
ii. La disparition de la tolérance sociale 121

3. Le retard de dispersion comme lien vers la socialité 124
II. La chasse coopérative 126
1. La chasse coopérative comme vecteur de la socialité 126
2. La communication lors de la chasse coopérative 127
III. Conclusion 129
RÉFÉRENCES 130

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La question de l'évolution de la socialité chez les animaux est un sujet passionnant sur lequel de nombreux chercheurs se sont penchés (Darwin 1859; Fisher 1930; Hamilton 1964; Wilson 1971). Les taxons dans lesquels on retrouve des espèces avec différents niveaux de socialité sont d'un intérêt tout particulier pour l'étude de l'origine de la socialité. Les abeilles appartenant aux sous-familles des Halictines ou des Allodapines en sont un bon exemple (Schwarz et al. 2007). Les études comparatives basées sur les espèces de ces sous-familles ont permis une avancée majeure dans la compréhension des phénomènes évolutifs ayant favorisé l'apparition de la socialité. En effet, on trouve dans ces taxons des espèces solitaires et eusociales mais aussi des espèces avec des niveaux intermédiaires de socialité (Schwarz et al. 2007). C'est notamment grâce aux études comparatives de ces taxons qu'ont été étudiées les voies de transitions évolutives qui mèneraient du stade solitaire au stade social (Lin & Michener 1972).

Les araignées représentent, à l'heure actuelle, plus de 48 000 espèces réparties dans plus d'une centaine de familles. Il existe des araignées solitaires qui cannibalisent volontiers leurs conspécifiques, alors que d'autres vivent en sociétés où la coopération est fréquente. Entre ces deux extrêmes, de nombreuses espèces intermédiaires sont observables (Avilés 1997; Lubin & Bilde 2007). Les araignées sont donc un modèle d'étude de l'apparition de la socialité très prometteur. En comparaison avec les recherches dédiées à l'évolution de la socialité chez les insectes, la socialité n'a été que peu étudiée chez les araignées. Ce faible intérêt peut s'expliquer par le fait qu'il n'existe pas d'araignées eusociales. Or la plupart des études dédiées à l'apparition de la socialité se concentrent en fait sur l'apparition de l'eusocialité. L'efficacité des sociétés eusociales n'est plus à démontrer : seule une minorité des espèces est eusociale mais elle représente une grande proportion de la biomasse des insectes. Les termites et fourmis représentent la majorité de cette biomasse (Wilson 1971). Les espèces eusociales ont également fasciné le milieu scientifique du fait de l'incompatibilité supposée qu'elles opposaient aux théories darwiniennes. Si l'étude de l'eusocialité est sans conteste un aspect passionnant et particulièrement instructif de l'évolution du comportement animal, il n'en reste pas moins qu'elle a occulté, d'une certaine façon, l'étude des autres formes de socialité. Il est donc nécessaire de se pencher plus avant sur d'autres modèles que les espèces eusociales pour découvrir comment la socialité au sens large peut se mettre en place et se développer au cours de l'évolution.

Les araignées ont beaucoup à nous apprendre sur la question de l'origine évolutive de la socialité puisqu'elles regroupent de nombreux niveaux de socialité. Aujourd'hui, les

recherches dédiées à la socialité chez les araignées restent peu nombreuses au regard des travaux effectués chez les insectes. C'est pourtant un champ de recherche qui ouvre de riches perspectives vers une connaissance plus complète de l'origine de la socialité. Ce champ de recherche mérite l'attention de la communauté scientifique.

I. La socialité chez les araignées

1. Les différents niveaux de socialité :

Bien que les araignées soient réputées pour leur comportement agressif et solitaire, la socialité existe dans ce taxon sous de multiples formes. Les sociétés d'araignées peuvent être temporaires ou permanentes, obligatoires ou facultatives, composées d'apparentés ou non. Devant tant de complexité, il est nécessaire de catégoriser ces différents types de socialité. Classifier permet de faciliter la communication, mais aussi d'offrir une vision d'ensemble simplifiée (et donc plus compréhensible) de ce que peut être la socialité chez les araignées. Au sein même de la littérature il n'existe pas de réel consensus sur la nomenclature à adopter malgré plusieurs tentatives (D'Andrea 1987; Avilés 1997; Lubin & Bilde 2007). Nous proposons ici une classification basée sur le travail de Lubin & Bilde (2007) et de Yip & Rayor (2014).

i. Les espèces sociales

Par facilité de langage, on désigne généralement par espèces sociales les espèces d'araignées qui vivent en groupes sociaux (colonies) tout au long de leur vie et qui présentent une forte coopération. Selon les auteurs ces espèces seront appelées : espèces « non-territoriales permanentes sociales » (Avilés 1997), « quasi-sociales » (Wilson 1971; Buskirks 1981) ou encore « coopératives » (Riechert 1985; Lubin & Bilde 2007). Trois critères sont employés pour déterminer l'appartenance d'une espèce à cette catégorie. 1) Il n'existe pas de territorialité individuelle au sein des colonies : les individus vivent dans une zone commune. 2) Les araignées sociales ne dispersent pas avant la reproduction et restent donc au sein du groupe social durant la majeure partie de leur vie. 3) Il existe un haut niveau de consanguinité associé à un déséquilibre du sex-ratio en faveur des femelles (ce troisième critère est proposé par Lubin & Bilde en 2007).

La description des araignées sociales dans les paragraphes suivants est principalement issue des travaux d'Avilés (1997) et de Lubin & Bilde (2007). Parmi les plus de 48 000 espèces d'araignées répertoriées, moins de 25 d'entre elles sont sociales.

Les araignées sociales forment un groupe polyphylétique; leur socialité ne vient pas d'un ancêtre commun mais est apparue à plusieurs reprises au cours de l'évolution. Au total, 18 à 19 apparitions distinctes ont été confirmées dans 10 genres et 6 familles différentes (Agnarsson et al. 2006). Malgré ces diverses origines, les araignées sociales partagent un grand nombre de points communs. En premier lieu, ces espèces vivent dans les zones tropicales ou subtropicales qui semblent être favorables à leur apparition ou à leur maintien. De plus, à l'exception des deux espèces du genre *Diaea*, toutes les araignées sociales sont des araignées tisseuses. Elles vivent sur une toile commune qui sert de lien physique entre les individus et assure la cohésion du groupe. Bien que peu d'études soient consacrées à la question, cette toile pourrait également permettre la communication entre les individus, soit à travers les vibrations qu'elle transmet, soit via les composés chimiques qui peuvent y être déposés. Sa construction et sa maintenance sont assurées par l'ensemble de la colonie et résultent donc de phénomènes coopératifs. Les araignées coopèrent également dans les soins apportés aux jeunes. On observe en effet des soins allo-parentaux prodigués par les femelles. Différents niveaux de soins sont observables selon les espèces : allant du simple gardiennage passif des cocons au nourrissage par régurgitation, en passant par le gardiennage actif. Chez toutes les espèces sociales vivant sur des toiles, il existe des phénomènes de chasses coopératives au cours desquelles plusieurs individus pourront s'attaquer à une même proie. Que la chasse soit coopérative (espèces à toiles) ou non, les proies capturées seront partagées entre les membres de la colonie.

Contrairement aux insectes eusociaux, les araignées sociales ne présentent pas de castes, et tous les individus ont la capacité théorique de se reproduire et de participer aux tâches collectives. Malgré cette totipotence, on observe souvent une forme de division du travail. En effet, la compétition intra-coloniale est parfois élevée et certaines femelles n'obtiennent pas une alimentation suffisante pour pouvoir se reproduire. Ces individus participent donc aux diverses tâches collectives sans pour autant avoir accès à la reproduction (Rypstra 1993). Des syndromes comportementaux ont également été mis en évidence chez certaines espèces : des individus participent plus à la chasse et à la défense de la colonie, alors que d'autres ont une tendance plus marquée à l'investissement dans les tâches reproductives (Ebert 1998; Pruitt & Riechert 2011; Keiser et al. 2014). Il existe également une division du travail basée sur le sexe (les mâles ne participent pas aux tâches

collectives) et sur l'âge. Les juvéniles durant les jours qui suivent l'émergence[1] ne participent pas aux tâches collectives. C'est en grandissant, au cours des mues successives, qu'ils développent de nouvelles habilités et s'investissent de plus en plus dans le maintien de la colonie.

Les dispersions observées chez les araignées sociales sont uniquement des dispersions post-reproductives de femelles déjà fécondées qui quittent la toile, seules ou en petits groupes, pour fonder de nouvelles colonies. Une nouvelle colonie peut également naître de la fission d'une ancienne colonie. Cette fission est souvent due à des phénomènes environnementaux (chute d'arbres, passage de gros mammifères, pluies importantes) qui vont séparer la toile en deux. Cette absence de dispersion pré-reproductive implique que les individus se reproduisent continuellement avec les autres membres de la colonie. On observe donc chez les araignées sociales l'apparition de différentes lignées extrêmement consanguines.

Un sex-ratio fortement biaisé en faveur des femelles est un phénomène lié à cette haute consanguinité (Bulmer & Taylor 1980; Avilés 1993; Vanthournout et al. 2018). Chez les araignées solitaires, les mâles se déplacent pour trouver les femelles et pouvoir se reproduire, or les risques lors de tels déplacements sont très élevés et une forte mortalité est souvent observée lors de ces phases de déplacements. A l'inverse, les mâles des araignées sociales ne dispersent pas, aussi, peu de mâles suffisent à féconder toutes les femelles. De plus, la présence de nombreuses femelles permet de donner rapidement naissance à de nombreux juvéniles, ce qui assure une survie et une croissance plus importante de la colonie. Cela a cependant pour conséquence un rapide déséquilibre de la colonie qui deviendra trop populeuse pour subvenir à ses propres besoins et qui s'éteindra donc rapidement (Avilés 1997). Les taux d'extinctions sont en effet très élevés chez les araignées sociales et les colonies ne peuvent se maintenir que pendant quelques générations avant de s'éteindre.

[1] Il est important chez les araignées de distinguer émergence et éclosion. L'éclosion fait référence à la sortie de l'œuf et a lieu à l'intérieur du cocon. L'émergence désigne le moment où les juvéniles sortent du cocon.

ii. Les espèces coloniales/communales

Les espèces dites « communales » ou « coloniales » (territoriales, sociales permanentes selon Avilés, 1997), sont des espèces chez lesquelles on observe des regroupements de toiles dans un espace restreint. Au sein de ces groupements, la territorialité n'est pas abolie et chaque individu vit sur sa propre toile et la défend des intrus, de plus les soins aux jeunes ne sont pas partagés et chaque mère s'occupe de sa propre progéniture. Les toiles sont cependant très proches les unes des autres, au point que parfois certains fils de construction sont communs aux toiles de plusieurs individus. Ces groupements sont formés de façon parasociale, par regroupement d'individus solitaires (Lubin & Bilde 2007). Ces agrégats peuvent être temporaires ou s'étendre tout au long de la vie des individus, en fonction du contexte environnemental. Certains auteurs utilisent le terme de coloniales facultatives pour désigner des espèces chez lesquelles des groupes para-sociaux se forment qui vivent temporairement sur une toile commune (Jakob 1991).

iii. Les espèces subsociales

Wilson (1971) utilise le terme subsocial pour définir les espèces pour lesquelles « les adultes prennent soin de leurs propres nymphes ou larves pendant un certain temps ». Chez les araignées, la mère fabrique un cocon dans lequel les œufs, puis les juvéniles, seront protégés de l'environnement extérieur. Chez de nombreuses espèces, ce cocon est gardé et/ou transporté par la femelle (Pholcides, Lycosides, Pisaures, etc.). Si on s'en tient à la définition stricte de la subsocialité, le simple fait de s'occuper du cocon dans lequel se trouvent les juvéniles devrait suffire à classer la grande majorité des araignées dans la catégorie « subsociales ». Afin de simplifier la nomenclature et pour faciliter la communication, le terme « subsociale » est réservé ici aux espèces dont la mère continue à apporter des soins aux juvéniles après qu'ils aient commencé à s'alimenter hors du cocon. Pour être considérée comme subsociale, une espèce doit également présenter une dispersion avant la reproduction et ne pas présenter de soins allo-parentaux (Yip & Rayor 2014). Les soins maternels prodigués par les mères subsociales diffèrent d'une espèce à l'autre. La mère a dans un premier temps un rôle protecteur, elle défend ses juvéniles d'éventuels prédateurs ou parasites. Les mères subsociales peuvent également être des mères nourricières. Ce nourrissage peut consister en pontes d'œufs trophiques, en régurgitations, ou en approvisionnements de proies. La matriphagie est également présente chez plusieurs espèces, elle peut être obligatoire ou facultative.

iv. Les espèces subsociales transitoires

Le terme « subsociale transitoire » est utilisé pour désigner les espèces chez qui la mère reste présente et protège les juvéniles après l'émergence, mais où la dispersion ou la disparition de la mère a lieu avant le premier nourrissage des jeunes (Yip & Rayor 2014).

v. Les espèces solitaires

On parlera d'espèces solitaires lorsque la mère est absente lors de l'émergence des juvéniles. La mère peut être morte (ce qui est commun chez les espèces de zones tempérées où les juvéniles survivent à l'hiver à l'intérieur du cocon) ou elle peut avoir abandonné son cocon. Ce sont les espèces les plus nombreuses, on y trouvera des espèces errantes ou des sédentaires. Les araignées solitaires passent la majorité de leur vie seule et ne tolèrent la présence de conspécifiques que lors de la reproduction ou lors de la phase qui suit l'émergence du cocon. En effet, à l'intérieur du cocon et pendant les premiers jours qui suivent sa sortie, les juvéniles sont grégaires, tolérants et présentent une forte interattraction. Cette période de vie est courte et dans la plupart des cas les juvéniles dispersent avant de commencer à s'alimenter.

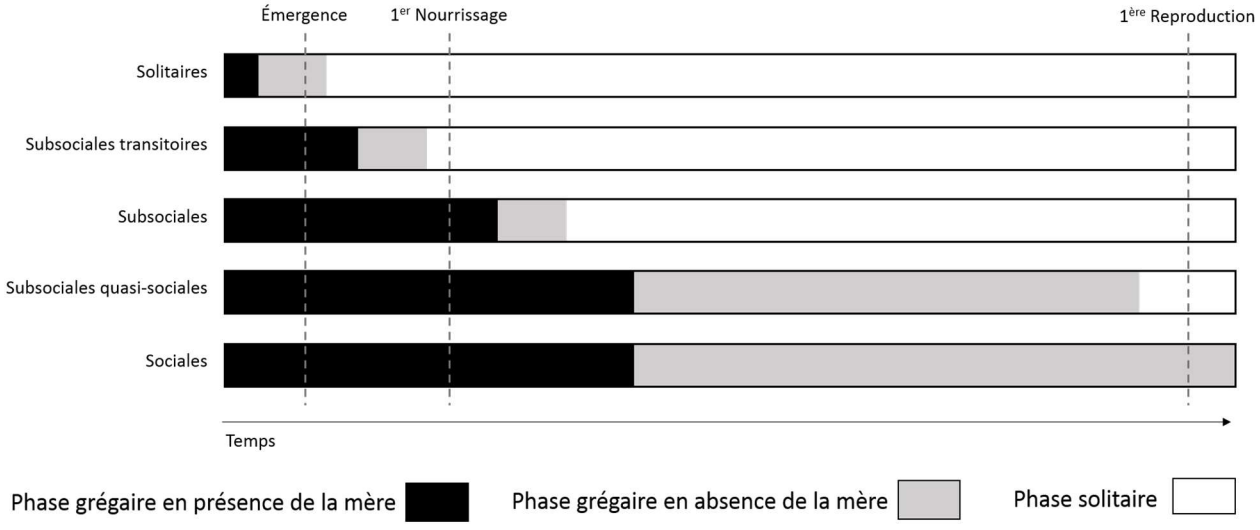


Figure 1 : Schéma représentant les caractéristiques principales des différents types d'organisations sociales observées chez les araignées.

vi. Limites de cette classification

Cette classification, ne permet pas de classer avec certitude toutes les espèces et certains cas particuliers sont à la limite entre deux catégories voire n'appartiennent à aucune d'entre elles. Il faut donc bien garder à l'esprit que les frontières entre ces différentes catégories sont floues, d'où les nombreuses classifications, nomenclatures et définitions qu'on peut trouver dans la littérature. Cette difficulté à organiser la socialité chez les araignées reflète la complexité du phénomène et la richesse des formes que l'on peut trouver.

2. Préadaptations à la socialité

Comme vu précédement, le nombre de transitions vers la socialité est très important chez les araignées (Agnarsson et al. 2006), ce qui suggère une transition simple d'un mode de vie solitaire à la socialité. Plusieurs prérequis facilitant la transition sociale ont été mis en avant chez les espèces solitaires (Avilés 1997). L'existence de la toile semble être un premier point particulièrement favorable à l'apparition de la socialité. Parmi toutes les espèces d'araignées connues, environ la moitié sont errantes et ne construisent pas de toile. Or, à l'exception de deux espèces, toutes les espèces sociales vivent sur une toile commune. La socialité est donc apparue préférentiellement chez les espèces fabriquant des toiles. On suppose que la présence d'une toile facilite la cohésion du groupe en servant de lien physique entre les individus. De plus, toutes les araignées sociales qui vivent sur des toiles sont issues de taxons dans lesquels les toiles sont non géométriques. Alors qu'il existe des espèces communales territoriales chez les araignées à toiles géométriques, il n'existe aucune espèce sociale. Cette absence pourrait être due à la difficulté de vivre en groupe sur une toile géométrique, la construction commune serait bien plus difficile et il n'est pas certain que la détections des vibrations de proies soit possible sur des toiles de ce type qui supporteraient de nombreuses araignées (Avilés 1997).



Figure 1 : Photographies de différentes toiles d'araignées : A) Espèce solitaire à toile géométrique (unknown species), B) Espèce solitaire à toile irrégulière (*A. labyrinthica*), C) Toiles communales (*Metepeira sp.*), D) Toile d'une colonie d'araignées sociales (*A. consociata*). Crédits photo, de A à D : *fietzfotos/shutterstock*, *Xvazquez*, *George W. Uetz*, *NaturaLista*.

En plus de la toile, il existe un fait que l'on retrouve chez toutes les espèces d'araignées : l'existence d'une phase de tolérance à l'intérieur du cocon. Cette phase se poursuit par une période grégaire des individus libres qui cohabitent durant une période plus ou moins longue. Ainsi, chez la grande majorité des espèces d'araignées, les juvéniles sont capables de tolérance et d'interattraction, qui sont pour certains auteurs les bases de la socialité (Wickler & Seibt 1993). Chez les espèces subsociales, des comportements de chasse coopérative sont observables, ce qui indique que même ce comportement qu'on pourrait imaginer limité aux espèces sociales est présent dans le répertoire comportemental des araignées juvéniles (chez les espèces subsociales tout du moins). Ces préadaptations à la socialité ont poussé plusieurs chercheurs à émettre l'hypothèse que la socialité des araignées serait le résultat d'un phénomène de pédomorphose, c'est-à-dire qu'on observe chez les adultes une rétention de caractéristiques normalement visibles chez les juvéniles (Alberch et al. 1979). La pédomorphose peut soit résulter d'un phénomène de maturation précoce (progénèse), soit d'un développement ralenti (néoténie). Chez les araignées, la disparition des caractéristiques sociales observées chez les juvéniles aurait été de plus en plus tardive amenant les individus à vivre en groupe durant des périodes de plus en plus longues, aboutissant au final aux espèces sociales chez qui ces comportements sociaux sont maintenus tout au long de la vie. Un second argument apporté en faveur de cette hypothèse de la pédomorphose (et plus précisément de la progénèse) est le fait que les espèces sociales sont généralement plus petites que les espèces solitaires phylogénétiquement proches, ce qui pourrait également résulter d'un retard de croissance.

3. Les voies de transition vers la socialité

Les travaux sur l'évolution de la socialité se focalisent généralement sur les espèces d'insectes eusociaux. Les travaux menés sur la phylogénie de certains taxons comme les abeilles ou les termites ont permis de mettre en évidence deux grandes voies qui permettent la transition entre un mode de vie solitaire et un mode de vie social ou eusocial. Un premier chemin qui peut être emprunté pour aboutir à la socialité est la voie dite "parasociale". Dans ce cas, les premiers phénomènes d'agrégations sont des groupes d'individus non apparentés qui se rassemblent temporairement au cours de leur vie. Par exemple certaines espèces d'abeilles solitaires peuvent former des nids communaux où

plusieurs femelles non apparentées iront pondre leurs œufs (Schwarz et al. 2007). Si les contraintes environnementales sont telles que valeur la sélective des individus au sein du groupe est augmentée, on s'attend à ce que cette phase de vie en groupe devienne de plus en plus longue, aboutissant à une vie grégaire permanente.

La seconde voie est la voie subsociale. Cette voie est centrée sur la notion de famille est c'est cette unité de la famille qui va permettre l'apparition de la socialité. Les soins parentaux permettent une augmentation importante de la valeur sélective des juvéniles à qui la présence des parents apportera divers avantages (protection contre les prédateurs, aide au nourrissage, comportements coopératifs). La présence de soins parentaux a donc généralement pour effet de retarder la dispersion des juvéniles. La transition vers la socialité par la voie subsociale est un phénomène qui passe par un maintien prolongé des soins parentaux (Pour plus d'informations sur les voies parasociales et subsociales, voir Lin & Michener 1972).

Enfin, une voie plus récemment décrite et proposée pour expliquer le cas des araignées est la voie sibsociale. La voie sib-sociale est similaire en de nombreux points à la voie subsociale. Elle aussi passe par un maintien du groupe familial et par un retard de la dispersion. La différence principale est que la voie sibsociale n'implique pas l'existence de comportements parentaux. En effet, elle consiste en un maintien prolongé des interactions entre les juvéniles. Chez les espèces pour lesquelles les juvéniles naissent en groupe, on peut observer des comportements coopératifs de la part de ces juvéniles. De la même façon que les soins parentaux, la coopération entre juvéniles peut apporter des avantages importants en termes de fitness et amener à un recul progressif de la dispersion, puis à une forme de socialité (Wickler & Seibt 1993).

Chez les araignées, ces trois voies d'apparition ont été proposées et discutées (Shear 1970; Wickler & Seibt 1993). L'apparition de la socialité par voie parasociale semble assez peu probante compte tenu du faible nombre d'espèces qui forment des groupements parasociaux sur des toiles communes. Une seule espèce a été envisagée comme potentiellement issue de groupements parasociaux (*Mallos gregalis*). La voie subsociale est généralement celle considérée comme la voie principale d'apparition de la socialité chez les araignées (Avilés 1997; Agnarsson et al. 2006; Lubin & Bilde 2007). Comme vu précédemment, les juvéniles sont grégaires et sont capables de comportements coopératifs chez certaines espèces subsociales. De plus, dans la majorité des taxons où sont apparues les espèces sociales, on trouve également des espèces subsociales. La plupart des auteurs considèrent donc que l'apparition de la socialité chez les araignées est

due à un retard progressif de la dispersion, lui-même permis par une extension progressive du comportement maternel. Pour finir, la voie sibsociale n'a été envisagée que par peu d'auteurs, et pourtant de nombreux arguments existent en sa faveur (Wickler & Seibt 1993; Krafft & Cookson 2012). Dans un premier temps, dans la famille des Agelenides, on trouve deux espèces sociales (*Agelena consociata* et *Agelena republicana*) ainsi que plusieurs espèces subsociales. Cependant, ces espèces subsociales n'appartiennent pas au genre *Agelena*, aussi les espèces les plus proches phylogénétiquement à notre connaissance des espèces d'Agélènes sociales sont en fait des espèces solitaires. De plus, comme nous l'avons déjà souligné, les juvéniles des espèces solitaires - tout comme ceux des espèces subsociales - présentent une phase grégaire avec de la tolérance et de l'interattraction, phénomènes à la base des sociétés d'araignées, ce qui fait de la voie sibsociale une voie tout à fait envisageable pour l'apparition de la socialité chez les araignées, au moins dans certains groupes. **Se pose donc la question de savoir si le mécanisme clef dans l'absence de dispersion réside dans le maintien de la cohésion des juvéniles plutôt que dans la présence de la mère.**

Quel que soit le phénomène à l'origine de la socialité chez les araignées, les auteurs s'accordent pour dire que la phase grégaire qui suit l'émergence du cocon revêt un intérêt tout particulier si l'on s'intéresse à cette évolution (Krafft & Cookson 2012). D'abord parce que c'est durant cette phase que l'on observe les préadaptations des araignées à la socialité. Ensuite parce que l'allongement de la durée de cette phase semble être à l'origine de l'apparition de la socialité dans de nombreux cas.

II. Phase grégaire transitoire, connaissances actuelles

La phase grégaire qui suit la sortie du cocon présente des durées très variables, allant de quelques jours à plusieurs mois chez certaines espèces subsociales. Cette phase est considérée par certains auteurs comme un fait universel et établi parmi les araignées (Burch 1979; Krafft & Cookson 2012), mais dans d'autres articles l'affirmation est plus nuancée (Yip & Rayor 2014), preuve d'un manque de consensus sur le sujet. Il n'existe à notre connaissance aucun article quantifiant et référençant les espèces chez qui cette phase a été observée. Des recherches bibliographiques nous ont permis de confirmer que cette phase grégaire avait été décrite chez de nombreuses espèces, dans des familles très différentes (voir Tableau 1). Elle a également été référencée dans les taxons les plus proches phylogénétiquement des araignées pour lesquels cette information est disponible (Schizomidae: Rowland 1972; Brach 1976; Amblypyges: Rayor & Taylor 2006; Uropygids: Weygoldt & Huber 2013). Nous n'avons trouvé aucun article indiquant clairement une absence de cette phase grégaire.

On trouve des araignées sous de nombreuses latitudes et elles présentent des modes de vie divers, aussi, l'environnement dans lequel se trouvent les juvéniles au moment de la phase grégaire est très variable. Chez certaines espèces solitaires, au moment de l'émergence, les petits construisent eux-mêmes une toile communale à proximité du cocon. Chez d'autres espèces solitaires, une toile spéciale peut être construite par la mère avant qu'elle abandonne son cocon, c'est le cas par exemple des Pisaures. La plupart des espèces de Pisaures sont errantes et la femelle transporte son cocon avec elle, maintenu dans ses chélicères. Peu avant l'émergence des juvéniles, la femelle tisse une toile dite « nursery-web » à proximité du cocon dans laquelle s'agrégeront les juvéniles (Foelix 2011). Pour les espèces subsociales transitoires ou subsociales, le cocon est souvent construit sur ou proche de la toile maternelle et cette dernière sert de support à la phase grégaire. Chez les Lycosides (subsociales transitoires) la femelle est également errante et ne construit pas de toile, le cocon est transporté accroché aux filières. Au moment de l'émergence, les juvéniles grimpent sur l'abdomen et éventuellement sur le céphalothorax de la mère et passent leur phase grégaire ainsi. Malgré leur diversité, aucun de ces divers modes de vie ne semble être une barrière à la période grégaire.

Tableau 1. La phase grégaire transitoire est un fait commun chez les espèces solitaires et subsociales transitoires.

Infraordre	Famille	Genre	Espèce	Niveau de socialité	Durée de la phase grégaire	Références
Mygalomorpha	Atypidae	*Sphodros*	*fitchi*	Subsociale transitoire	Inconnue	Cutler & Guarisco, 1995
		Calommata	*signata*	Subsociale transitoire	2 semaines	Kuwada-Kusunose et al., 2016
	Ctenizidae	*Stasimopus*	*mandelai*	Subsociale transitoire	Inconnue	Hendrixson & Bond, 2004
	Theraphosidae	*Brachypelma*	*vagans*	Subsociale transitoire	Quelques semaines (au moins jusqu'à la 1ère mue)	Reichling, 2000 Dor & Hénaut, 2012
		Eurypelma	*californicu*	Subsociale transitoire	1 -2 semaines	Baerg, 1938
Araneomorphae	Agelenidae	*Agelena*	*labyrinthica*	Solitaire	Quelques jours	Mougenot et al., 2012
	Antrodiaetidae	*Aliatypus*	*spp.*	Subsociale transitoire	Probablement plus d'un mois	Coyle & Icenogle, 1994
	Araneidae	*Araneus*	*diadematus*	Solitaire	> 3 jours	Burch, 1979
		Argiope	*aurantia*	Solitaire	3-8 jours	Tolbert, 1977
		Argiope	*trifasciata*	Solitaire	3-8 jours	Tolbert, 1977
		Nephila	*clavipes*	Solitaire	Jusqu'à la 3èmz mue (parfois plus)	Hill & Christenson, 1981
		Poecilopachy	*australasia*	Solitaire	4-13 jours	May& Gardiner, 1995
	Austrochilidae	*Hickmania*	*troglodytes*	Solitaire	<1 mois	Doran et al., 2001
	Clubionidae	*Clubiona*	*spp.*	Subsociale transitoire	Inconnue	Austin, 1984
	Ctenidae	*Cupiennius*	*spp.*	Solitaire	1 semaine	Schmitt et al., 1990
	Cyrtaucheniidae	*Ancyloptrypa*	*sp.*	Subsociale transitoire	Inconnue	Leroy & Leroy, 2005
	Dictynidae	*Dictyna*	*coloradensi*	Solitaire	Fin du 1er stade – début du 2ème	Wheeler et al., 1990
	Dysderidae	*Dysdera*	*crocata*	Subsociale transitoire	Inconnue	Guarisco, 1991
	Eresidae	*Stegodyphus*	*africanus*	Solitaire / Subsociale	> 30 jours	Seibt et al., 1998
	Hypochilidae	*Hypochilus*	*thorelli*	Solitaire	Inconnue	Fergusson, 1972
	Lycosidae	*Hogna*	*carolinensis*	Subsociale transitoire	Jusqu'à 1 semaine	Punzo & Alvarez, 2002
		Lycosa	*georgicola*	Subsociale transitoire	Inconnue	Miller, 1989
		Pardosa	*saltans*	Subsociale transitoire	Environ 4 jours	Ruhland et al., 2016
		Schizocosa	*ocreata*	Subsociale transitoire	1 semaine	Toft & Wise, 1999

Infraordre	Famille	Genre	Espèce	Niveau de socialité	Durée de la phase grégaire	Références
	Migidae	*Clathotarsus*	*simoni*	Subsociale transitoire	4 mois	Ferretti et al., 2014
	Oxyopidae	*Peucetia*	*viridans*	Subsociale transitoire	Quelques jours	Willey & Adler, 1989 Fink, 1986
	Pholcidae	*Crossopriza*	*lyoni*	Subsociale transitoire	> 2-4 jours	Strickman et al., 1997
		Holocnemus	*pluchei*	Subsociale transitoire	Jusqu'à la 1ère mue	Jakob & Dingle, 1990
	Salticidae	*Portia*	*fimbriata*	Solitaire	Inconnue	Jackson & Blest, 1982
		Phidippus	*coccineus*	Solitaire	2 semaines	Gardner, 1965
	Sicariidae	*Loxosceles*	*gaucho*	Subsociale transitoire	Inconnue	Japyassú et al., 2003
	Tetrablemmidae	*Monoblemma*	*muchmorei*	Subsociale transitoire	> 1 semaine	Edwards & Edwards, 2006
	Theridiidae	*Achaeranea*	*iepidorium*	Solitaire	< 1 semaine	Valerio, 1975
		Latrodectus	*hasselti*	Subsociale transitoire	1 semaine	Modanu et al., 2014
		Latrodectus	*hesperus*	Subsociale transitoire	1 -2 semaines	Salomon et al., 2010 Johnson et al., 2010
	Thomisidae	*Misumena*	*vatia*	Solitaire / Subsociale	Jusqu'à la 2ème mue	Morse, 2011
	Zodariidae	*Lutica*	*spp.*	Subsociale transitoire	Inconnue	Ramirez, 1995

Ce tableau présente une liste non exhaustive d'espèces d'araignées solitaires et subsociales transitoires chez lesquelles on observe une phase grégaire transitoire à la sortie du cocon. La durée de cette phase est indiquée quand cette l'information est disponible. Pour les espèces subsociales, voir Yip & Rayor (2014).

1. Interattraction

Lors de l'émergence les juvéniles présentent un niveau de locomotion réduit, aussi l'agrégation observée pourrait résulter du simple fait que les individus émergent au même endroit et se contentent de rester dans leur zone de naissance. Cependant il est courant d'observer, après une perturbation, la dissolution de l'agrégat : les individus se retrouvent séparés les uns des autres par une distance beaucoup plus importante. Après quelques minutes, on observera une reconstitution progressive de l'agrégat original et de nouveau une très faible distance interindividuelle. Ce phénomène reflète un phénomène d'interattraction plus qu'une simple immobilité. Ce phénomène a été décrit et quantifié chez l'araignée solitaire *Agelena labyrinthica* par Mougenot et al. (2012). La soie tissée par les araignées peut également avoir un rôle dans le regroupement de ces derniers (Jeanson et al. 2004), et participe à la cohésion du groupe en favorisant le rapprochement d'individus isolés sur la toile (Lesne & Jeanson 2015).

2. Facteurs influençant la tolérance sociale

Lors de la phase grégaire, l'agressivité et le cannibalisme sont des faits rares. Il existe cependant certains paramètres qui favorisent l'expression des comportements de ce type. En premier lieu il peut exister des variations en fonction des espèces. Ainsi le genre *Latrodectus* semble être composé d'espèces particulièrement agressives, même lors de cette phase juvénile (Forster 1995; Johnson et al. 2010; Modanu et al. 2014). Il existe également un effet « cocon » : des individus issus d'un même cocon présentent une faible variabilité dans leur tendance au cannibalisme, alors que la variabilité entre les cocons est élevée (Modanu et al. 2014; Johnson et al. 2010; Hvam et al. 2005). Aucune étude n'a encore permis de déterminer si cet effet était dû à des composantes génétiques ou environnementales, les juvéniles d'un même cocon ayant un vécu similaire avant leur émergence.

Une fois les individus émergés, d'autres facteurs environnementaux peuvent avoir un effet sur leur propension à devenir agressifs :

- La variabilité phénotypique des tailles d'individus au sein d'un groupe est positivement corrélée à la proportion de cannibalisme observée dans ce groupe (Schneider 1995; Iida 2003; Buddle et al. 2003).
- Une forte concentration de proies semble renforcer la tolérance, diminuer le cannibalisme et induire une territorialité moins marquée et des interactions entre congénères plus fréquentes (Rypstra 1985).
- Chez les espèces subsociales, l'absence de la mère induit une augmentation de l'agressivité des juvéniles (Kim 2000). La mère participant à la capture des proies et à

l'approvisionnement alimentaire des jeunes via la régurgitation, ceci peut être mis en lien avec l'effet de l'alimentation sur la tolérance.

La densité de population ne semble par contre pas impacter le taux de cannibalisme (Modanu et al. 2014) tant qu'elle n'impacte pas la prise alimentaire *per capita*.

3. Connaissances sur les mécanismes potentiellement impliqués dans la tolérance

La tolérance sociale implique un phénomène permettant la discrimination entre proies et congénères. On sait aujourd'hui qu'une telle discrimination est permise par les informations chimiques présentes sur la cuticule (Miller 1989; Assi Bessékon 1997; Grinsted et al. 2011). La signature chimique portée par la cuticule est un signal informatif (âge, sexe, état physiologique, etc.) et l'altération des récepteurs chemo-sensoriels des juvéniles grégaires induit une augmentation de leur agressivité vis-à-vis des congénères (Miller 1989). Cette signature chimique portée par la cuticule semble aussi permettre de discriminer les individus apparentés : une femelle est capable de discriminer ses propres jeunes de conspécifiques non apparentés (Anthony 2003). Il existe une discrimination possible entre apparentés et non apparentés chez des espèces solitaires, qui peut induire une augmentation du cannibalisme (Roberts et al. 2003) envers des non apparentés, ou une préférence à passer plus de temps à proximité des apparentés (Grinsted et al. 2011). Chez d'autres espèces cependant, la quantité de cannibalisme chez les juvéniles est la même quel que soit le lien de parenté (Iida 2003; Grinsted et al. 2011).

La chimie n'est pas la seule modalité importante dans la discrimination entre proies et prédateurs. Bien que peu étudiée chez les juvéniles, la communication via les vibrations semble être un excellent candidat pour la discrimination proies/congénères au vu de l'importance qu'a ce moyen de communication chez les araignées en général (très important par exemple pour la chasse et les comportements reproducteurs). Chez l'araignée subsociale *Coelotes terrestris*, la mère utilise les vibrations pour discriminer ses juvéniles des proies (Tretzel 1961 cité dans Kaston 1965).

4. La dispersion

Le moment auquel les juvéniles dispersent est variable d'une espèce à l'autre. De même que la tolérance sociale, il est aussi très dépendant de l'ontogénèse des individus. Certaines espèces dispersent par ballooning (elles se laissent porter par le vent grâce à un fil de soie qui leur sert de parachute). Dans ce cas, le vent, l'humidité et la température sont des facteurs très importants dans le déclenchement de la dispersion (Weyman 1993). D'autres facteurs tels qu'une diminution des ressources alimentaires, ou l'absence de la mère raccourcissent la durée

de la phase grégaire (Weyman 1993). On constate que, bien souvent, un facteur prolongeant la phase grégaire induit également une diminution de l'agressivité (et inversement). Une hypothèse possible serait que la dispersion résulte d'une augmentation de l'agressivité (Burch 1979), ce qui expliquerait cette corrélation. Fait intéressant, la densité de population impacte la dispersion (plus la densité est grande, plus la dispersion est précoce, Schneider 1995; Johnson et al. 2015) alors qu'elle ne semble pas avoir d'effet sur l'agressivité. Gundermann et al. (1993) montrent que chez l'araignée subsociale *Coelotes terrestris* des individus dans l'incapacité de disperser seront à long terme plus tolérants et présenteront moins de cannibalisme que des individus ayant dispersé. Ici encore, l'abolition de la dispersion semble être à la base de l'apparition de la socialité chez les araignées.

La dispersion marque la fin de la phase grégaire et le début de la phase solitaire, c'est donc une étape de transition entre ces deux modes de vie. Une dispersion de plus en plus retardée a été suggérée comme une voie principale de transition vers la socialité chez les araignées. **Comprendre l'évolution de la socialité nécessite dont une meilleure compréhension des mécanismes qui sous-tendent la dispersion.**

III. Les coûts et avantages de la socialité

Comme vu plus haut, les types et niveaux de socialité trouvés chez les araignées sont nombreux et couvrent une palette de modes de vie allant des plus solitaires et intolérants au plus sociaux. Il est surprenant, considérant le grand nombre d'espèces et toutes les apparitions constatées de la socialité, que les espèces sociales soient si rares (moins de 25) chez les araignées. Pour comprendre ce phénomène, il faut en premier lieu s'interroger sur l'origine de la socialité : quels sont les avantages et les coûts associés à cette vie sociale ?

1. Les avantages de la vie sociale

Le fait que les araignées sociales ne soient observées que dans les zones tropicales et subtropicales n'est pas anodin, il semblerait que les avantages apportés par la socialité soient plus importants (ou les coûts moindres) dans de tels écosystèmes. Le fait de vivre sur une toile commune permet de diminuer l'investissement *per capita* en terme de soie, or la soie est très coûteuse en temps et en énergie (Jakob 1991). Dans les zones tropicales les fortes pluies et chutes d'arbres sont courantes et induisent la destruction des toiles plus fréquemment que dans les zones tempérées, ce qui favorise donc un partage de la toile.

Dans les zones tropicales, compétition et prédation sont également plus intenses (Avilés

1997). Le simple fait de constituer un groupe induit une diminution inhérente du risque par individu d'être capturé. En plus de cela, les toiles des espèces sociales permettent une meilleure protection face aux prédateurs du fait de leur taille et/ou de leur mode de construction (Avilés 1997). S'ajoute à ces protections passives accordées par la vie sociale, l'existence de formes actives de défense coopérative. C'est par exemple le cas de l'espèces sociale *Stegodyphus dumicola* qui est parfois confrontée à des attaques des fourmis qui envahissent leurs toiles. Chez cette espèce, les araignées réagissent en bloquant le passage des fourmis à l'aide d'une soie particulière. La production de cette soie a un coût important et c'est donc un investissement non négligeable que les individus sont amenés à faire pour défendre la colonie. Cet investissement est pourtant une nécessité. Henschel (1998) suggère que plus il y a d'individus impliqués dans la défense, plus la colonie à une chance importante de survivre. A l'inverse, les individus solitaires sont incapables de se défendre face à ces fourmis et ne survivent pas aux attaques.

La compétition étant également plus importante dans les tropiques, il devient très avantageux d'accéder à de nouvelles niches écologiques (Avilés 1997). Ainsi, les espèces sociales peuvent capturer des proies plus grosses, inaccessibles aux espèces solitaires. Cette idée est supportée par les travaux de Purcell & Avilés (2007) sur *Anelosimus eximius*. Chez cette espèce sociale, les colonies en altitude présentent des effectifs plus réduits que ceux des colonies situées à basse altitude. Les auteurs proposent que cette différence soit liée à la taille des proies disponibles. En effet, les proies observées en altitudes sont des proies plus petites que celles observées en plaine. La capture de proies plus grosses chez les araignées sociales est favorisée par deux phénomènes. Dans un premier temps, les toiles d'araignées sociales pourraient être plus adaptées à la capture de grosses proies. Par exemple une toile de grande taille constituée de nombreux fils d'interception sera plus à même de freiner un insecte ayant une masse importante. Dans un second temps, la grande majorité des espèces sociales a recours à de la chasse coopérative. En effet, une fois la proie tombée dans la toile elle sera capturée par plusieurs individus : la quantité de soie collante projetée, le nombre d'individus maintenant la proie et la quantité de venin seront donc plus importants et permettront l'immobilisation rapide de proies qu'une araignée seule n'aurait pas pu capturer ou manipuler (Rypstra 1993; Avilés 1997; Vakanas & Krafft 2001). De cette façon les espèces sociales en accédant à une nouvelle niche écologique diminuent les phénomènes de compétition. Cet avantage considérable qu'apporte la chasse coopérative en fait un des facteurs clefs de la socialité chez les araignées (Whitehouse & Lubin 2005).

Les comportements alloparentaux observés chez les espèces sociales permettent également d'assurer un fort taux de survie des juvéniles. Ainsi la disparition d'une mère

n'entraînera pas forcément la mort de ses petits qui seront soignés par le reste de la colonie. Les cocons sont également mieux protégés du fait de la taille de la toile dans laquelle ils se trouvent mais aussi de la protection active dont peuvent faire preuve les autres membres de la colonie (Avilés 1997; Lubin & Bilde 2007).

Enfin, la vie en groupe facilite la rencontre de partenaires de reproduction et les risques liés à la dispersion pré-reproductive sont abolis. Les conditions environnementales des zones tropicales semblent induire des risques plus importants lors de la dispersion (Avilés & Gelsey 1998). Aussi l'absence de dispersion est un avantage plus important pour les espèces vivant dans des zones tropicales que pour les autres.

2. Les coûts associés à la vie sociale

En contrepartie, l'absence de dispersion induit un coût important qui est celui d'une très haute consanguinité. La question de savoir comment les araignées sociales ont réussi au cours de l'évolution à passer d'un mode de vie non consanguin à une consanguinité très élevée a été beaucoup discutée (Avilés 1997; Agnarsson et al. 2006). Les cas d'espèces ayant une transition de ce type vers des groupes sociaux consanguins sont rares : on peut citer les rats-taupes glabres, les scolytes (coléoptères vivant sous l'écorce des arbre) ou encore les thrips – insectes qui parasitent certaines plantes (Reeve et al. 1990; Chapman et al. 2000; Peer & Taborsky 2007). Si ces transitions vers la consanguinité sont rares c'est parce qu'elles impliquent en premier lieu un phénomène de dépression consanguine (expression d'allèles récessifs délétères). Cependant avec le temps on observera une « purge » progressive des allèles néfastes et si la population persiste malgré le phénomène de dépression consanguine on peut observer après plusieurs générations l'établissement d'une population saine « épurée ». Cependant ces populations vont alors être confrontées à un second problème qui est celui de la perte d'hétérogénéité génétique dans la population. Sans cette hétérogénéité, les lignées consanguines ont des capacités d'adaptation aux changements environnementaux, à l'arrivée de prédateurs ou à l'apparition de parasites réduits. Dans certains environnements, les coûts associés à la dispersion pourraient être si élevés qu'ils contrebalancent les coûts de la consanguinité, c'est par exemple le cas des rats-taupes nus (Jarvis et al. 1994). Chez les araignées, la dispersion est très coûteuse et des études récentes ont montré qu'il était possible que les espèces parentes des espèces sociales soient déjà partiellement consanguines, une purge des allèles néfastes aurait donc pu avoir déjà été faite avant la transition vers la socialité (Agnarsson et al. 2006, Avilés & Harwood 2012).

La compétition au sein des colonies peut également présenter un coût important à la

socialité. Cette compétition existe notamment pour l'accès aux ressources alimentaires. En effet, si la chasse coopérative permet de capturer de plus grosses proies, tous les individus n'ont pas équitablement accès à cette dernière. Chez *A. eximius* par exemple, les grosses femelles peuvent éjecter des individus de plus petite taille pour prendre leur place autour de la proie et pour s'alimenter sur les zones les plus intéressantes de la proie telles que la tête ou le thorax (Ward & Enders 1985; Whitehouse & Lubin 2005). Les araignées procédant à une digestion externe, de la compétition peut également avoir lieu pendant la digestion, entre les individus s'alimentant sur une même proie (Amir et al. 2000). Du fait de cette compétition, certaines femelles se retrouvent avec une impossibilité de s'alimenter correctement. A cause de cet accès limité aux ressources nutritives, certaines femelles seront dans l'incapacité de se reproduire. Ainsi, bien que la vie sociale permette aux araignées de meilleurs taux de survie (Riechert 1985; Avilés 1997) elle pourrait également induire une diminution du nourrissage et de la fertilité au niveau individuel (Résumé dans Avilés 1997). Packer & Ruttan 1988 théorisent que, plus un groupe de chasse est de taille importante, plus le nombre d'individus qui s'alimentent sur les proies sans avoir participé à sa capture est grand. Cette théorie a été confirmée chez différentes espèces (Coolen 2002; MacNulty et al. 2011) et les araignées n'échappent pas à cette règle (Pruitt & Riechert 2009; Dumke et al. 2016). Or, la présence d'individus profiteurs qui s'alimentent sur une proie sans avoir participé à sa capture a un coût important pour le groupe (Packer & Ruttan 1988; Giraldeau & Caraco 2000). Le fait que les sociétés d'araignées soient considérées comme des sociétés dont le maintien repose principalement sur les bénéfices de la chasse coopérative, fait de ce phénomène de coopération un élément particulièrement important dans la compréhension de la transition sociale chez les araignées. **La question du rapport coûts-bénéfices de la chasse collective ainsi que les mécanismes qui permettent l'apparition de cette dernière est donc une question centrale dans l'étude de la transition sociale chez les araignées.**

IV. Objectifs de la thèse

Cette thèse s'inscrit dans un contexte d'étude de la causalité proximale de l'apparition de la socialité chez les araignées. Le phénomène clef à l'origine de cette socialité semble être le maintien prolongé du stade grégaire et donc de la cohésion des juvéniles. Cela passe par un retard (voire une disparition) de la dispersion et par un maintien de la tolérance sociale. Pour comprendre comment cette transition vers la socialité peut avoir lieu à une échelle évolutive, il est capital de comprendre comment, au niveau du cycle de vie, la socialité disparait chez les espèces solitaires. Le premier objectif de cette thèse est donc focalisé sur la transition entre phase grégaire transitoire et phase solitaire chez *A. labyrinthica*. Plus précisément, nous souhaitons étudier les mécanismes physiologiques ou comportementaux à l'origine de la dispersion et de la disparition de la tolérance. L'un des avantages principaux apporté par la socialité est la possibilité de recourir à la chasse coopérative. Ce phénomène est observé chez presque toutes les espèces d'araignées sociales et permet à ces dernières de capturer des proies plus grosses, impossibles à capturer par des individus solitaires. Dans un deuxième chapitre de thèse, nous nous intéresserons aux préadaptations comportementales que pourraient présenter les espèces solitaires à cette chasse coopérative. Enfin nous détaillerons les mécanismes permettant cette chasse coopérative chez *A. eximius,* une espèce dont la chasse est couplée à un phénomène particulier de synchronisation des déplacements.

1. Espèces étudiées

i. Agelena labyrinthica



Figure 2 : Photographie d'*A. labyrinthica* à la sortie du cocon (Gx10).

Au cours de cette introduction, nous avons souligné l'importance d'étudier la phase grégaire transitoire chez les araignées non sociales. Notre choix s'est porté sur *A. labyrinthica* (Clerck) pour plusieurs raisons. Dans un premier temps, nous avons fait le choix de travailler

avec une espèce solitaire stricte pour pouvoir s'affranchir de la composante "soins maternels". En effet, il existe plusieurs études dédiées à l'étude de la phase grégaire chez les espèces subsociales alors que celles qui s'intéressent à cette phase chez les espèces solitaires sont très rares. Ce choix a également été fait car on trouve dans le genre *Agelena* deux espèces sociales *(A. republicana* et *A. consociata*) et aucune espèce subsociale. Il est donc envisageable que la voie sib-sociale soit à l'origine de l'apparition de la socialité dans ce genre (Lesne 2015). Enfin, *A. labyrinthica* est une espèce commune en Europe, facile à récolter, déjà étudiée et décrite dans la littérature (Krafft 1970; Moller & Görner 1994; Furrer & Ward 1995), et dont le maintien en laboratoire est maîtrisé au sein de notre laboratoire (Mougenot et al. 2012; Lesne & Jeanson 2015; Lesne, Trabalon, et al. 2016; Lesne, Cazalé-Debat, et al. 2016). C'est une espèce qui tisse des toiles non géométriques horizontales dans la végétation basse. Les toiles sont dites en entonnoir ; elles sont constituées d'une nappe de chasse non collante, d'une retraite tubulaire et de fils d'interception verticaux au-dessus de la nappe de chasse. Chez *A. labyrinthica,* la toile peut atteindre jusqu'à un mètre de diamètre. Le cycle de vie est d'un an et il est fortement marqué par les saisons. Les adultes sont observables dès le mois de Juin puis durant tout l'été, les femelles restent sur leurs toiles alors que les mâles en période de reproduction vont se déplacer à la recherche de ces dernières. Les accouplements ont lieu au début de l'été, les mâles meurent peu de temps après. Les femelles survivent plus longtemps et pondent un nombre variable d'œufs à la fin de l'été (en général entre 50 et 150). Ces œufs sont pondus à l'intérieur d'un cocon confectionné par la femelle, placé dans la retraite de la toile maternelle. Les œufs éclosent à l'intérieur du cocon une vingtaine de jours après la ponte. Au moment de l'éclosion, les juvéniles sont peu mobiles et tirent leurs ressources des réserves énergétiques incorporées dans l'œuf. Cette étape dure environ une semaine, suite à laquelle les individus feront une première mue à l'intérieur du cocon avant d'entrer en diapause hivernale. Les mères restent avec leur cocon et le protègent des prédateurs et parasites jusqu'à leur mort au milieu de l'automne (Bernard & Kraff 2002). Les juvéniles émergent du cocon au printemps et traversent une période grégaire transitoire de quelques jours avant leur première mue hors du cocon qui coïncide également avec leur dispersion (Krafft 1970). Après la dispersion, les juvéniles sont solitaires et intolérants et grandissent isolément, sur une toile individuelle jusqu'à ce qu'ils atteignent la maturité reproductive.

A. consociata et *A. republicana* sont deux espèces sociales phylogénétiquement proches d'*A. labyrinthica*, il aurait donc été très informatif d'étudier également ces deux espèces. Cependant, *A. consociata* et *A. republicana* ne se trouvent qu'en Afrique tropicale et sont aussi difficiles à collecter qu'à maintenir. Il nous a donc été impossible dans le cadre de cette thèse

de travailler avec des colonies d'Agélènes sociales. Il serait cependant intéressant à l'avenir de se pencher sur ces deux espèces, et une étude comparative pourrait apporter de précieuses informations.

ii. Anelosimus eximius



Figure 3 : Photographie d'*A. eximius* femelle (Gx5).

Nous avons choisi d'étudier *Anelosimus eximius* (Keyserling, 1884) car elle est l'une des seules espèces sociales avec *Stegodyphus africanus* à adopter des comportements de chasse coopérative avec déplacements synchronisés (Lubin & Bilde 2007). Contrairement à *Stegodyphus africanus*, ces chasses synchronisées ont déjà été décrites dans la littérature et un nombre important d'informations à leur sujet sont déjà disponibles (Krafft & Pasquet 1991). Cependant, il n'existe aucune étude qui explique les mécanismes comportementaux à l'origine de ce phénomène. Il est particulièrement intéressant d'étudier ce comportement social car il semble impliquer un phénomène de coordination entre les individus. En effet, beaucoup d'auteurs suggèrent que les comportements coopératifs observés chez les araignées sociales seraient pour la plupart, des comportements qui ne nécessitent pas de réelle communication entre les membres de la colonie. Les individus se contenteraient d'agir en s'ignorant (Vakanas & Krafft 2001). La chasse synchronisée est difficilement explicable sans faire appel à une communication entre les individus, ce qui en fait un comportement social particulièrement intéressant à étudier (Lubin & Bilde 2007).

A. eximius est une espèce d'araignée sociale que l'on trouve dans les régions néotropicales en bordure ou dans le sous-étage des forêts. La taille des colonies varie d'une seule femelle avec ses juvéniles à plusieurs dizaines de milliers d'individus. Les toiles de cette espèce peuvent atteindre plusieurs dizaines de mètres carrés et sont les plus grandes jamais observées chez des araignées sociales (Avilés 1997). Les toiles sont constituées d'une nappe épaisse et non collante qui peut soutenir le poids de proies éventuelles qui viendraient à y tomber. En plus, un réseau complexe de fils de soie relie cette nappe aux feuilles des arbres qui la

surplombent. Ce réseau sert, comme chez *A. labyrinthica,* à intercepter les proies volantes, il permet également aux araignées de se déplacer à l'intérieur de ce nid. Les cocons ainsi que les jeunes individus restent sous les feuillages où seront hissées les proies capturées par le reste de la colonie. Une génération dure environ 8 mois avec une période de chevauchement de 3 mois durant laquelle mères et juvéniles sont présents dans la colonie. Les comportements alloparentaux sont bien développés et les jeunes sont nourris par régurgitation durant la première période de leur vie (Avilés 1997).

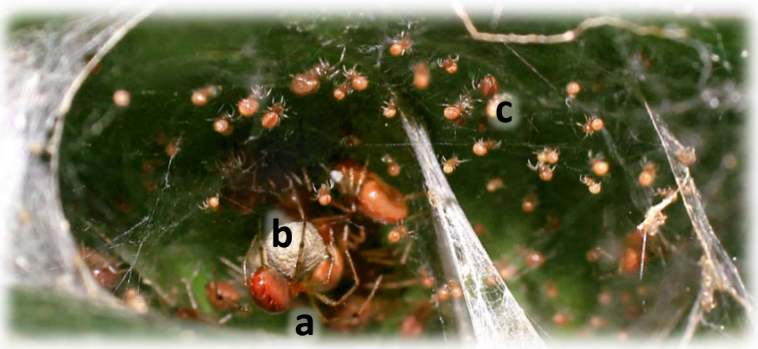


Figure 4 : Photographie d'une petite partie d'une colonie d'*A. eximius* élevée en laboratoire. On peut identifier une femelle (a) s'occupant d'un cocon (b) et des juvéniles encore en âge d'être nourris par régurgitation (c).

2. Choix de méthodologie

Pour étudier le fait social chez les araignées, nous avons principalement eu recours à des études comportementales. Il est difficile de parler d'interactions sociales chez des Arthropodes tels que les araignées sans aborder la question de la signature chimique. En complément de nos approches comportementales, nous avons complété les résultats du premier chapitre de cette thèse par une analyse chimique des hydrocarbures portés par la cuticule des araignées. En plus de nous apporter de précieuses informations quant aux mécanismes à l'origine de la tolérance chez les juvéniles, ces analyses chimiques ont permis de diversifier les méthodes d'approches de notre travail et de nous conforter dans nos conclusions basées sur les observations comportementales. Nous avons également prévu des analyses métabolomiques qui nous permettront d'obtenir de nombreuses informations quant à la physiologie des individus. Ces analyses sont encore en cours à l'heure actuelle et nous espérons pouvoir obtenir des résultats sous peu.

Une dernière approche que l'on retrouvera à plusieurs reprises tout au long de cette thèse est une approche de modélisation informatique. Un modèle peut être défini comme une représentation simplifiée et ciblée d'un système réel (Starfield et al. 1990). Il peut prendre de multiples formes : d'un simple graphique à des simulations informatiques complexes. Ces

modèles sont utilisés pour expliquer des phénomènes observés ou prédire l'évolution d'un système en réponse à des changements (Grimm & Railsback 2012). Le modèle peut aussi se substituer à des expériences : parce que trop compliquées à mettre en place, trop fastidieuses à réaliser ou tout simplement irréalisables. Le modèle est donc un outil qui permettra de comprendre un système biologique. L'usage de la modélisation informatique en biologie n'est pas récent. En effet, les premières simulations informatiques ont vu le jour très tôt et sont liées au développement même de l'informatique (McCulloch & Pitts 1943).

Toutes les simulations présentées dans cette thèse sont de type multi-agents. C'est à dire qu'elles consiste en l'implémentation d'agents (qui représentent ici des araignées) qui sont individualisés et qui peuvent interagir avec le reste du système. Nos simulations sont également des simulations stochastiques, c'est-à-dire qu'une forme de hasard est intégrée au modèle : plusieurs simulations n'aboutissent pas exactement au même résultat. L'existence de cette stochasticité est associée à l'imprédictibilité de l'environnement ou au caractère probabiliste du comportement animal. Ce type de modèle est fréquemment employé dans les études dédiées au comportement collectif. En effet, il permet de récréer un système complexe d'individus qui interagissent et de faire émerger des phénomènes collectifs, sans que ceux-ci soient explicitement implémentés. Par exemple dans le modèle décrit par Mougenot et al. (2012), chaque agent (araignée) se déplace librement dans une arène. Cet agent peut s'arrêter spontanément ou suite à la rencontre d'un congénère. La probabilité de se remettre en mouvement dépend uniquement du nombre de congénères présents à proximité de l'agent. Avec ces simples règles, on observe un phénomène d'agrégation similaire à celui observé lors d'expériences avec des araignées réelles.

Une façon classique d'appréhender l'usage de la modélisation d'un comportement collectif est présentée en Figure 5. Suite à l'observation d'un comportement donné (par exemple : les araignées juvéniles placées dans une arène s'agrègent), une hypothèse de travail peut être formulée (des arrêts plus longs à proximité des conspécifiques sont suffisants pour expliquer ce phénomène d'agrégation). Une fois cette hypothèse formulée, il est nécessaire de mettre en place un protocole pour quantifier les comportements individuels (mesure des durées des arrêts des juvéniles lorsqu'ils sont seuls ou à proximité de conspécifiques). On peut alors créer un modèle basé sur notre hypothèse et dans lequel on implémentera les données mesurées sur des individus seuls. Il convient alors de valider le modèle en confrontant les comportements collectifs prédits par le modèle et ceux observés lors des expérimentations (après un temps donné : la proportion des individus agrégés, la durée de vie et la taille des agrégats sont similaires dans le modèle et dans les données expérimentales). Cette phase de validation permet

de conclure sur la valeur explicative du modèle (modèle validé : l'augmentation de la durée des arrêts proches de conspécifiques est suffisante pour expliquer l'agrégation). Si le modèle n'a pas été validé, cela conduit à la formulation de nouvelles hypothèses.

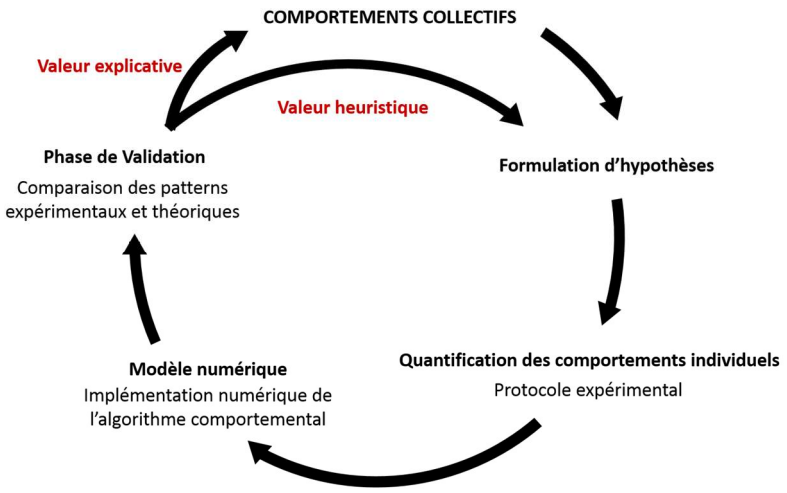


Figure 5 : Schéma représentatif des méthodes d'utilisation de modèles numériques dans le cas de l'étude des comportements collectifs.

Dans le cadre de cette thèse nous ferons donc appel à plusieurs approches (comportementales, chimiques et de modélisation) afin de répondre à nos problématiques de la façon la plus complète possible. D'un point de vue personnel, développer ces différentes approches m'a également permis d'acquérir de nouvelles connaissances et compétences que je ne possédais pas encore, n'ayant jamais eu l'occasion de travailler dans les domaines de la chimie ou de la modélisation.

3. Plan de la thèse

Chapitre 1 : L'intolérance sociale est une conséquence, et non une cause, de la dispersion chez les araignées

Cette étude porte sur les mécanismes de transition entre la phase grégaire et la phase solitaire chez *A. labyrinthica*, une espèce d'araignée solitaire.

- Quels facteurs sont à l'origine de la dispersion et de la fin de la tolérance des juvéniles, le contexte social est-il important ?
- Existe-t-il un lien entre fin de la tolérance sociale et dispersion ? Si oui, quel est-il ?
- Le fait que les individus solitaires deviennent agressifs implique un changement dans la communication intra-spécifique, en quoi consiste ce changement ?

Ces questions sont abordées dans la publication :

Chiara V, Ramon Portugal F, Jeanson R (2019) Social intolerance is a consequence, not a cause, of dispersal in spiders. PLoS Biol 17(7): e3000319.

Cette étude a également fait l'objet de trois communications orales, dont une dans un congrès international

Chiara V, Jeanson R (2018) What triggers the decline of social tolerance in solitary spiders? 18th international congress of the IUSSI (International Union for the Study of Social Insects). Guarujá, Brazil. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000319

Chiara V, Jeanson R (2018) Expérience sociale précoce et déclin de la tolérance chez les juvéniles d'une araignée solitaire. 48th congress of the SFECA (French Society for the Study of Animal Cognition). Rennes, France.

Chiara V, Jeanson R (2019) - From social to solitary life: which mechanisms trigger the loss of tolerance in spiderlings? 14th Ecology and Behaviour conference. Toulouse, France.

Chapitre 2 : L'influence des contextes sociaux passés et présents sur le comportement de chasse d'un prédateur grégaire.

Dans ce second chapitre nous avons abordé la question de la prédation chez les juvéniles d'*A. labyrinthica*. Nous avons voulu déterminer si l'isolement social induit par la dispersion pouvait modifier le comportement prédateur des juvéniles.

- Le comportement de prédation est-il également impacté par le contexte social ?
- Les juvéniles d'*A. labyrinthica* sont-ils capables de chasser dans un contexte social ? Si oui, leur comportement est-il modifié par la présence de congénères ?

Ces questions sont abordées dans le manuscrit en préparation :

Chiara V, Jeanson R (2019) – The influence of past and current social context on hunting behaviours in a gregarious predator.

Les résultats présentés dans ce chapitre ont en partie été collectés lors du stage d'un étudiant en première année de Master dont j'ai assuré la supervision.

Chapitre 3 : Comment les araignées sociales se synchronisent-elles lors des chasses coopératives ?

Dans ce dernier chapitre nous nous sommes intéressés au comportement de synchronisation observable lors des chasses collectives d'*A. eximius*. Notre objectif était de proposer des mécanismes simples pouvant expliquer une synchronisation aussi efficace.

- Quels mécanismes sont à l'origine de la synchronisation observée lors des chasses coopératives d'*A. eximius* ?

Ces questions sont abordées dans le manuscrit en préparation :

Chiara V, Lacoste P, Arrufat P, Deneubourg JL, Jeanson R (2019) - How social spiders synchronize during cooperative hunting?

Cette étude a également fait l'objet d'une communication orale

Chiara V, Lacoste P, Arrufat P, Deneubourg JL, Jeanson R (2018) - How do social spiders achieve synchronization during collective hunting? 19th colloque de Biologie de l'Insecte. Albi, France.

Ce chapitre a fait l'objet du stage de Pierre Lacoste (première année de Master) que j'ai eu la chance d'encadrer.

CHAPITRE 1

L'intolérance sociale est une conséquence, et non une cause, de la dispersion chez les araignées.

RÉSUMÉ :

Des invertébrés aux vertébrés, une multitude d'espèces présente une socialité transitoire au cours de leur cycle de vie. Il est essentiel d'identifier les mécanismes possiblement impliqués dans la transition évolutive entre un mode de vie grégaire transitoire et la socialité permanente. Cette transition évolutive a été documentée à plusieurs reprises dans différents taxons et nécessite généralement la suppression de la dispersion. Chez de nombreux animaux, l'apparition de la dispersion au cours de l'ontogenèse coïncide avec un déclin marqué de la tolérance sociale, mais la relation causale demeure encore mal comprise. Les araignées offrent un modèle pertinent pour explorer cette question, car les adultes de la grande majorité des espèces (>48 000) sont solitaires et agressifs, mais les juvéniles de la plupart des espèces (sinon de toutes) sont grégaires et affichent des comportements non agressifs. Nous avons déployé une combinaison d'approches comportementales, chimiques et de modélisation chez les araignées de l'espèce solitaire *A. labyrinthica* afin d'étudier les mécanismes qui contrôlent les changements ontogénétiques menant au déclin de la cohésion sociale et à la perte de la tolérance. Nous avons suivi le comportement locomoteur de juvéniles dès leur émergence et jusqu'à la fin de la période de dispersion. Nous montrons que la maturation entraîne une augmentation de la mobilité suffisante pour provoquer la dispersion sans pour autant modifier les comportements sociaux. Nos résultats démontrent en outre que l'isolement qui suit la dispersion déclenche l'agressivité en altérant le traitement des signaux émis par les conspécifiques. De fait, un individu isolé sera intolérant envers ses congénères, alors que lui-même ne sera pas attaqué par des individus élevés en groupe. De plus, ni le comportement locomoteur, ni le temps mis à quitter une posture défensive, ni la signature chimique ne sont influencés par l'isolement social. Une conclusion majeure est que l'agression est une conséquence, et non une cause, de la dispersion chez les jeunes araignées. Dans l'ensemble, cette étude souligne la nécessité d'interactions sociales étendues pour préserver la tolérance, ce qui ouvre de nouvelles perspectives pour comprendre les voies de la socialité permanente.

Social intolerance is a consequence, not a cause, of dispersal in spiders

Violette Chiara[1], Felipe Ramon Portugal[2], Raphael Jeanson[1]

[1]Centre de Recherches sur la Cognition Animale (UMR5169), Centre de Biologie Intégrative, CNRS, Université Paul Sabatier, Toulouse, France. [2]Innovations thérapeutiques et résistances (UMR1436), INRA/ENVT, Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse, Toulouse, France.

Cet article a été publié dans la revue PLoS Biology.

Chiara V, Ramon Portugal F, Jeanson R (2019). Social intolerance is a consequence, not a cause, of dispersal in spiders. *PLoS Biology* 17(7): e3000319.
https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000319

ABSTRACT

From invertebrates to vertebrates, a wealth of species display transient sociality during their life cycle. Investigating the causes of dispersal in temporary associations is important to better understand population dynamics. It is also essential to identify possible mechanisms involved in the evolutionary transition from transient to stable sociality, which has been documented repeatedly across taxa, and that typically requires the suppression of dispersal. In many animals, the onset of dispersal during ontogeny coincides with a sharp decline in social tolerance but the causal relationship still remains poorly understood. Spiders offer relevant models to explore this question, because the adults of the vast majority of species (> 48, 000) are solitary and aggressive but juveniles of most, if not all, species are gregarious and display amicable behaviors. We deployed a combination of behavioral, chemical and modelling approaches in spiderlings of a solitary species to investigate the mechanisms controlling the developmental switch leading to the decline of social cohesion and the loss of tolerance. We show that maturation causes an increase in mobility that is sufficient to elicit dispersal without requiring any change in social behaviors. Our results further demonstrate that social isolation following dispersal triggers aggressiveness in altering the processing of conspecifics' cues. We thus provide strong evidence that aggression is a consequence, not a cause, of dispersal in spiderlings. Overall, this study highlights the need of extended social interactions to preserve tolerance, which opens new perspectives for understanding the routes to permanent sociality.

INTRODUCTION

Natal dispersal is a fundamental life-history trait with profound consequences on both individual fitness and population dynamics (Clobert et al. 2012). In many taxa of invertebrates and vertebrates, the females lay a clutch of eggs and, after hatching, the offspring display a transient phase of aggregation (Polis & Lourenço 1986; Cornell et al. 1987; Ryer & Olla 1991; Horel et al. 1996; Ratchford & Eggleston 1998; Despland & Hamzeh 2004; Mougenot et al. 2012). Group living at the earliest developmental stages can grant juveniles benefits via a reduction of predation risk, more efficient defense, improved development and facilitated feeding (Burch 1979; Clark & Faeth 1998; Holbrook & Schal 1998; Krause & Ruxton 2002; Reader & Hochuli 2003; Kim et al. 2005; Costa 2006; Jones & Parker 2000). The shift from group to solitary living during ontogeny implies that the advantages of gregariousness are outweighed by the costs, which can result, for instance, from increased competition as individuals mature and grow (Stamp 1986; Arcese 1989; Reader & Hochuli 2003; Despland & Le Huu 2007). In transient group-living species, natal dispersal is therefore concomitant with the dissolution of the aggregate.

Deciphering how and why juveniles disperse is of critical importance for understanding the transition to more advanced forms of sociality in arthropods. Indeed, one primary route to permanent sociality in insects and arachnids involves the suppression of dispersal in juveniles (e.g. subsocial route Kullmann 1972; Wickler & Seibt 1993; Lubin & Bilde 2007). However, the proximal mechanisms driving the decline of social cohesion and the onset of dispersal in temporary group-living arthropods are still poorly understood.

Spiders offer a relevant model to explore this question. The vast majority of the 48, 000 species described so far are solitary at adulthood but transient gregariousness at the earliest developmental stages is a common, if not universal, life-history trait in spiders (D'Andrea 1987; Horel et al. 1996; Yip & Rayor 2014) (S1 Table page 64). The duration of the gregarious phase in spiderlings is a plastic trait, which depends on the interplay between processes associated with maturation and the response to environmental fluctuations, notably in food availability (Ruttan 1990; Gundermann et al. 1993; Schneider 1995). Interestingly, about 30 species of spiders have developed a permanent social life characterized by the existence of cooperative brood care, hunting and web building (Avilés 1997). Eighteen independent derivations of sociality have been identified in spiders (Lubin & Bilde 2007), suggesting the existence of conserved and robust mechanisms at the origins of sociality in this taxa. A favored route to permanent sociality in spider implies a loss of premating dispersal and involves the extension

of social cohesion among spiderlings (Avilés 1997; Lubin & Bilde 2007). It is therefore important to unravel what mechanisms trigger the loss of social cohesion in species lacking permanent sociality. Most earlier work on dispersal behaviors in solitary spiderlings investigated the influence of habitat quality on dispersal strategies (Bonte & Saastamoinen 2012). It was shown, for instance, that the decision of spiderlings of *Erigone atra* to engage in short-distance (rappelling) or long-distance (ballooning) dispersal depended on the temperature experienced during early development (Bonte et al. 2008). Very little is known however on how the entire groups of spiderlings may disband in the first place. One likely reason for this is that the gregarious stage in solitary spiderlings is so transient that it attracted very little research attention (Wise 1995).

The transition to permanent sociality not only requires the suppression of dispersal but also the maintenance of tolerance. Indeed, spiderlings at their earliest developmental stage show mutual attraction and social tolerance. This strongly contrasts with post-dispersal spiders of solitary species that behave aggressively towards conspecifics and where agonistic interactions can escalate to cannibalism (Trabalon et al. 1998). The concomitant decline in social cohesion and the loss of tolerance in solitary spiders invites questions regarding the causal relationship. Because dispersal is accompanied by social intolerance, it is sometimes believed that the progressive changes in the nature of social interactions trigger group dissolution (Krafft et al. 1986; Kim 2000). However, these conclusions often rely on circumstantial evidence based on coincidental observations and empirical evidence for a causal relationship between dispersal and aggression is limited and mixed (Wickler & Seibt 1993).

Here, we investigated the proximal mechanisms of dispersal in gregarious spiderlings of the European solitary web-building spider *Agelena labyrinthica*. The genus *Agelena* comprises 60 species including two social species, *A. consociata* and *A. republicana* (Avilés 1997). Like approximately half of spider species in temperate latitudes (Schaefer 1987), females of *A. labyrinthica* lay a cocoon in late summer and juveniles emerge next spring after a winter diapause of several months.

In the present study, our first aim was to identify the proximal mechanisms driving the decline in social cohesion. We combined experimental and modelling approaches to elucidate whether the initiation of dispersal requires changes in the nature of interactions among siblings, or whether, in contrast, an alternative mechanism, independent of the social context, can explain group dissolution. We next deployed a series of behavioral assays along with the characterization of the chemical signatures of individuals to ask what conditions are required

for the onset of aggressiveness in spiderlings. We tested the hypothesis that the sharp decline in social tolerance observed in spiderlings resulted from social isolation consecutive to dispersal. Our overarching goal was to determine whether the loss of social tolerance is a cause, or a consequence, of dispersal in spiderlings.

RESULTS

Onset of dispersal

We first aimed to monitor the onset of dispersal in gregarious spiderlings. We introduced groups of four spiderlings in 4-compartment experimental arenas for 17 consecutive days. Spiderlings initially formed a stable and dense cluster for the first five days (Fig 1A, B). From Day 5 onwards, the interindividual distance progressively increased until a value corresponding to the distance expected if individuals were randomly distributed. We needed to verify that the initial aggregation was not a response to a novel and stressful environment and that the increase in interindividual distances did not result from an acclimation to the set-up. To this end, we maintained spiderlings in breeding dishes for five or ten days before their introduction to experimental arenas and we found that they displayed no initial phase of aggregation (Fig 1A). Also, the periodic removal of silk had no impact on the dynamics of dispersal (S1 Fig page 70). This confirmed that the progressive decline in social cohesion resulted from maturational processes that occurred in the first five to six days following emergence.

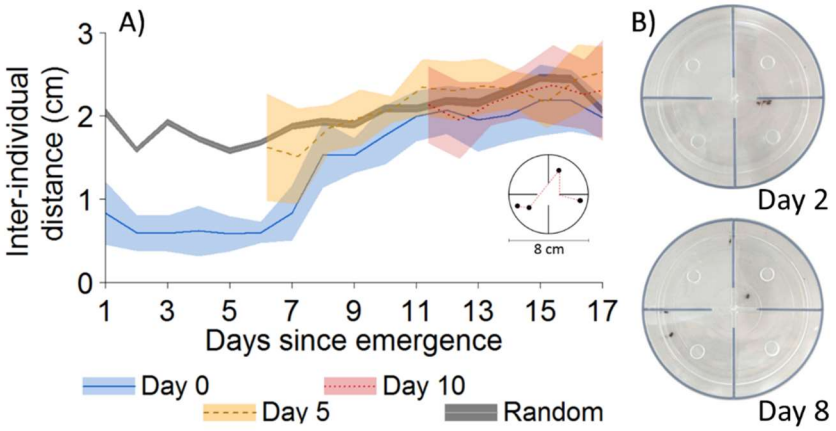


Figure 1. Dynamics of dispersal in spiderlings of *A. labyrinthica*. A) Mean interindividual distance as a function of days in groups of four spiderlings introduced to an experimental arena immediately upon emergence (blue, N=10) or five days (yellow, N=10) and ten days (red, N=9) after emergence. The grey line represents the interindividual distance expected under a random distribution of four individuals. Colored bands are 95 % CI. Inset: Spiderlings were introduced in a circular arena partitioned into four compartments. For groups, we computed the interindividual distance as the shortest distance to connect all four individuals (red dotted line). B) Photos representing the spatial distribution of spiderlings in the experimental arena before (Day 2) and after dispersal (Day 8). The inner and outer walls of the arena are highlighted in dark grey on the photos for illustrative purposes. Relevant data values are included in S1 Data.

Spiderlings exhibit a developmental switch in locomotion

We next examined how ontogeny influences mobility, as the onset of dispersal is accompanied by an increase in locomotion. Individuals introduced alone or in groups to experimental arenas remained mostly motionless for about five days before they gradually increased their mobility over time (Fig 2). In addition, a significant correlation in the first burst of activity was found between siblings tested alone or in groups (Figs. 2, S2 page 70; Spearman's rank correlation: *S*=933, *rho*=0.47, *P*=0.026). This showed that social interactions played no role in the increase in mobility observed in dispersal arenas.

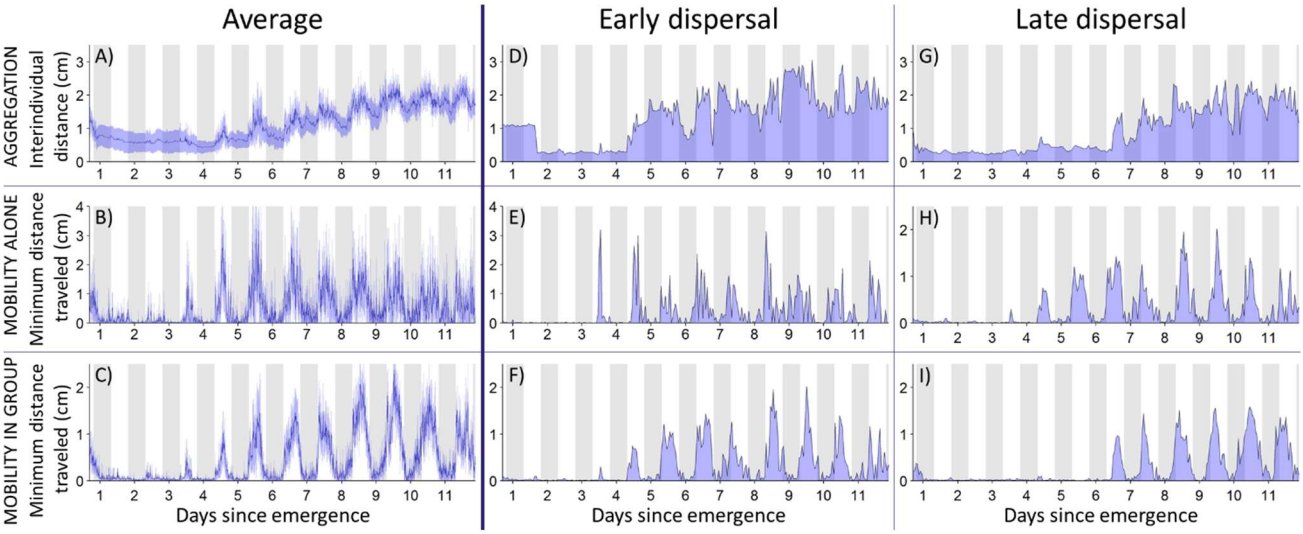


Figure 2. Within-cocoon synchronization and between cocoons variability in the onset of locomotion. The interindividual distance and the level of mobility were determined from the spatial coordinates of spiderlings introduced to dispersal arenas photographed every ten minutes for 12 consecutive days. (A) Average (± 95% CI, N=14) mean interindividual distances in groups of four spiderlings introduced to dispersal arenas. (B-C) Average (± 95% CI) activity level of siblings tested alone (B) (N=14) or in groups (C) (N=14). The grey shading indicates nocturnal phases. (D to I) Interindividual distance and mobility level in spiderlings from two representative cocoons differing in their timing of dispersal. Relevant data values are included in S2 Data.

Mutual attraction does not decline over time

To gain insights into the mechanisms underlying dispersal, we investigated whether the onset of group dissolution involved a reduction in the strength of mutual attraction over days. Indeed, earlier work demonstrated in spiderlings of *A. labyrinthica* that the formation of aggregates is an active process which relies on a modulation of individual behaviors depending on the number

of conspecifics perceived locally: the more conspecifics the higher the probability of stopping and the lower the probability of leaving an aggregate (Jeanson et al. 2005; Mougenot et al. 2012). A simple and efficient means to demonstrate interattraction is to show that the probability of moving for a stopped individual is lower when a conspecific is stopped nearby than when it is alone. At Days 1 and 8 (i.e. before and after dispersal), we introduced either single individuals or pairs of spiderlings to experimental arenas to record either the durations of stops of isolated individuals or the lifetimes of aggregates (the two spiderlings were considered to be aggregated if their interindividual distance was equal or less than 10 mm). We superimposed the paths of two individuals tested alone to determine the lifetime of theoretical aggregates that would have formed randomly without any social interaction (S3 Fig page 71). Irrespective of age, the lifetimes of experimental aggregates were about two times larger than the lifetime of theoretical aggregates (Fig 3A). This showed that the influence of a conspecific on the probability of moving did not change with age.

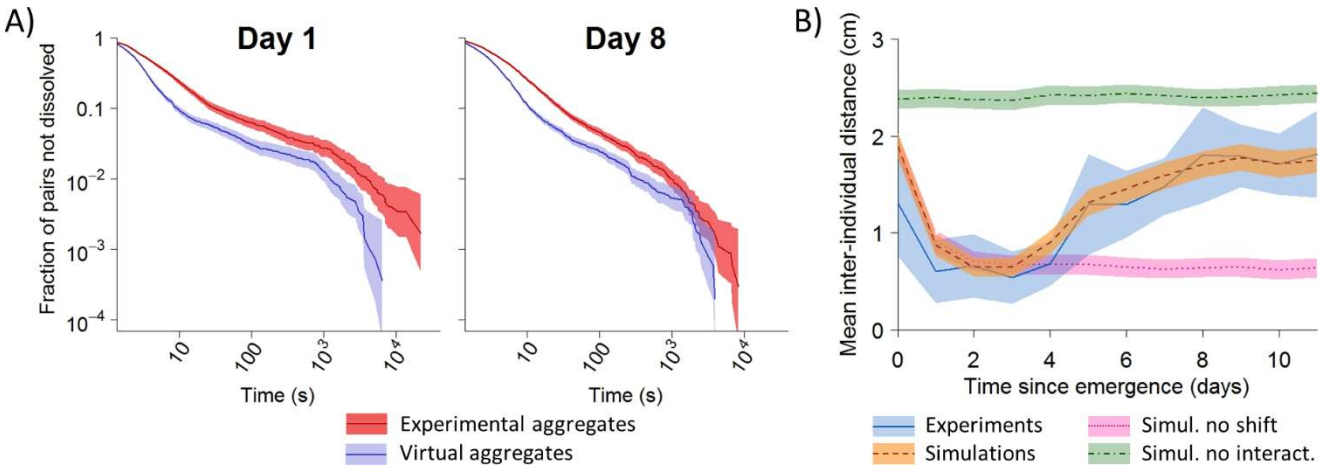


Figure 3. Dispersal results from an increase in mobility and not from a change in mutual attraction. A) Survival curves of the lifetime of aggregates in experimental (red) and virtual (blue) pairs of spiderlings before (Day 1) or after dispersal (Day 8). No difference in hazard ratios (i.e. ratios between extinction rates of experimental and theoretical distributions) [95% CI] was demonstrated over time (Day 1 = 1.52 [1.43-1.62], Day 8 = 1.47 [1.41-1.53]). Colored bands represent 95% confidence intervals. Relevant data values are included in S1 Data. B) Dynamics of dispersal in experiments (blue, N=14) and simulations (N=1000 for each condition) implementing no developmental shift in mobility (pink), no interattraction (green) or, in contrast, incorporating these two rules (orange). Colored bands are 95% CI. Relevant data values are included in S1 and S2 Data.

The mean (± SD) proportion of contacts lasting more than one second was greater when

spiderlings stopped in the presence of a conspecific (Day 1: 0.52 ± 0.03, N=10; Day 8: 0.56 ± 0.02, N=10) than the values expected if individuals stopped next to each other by chance (Day 1: 0.39 ± 0.03, N=8; Day 8: 0.44 ± 0.03, N=11) (two-way ANOVA: $F_{1,35}$=18.23, P<0.001). We found no influence of testing day on the proportions of long stops between Day 1 and Day 8 (two-way ANOVA: $F_{1,35}$=2.35, P=0.13). Overall, both the probabilities of stopping in presence of a sibling and of leaving an aggregate remained constant over time. This means that the decline in aggregation cannot be attributed to a reduction in the strength of mutual attraction.

An increase in mobility is sufficient to trigger dispersal

We used a numerical model to test the hypothesis that an increase in individual locomotion with age was sufficient to induce dispersal. From data collected for single spiderlings in the present study, we estimated that the probability of moving increased by 1.95 between Day 1 and Days 4-6 and remained constant afterwards (a detailed description of parameter estimation and model implementation is provided in the Supplementary Materials, S2 and S3 Tables page 66, S4 and S5 Figs pages 72-73). We obtained a close quantitative match in dispersal dynamics between experiments and simulations that included both mutual attraction and the shift in mobility on Day 4 (Fig 3B). Simulations without social interactions (i.e. spiderlings behaving as if alone) confirmed that the initial aggregation required mutual attraction. Similarly, simulations implementing no ontogenic switch in locomotion also showed, as expected, a total suppression of dispersal (Fig 3B). Taken together, these results provided support for our assumption that increased mobility is sufficient to trigger dispersal, which requires no changes in social behaviors.

Social isolation triggers aggressiveness

If no loss of tolerance precedes dispersal, what triggers the onset of aggression? Considering that dispersal induced a significant decrease in contact rates among conspecifics, we hypothesized that a reduction in social interactions plays a critical role in the initiation of aggressive interactions. To test our hypothesis, we maintained unfed spiderlings either in isolation or in groups since their emergence from the maternal cocoon (S6 Fig page 74). Pairs of unfamiliar siblings were then introduced in small circular arenas after 5, 10, 15 or 20 days. Over a period of five days we recorded the occurrence of deaths, which were mainly due to cannibalism, which is the most extreme form of aggression. Cannibalism was rarely observed in pairs of spiderlings raised socially until the test (Fig 4A). This was true even at 20 days, an age at which natural dispersal has long occurred. In contrast, the frequency of cannibalism

increased with the time spent in isolation for siblings that experienced no social interactions since hatching. Similarly, individuals maintained socially for five days before being placed alone also displayed an increase in the rate of cannibalism with the time spent in isolation (Fig 4A).

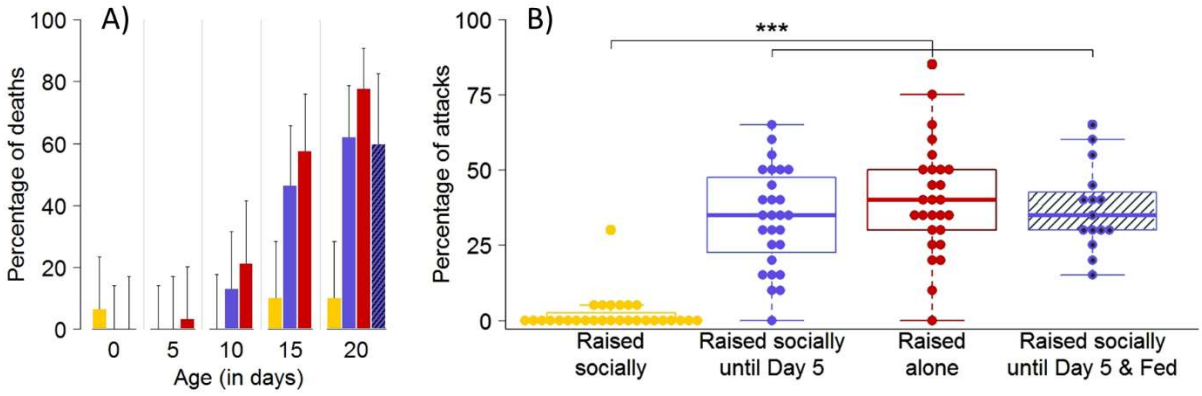


Figure 4. **Social isolation triggers cannibalism and aggressiveness.** (A) Proportion (± 95% CI) of deaths in pairs of spiderlings as a function of time (days) since emergence. Unfed spiderlings were maintained in groups (yellow bars), in groups for five days before being placed in isolation (blue bars) or alone (red bars) before their introduction to test arenas. The hatched bar gives the rate of cannibalism in pairs 20-day-old spiderlings raised socially for five days before being placed alone but that were fed three times. Sample size ranged between 24 and 30 replicates for each condition. For statistical analysis, see S3 Table (page 66). (B) Boxplots of the proportions of aggressive encounters (bite attempt, effective bite or chasing) between 20-day-old spiderlings raised in groups and unfed (yellow), raised in groups for five days before being placed in isolation (unfed: blue, fed: blue hatched) or maintained alone and unfed (red). A dot gives the proportion of aggressive encounters for each pair. Horizontal line in each box represents the median, and the lower and upper hinges indicate the first and third quartiles. Lower and higher whiskers extend to the most extreme values within 1.5 interquartile ranges from the first and third quartiles respectively. Significant difference is indicated by *** (Dunn's test, $P<0.001$). Relevant data values are included in S1 Data.

An absence of cannibalism does not necessarily imply the existence of peaceful interactions, as aggression in spiders does not necessarily escalate to cannibalism. We thus needed to confirm that spiders maintained in groups behaved less aggressively than spiders that experienced social isolation. Using video-recordings of experimental arenas, we observed the first twenty encounters in each pair to compute the proportion of aggressive interactions (bite attempt, effective bite or chasing) at Day 20. Spiderlings that were maintained in isolation displayed more aggressive interactions (about 40%) than spiders raised in groups (about 2%) (Fig 4B)

(Kruskal-Wallis test: W_3=54.28, P<0.001). All these results indicated that social isolation triggered the onset of aggressiveness and that the rate of cannibalism gradually increased with time spent alone.

Feeding does not suppress the impact of social isolation on cannibalism

Under the assumption that starvation promotes aggressiveness (Petersen et al. 2010), we explored the influence of nutritional state on the rate of cannibalism. Indeed, it could be argued that isolated spiderlings incurred more energetic costs than conspecifics maintained in groups and that the difference in body condition between spiderlings raised alone or socially could explain, at least partly, their differences in aggressiveness. Silk-laying represents a possible important source of energetic costs as the production of silk has important metabolic and immune consequences (Gonzáles et al. 2015). In the spider *Agelena limbata*, for instance, the cost of web construction requires up to 20 times the daily maintenance energy of an adult (Tanaka 1989). Because spiderlings laid silk on the bottom of the breeding dishes, it was conceivable that individuals in groups shared the investment in silk deposition and experienced reduced costs in comparison to single individuals. Spiderlings fed with one fruit fly per week showed a similar level of aggression and cannibalism than unfed individuals after 20 days of isolation (Fig 4, Dunn's test: Z=-0.43, P=0.34). This indicates that a reduction in the level of starvation cannot compensate the impact of social isolation on aggressiveness.

Dispersal leads to social isolation and cannibalism

No cannibalism was observed in dispersal assays because the presence of walls prevented full dispersal, which resulted in the maintenance of residual interactions after the onset of dispersal. Indeed, spiderlings still spent around 10-15% of their time in close proximity (<6 mm) to a conspecific after Day 9 (S7 Fig page 75). To further establish the close relationship between dispersal, social isolation and cannibalism, we introduced groups of four spiderlings to large open arenas (diameter: 29 cm) for two weeks. The dynamics of dispersal were similar in both types of arenas but, as expected, spiderlings dispersed further apart in large arenas than in smaller dispersal arenas (Fig 5 A). After 17 days, we found that spiderlings from the large open arenas showed a rate of cannibalism matching the score obtained for spiderlings maintained in isolation for two weeks and much larger than the rate measured in spiderlings maintained socially in breeding dishes or in dispersal arenas (Fig 5 B).

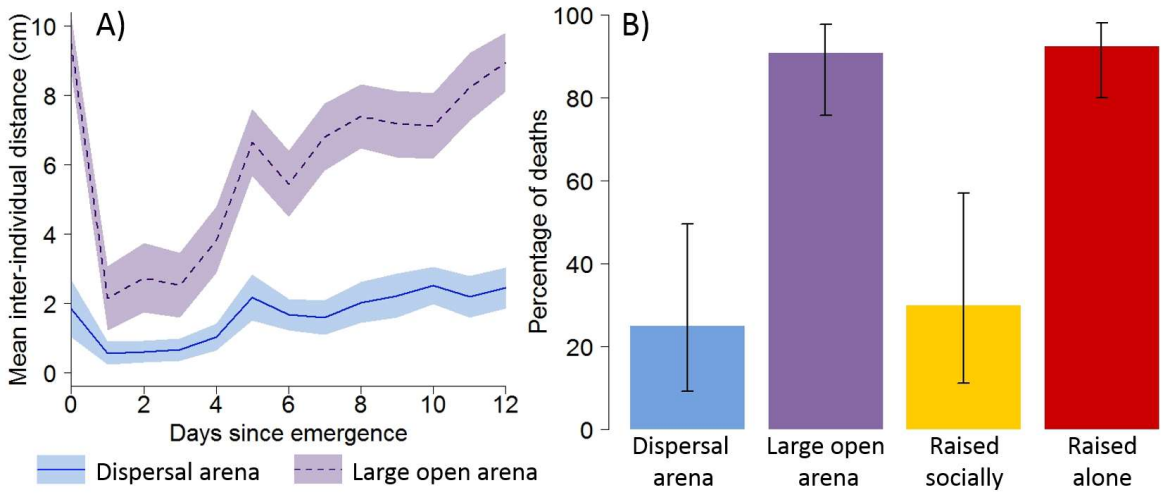


Figure 5. A reduction in social contacts after dispersal results in increased cannibalism. A) Mean interindividual distance as a function of days in groups of four spiderlings introduced to dispersal arenas (diameter=8cm) or to large open arenas (diameter=29 cm). Colored bands are 95% CI. B) Proportion (± 95% CI) of deaths in pairs of unfed spiderlings that were maintained for 17 days in groups of four individuals in dispersal arenas (N=12), in groups of four in large open arenas (N=22), raised socially (N=10) or alone (N=27) in breeding dishes before their introduction to test arenas to record cannibalism. Relevant data values are included in S1 Data.

Early social experience influences aggressiveness toward a prey

We next determined whether social isolation influenced the level of aggressiveness toward a prey. No difference in the reaction time (time elapsed before the spider moved after the prey was introduced) was demonstrated between spiderlings raised alone (mean ± SD=0.66 ± 2.09, N=21) or socially (median=0.43 s, mean ± SD =1.31 ± 1.22, N=22) (*t*-test: t_{41}=1.71, *P*=0.09). Interestingly, the latency before the first bite was almost five times shorter for spiderlings raised alone (mean ± SD=6.12 ± 8.99, N=21) than for those raised socially (mean ± SD=28.05 ± 28.31, N=22) (*t*-test: t_{41}=4.45, *P*<0.001) (Fig 6A). Importantly, all spiderlings, raised in isolation or in groups, seized the prey in less than 3 minutes. Social experience had no detectable influence on the level of activity measured as the fraction of time spent moving in an open arena during 30 minutes (*t*-test: t_{51}=1.56, *P*=0.12) (Fig 6B). Also, we found no difference in the latency to resume movement after receiving an aversive stimulus (air puff) between spiderlings that experienced social interactions (mean ± SD=194.97 ± 205.45, N=21) or not (mean ± SD=303.5 ± 339.08, N=21) (*t*-test: t_{63}=1.13, *P*=0.26) (Fig 6C). Altogether, these results provided lines of evidence that the early social context influenced aggressiveness, at least toward a prey, but not the general level of activity.

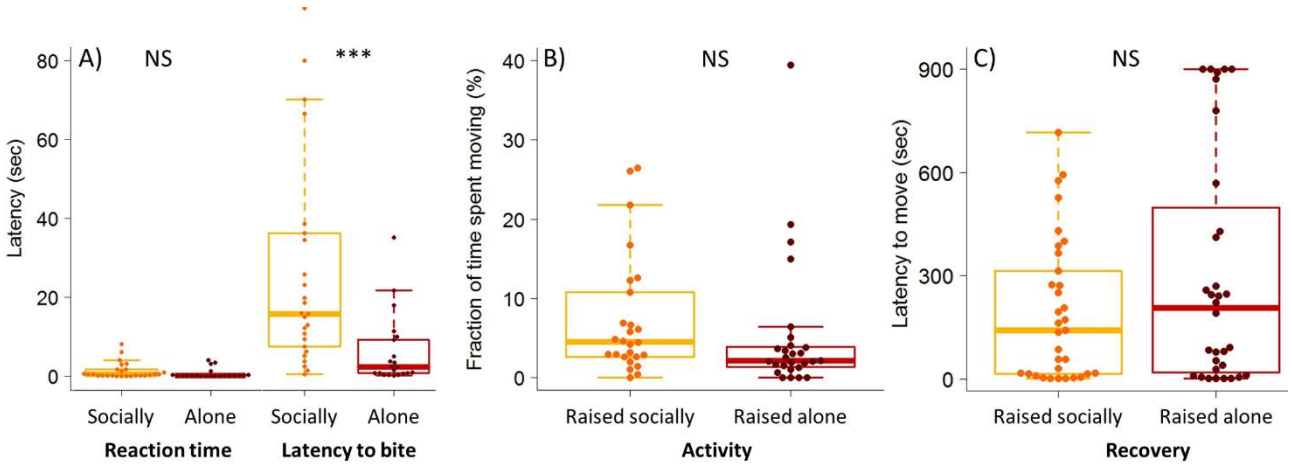


Figure 6. Social isolation influences aggressiveness toward a prey but not the activity level nor the latency to recover after an aversive stimulation. (A) Reaction time and latency to bite a prey introduced to a breeding dish containing a single spiderling raised socially (N=22) or in isolation (N=21) for 15 days before the test. (B) Fraction of time spent moving by single spiderlings in an open arena (diameter: 55 mm) for 30 minutes after they were raised alone (N=27) or in groups (N=26) for 15 days. (C) Latencies to resume activity after being stimulated with an air puff for individuals raised socially (N=33) or alone (N=32). In each box plot, a dot indicates the score of each spiderling. Horizontal line in each box represents the median, and the lower and upper hinges indicate the first and third quartiles. Lower and higher whiskers extend to the most extreme values within 1.5 interquartile ranges from the first and third quartiles respectively. Significant difference is indicated by *** (*t*-test, $P<0.001$), NS indicates non-significant differences. Relevant data values are included in S1 Data.

Social isolation impairs the response to social cues

One hypothesis to account for an effect of isolation on social interactions implies communication. Indeed, an increase in aggression between siblings might imply that social deprivation altered the way individuals perceived conspecifics. Because communication involves an emitter and a receiver, we tested whether social deprivation impacted the emission of signals and/or the response to social cues in spiderlings. We first examined whether isolation modified the nature of signals produced by spiders. The regulation of many social activities in spiders relies on chemical compounds bound to the cuticle (Blomquist & Bagnères 2010). Hydrocarbons are an important class of cuticular compounds that have been repeatedly shown to play major roles in communication in arthropods. Several factors including age, sex, nutritional status, social context and fluctuations in abiotic conditions are known to cause qualitative and quantitative changes in the blend of cuticular hydrocarbons. Earlier work in spiders revealed the existence of substantial differences in cuticular profiles before and after

molting events associated to increased aggressiveness (Trabalon et al. 1996; Lesne, Trabalon, et al. 2016). We used gas chromatography to characterize the chemical signatures of spiderlings that experienced isolation compared with those reared socially. Our analysis revealed quantitative variations in the cuticular profiles of spiderlings from distinct cocoons but we found no consistent differences between siblings raised socially or alone (S5 Table page 68, S8 and S9 Figs pages 75-76). This suggested that dissimilarities in the signatures in hydrocarbons were not responsible for differences in aggressiveness in pairs of spiderlings exposed to different social contexts. We next examined whether social deprivation altered the processing of cues emitted by conspecifics. On Day 20, we paired one spiderling raised socially for 5 days and then alone for 15 days with one sibling raised socially for 20 days. Spiderlings from each treatment were individually marked with paint and introduced to a small arena for five days. About 40% of interactions were aggressive and spiderlings raised alone initiated almost all attacks (85%, χ^2_{17}=60.34, P<0.001). After five days, 45% of spiderlings raised in groups were cannibalized against 10% of individuals that experienced isolation (χ^2_1=4.45, P=0.035), relevant data values are included in S1 Data. This provided evidence that isolation impacted the way spiderlings responded to social cues.

DISCUSSION

In this study, we investigated the causal relationship between the onset of dispersal and aggression in spiderlings of a solitary species. The main findings of our study are summarized in Fig 7.

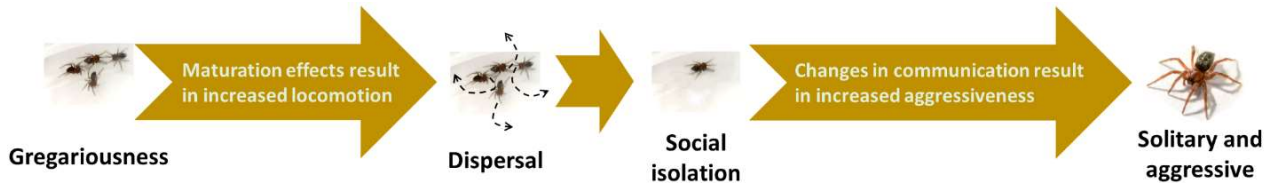


Fig 7. Schematic summary of the causal relationship between dispersal, social isolation and aggression. A maturational increase in mobility in gregarious spiderlings triggers dispersal that results in social isolation which, in turn, elicits aggression due to changes in the way individuals responded to signals from conspecifics.

Gregariousness is a plastic trait

After an initial phase of intense aggregation of about five days, spiderlings progressively dispersed (Figs 1-3). Our results provided evidence that an ontogenic shift in locomotion, which was shown to be independent of the social context, was likely sufficient to trigger dispersal in spiderlings. In spiders, the duration of the gregarious phase is a highly plastic trait that notably depends on food availability: a high density of prey typically delays the onset of dispersal and reduces the level of aggression (Krafft et al. 1986; Ruttan 1990; Schneider 1995; Pourié & Trabalon 1999; Kim 2000). It is generally agreed that such extended social tolerance results from a better nutritional state granted by the reduction in competition with regards to food supply (Rypstra 1986; Gundermann et al. 1993). We introduce here an additional and non-mutually exclusive hypothesis. In arthropods, hunger level is well-known to control the locomotion of individuals, which generally increase their movement upon starvation (Scharf 2016). In the spiders *Hogna helluo* and *Dolomedes triton*, the locomotory activity is influenced by the feeding regime and food-limited individuals travel further than well-fed conspecifics (Walker et al. 1999; Kreiter & Wise 2001). In arachnids, starvation also lessens the affinity for silk and increases the likelihood of moving on the web periphery (Bernard & Kraff 2002; Krafft & Cookson 2012; Le Goff et al. 2012)s. Altogether, this indicates that food availability influences movement patterns in spiders. We propose that a high density of prey limits the need to move over long distances for hunting and increases the frequency of social interactions (Rypstra 1986). The exposure to social interactions might favor the maintenance of amicable

interactions among otherwise more aggressive spiders. In *Coelotes terrestris* for example, the confinement of spiderlings in restricted enclosures with abundant prey can drastically reduce the rate of cannibalism and can even lead to the formation of incipient societies with reproduction among adults (Gundermann et al. 1993). Therefore, food availability might shape the level of tolerance directly by its action on body condition and indirectly via social exposure.

Social contacts are necessary for social tolerance

In line with our previous argument, we demonstrated that spiderlings that experienced social isolation were much more aggressive toward siblings than those reared socially (Figs 4, 5). This suggested that social intolerance was a consequence, not a cause, of dispersal. In a diversity of taxa, the frequency of social interactions plays an important role in the modulation of social behaviors. For instance, crowding associated with an increase in tactile stimulation induces cannibalism in the larval tiger salamander *Ambystoma tigrinum* (Hoffman & Pfennig 1999) or, in contrast, elicits behavioral gregariousness in the otherwise solitary locust *Schistocerca gregaria* (Simpson et al. 1999). Here, we showed that social contacts are required to preserve social tolerance. The need for extensive social interactions for the maintenance of tolerance is possibly an overlooked and general principle that can reconcile many observations in spiders, with the possible exception of spiderlings of *Latrodectus* that behave aggressively before dispersal (Johnson et al. 2010). For instance, species typically show a transient gregarious phase immediately upon hatching after they experience intense contacts in the cocoon, where they are densely packed, for several consecutive days or months. Also, the female in subsocial species provisions her offspring by sharing prey or laying trophic eggs (Assi-Bessekon et al. 1992; Yip & Rayor 2013). In doing so, the mother fosters prolonged interactions among spiderlings and this likely contributes to the preservation of social tolerance for relatively longer periods of time in comparison to species where maternal care is absent.

The indication that extended social contacts are required for the maintenance of social tolerance in spiderlings invites question regarding the underlying mechanisms. The impact of social isolation on physiological and behavioral traits has been documented in vertebrates and also in invertebrates, albeit to a lower extent (Lihoreau & Rivault 2008; Schausberger et al. 2017). A deprivation of social contacts is notably known to influence the expression of aggressive behaviors such as in the crayfish *Cherax destructor* (Hemsworth et al. 2007) or in the field cricket *Gryllus bimaculatus* (Stevenson & Rillich 2013; Kuriwada 2016). Here, we found that individuals raised alone attacked prey more rapidly than siblings maintained in groups and, also, that socially deprived spiderlings initiated most aggression when paired with a sibling raised

socially (Fig 5, 6). This suggests that repeated contacts among spiderlings are necessary to preserve the ability to process and interpret conspecifics' cues, possibly learnt during early ontogeny. In spiders, the expression of tolerant behaviors requires the processing of chemical information as evidenced, for example, in the wolf spider *Geolycosa turricola* where spiderlings with impaired chemoreception perform more aggression than do untreated individuals (Miller 1989). In the highly integrated colonies of ants, the social isolation of workers impairs nestmate recognition because of a partial loss of the internal template used to discriminate nestmates from non-nestmates (Boulay & Lenoir 2001; Signorotti et al. 2015). Here, the analysis of the chemical signatures of spiderlings revealed similar profiles between spiderlings raised alone or in groups, which strongly suggested that social isolation influenced the processing, not the emission, of social cues. Social isolation apparently induced a loss of the ability to respond amicably to cuticular compounds carried by siblings. This could also partly explain the general rise in aggression following the first molt after dispersal, which coincides with massive changes in the cuticular profiles (Pourié & Trabalon 1999; Lesne, Trabalon, et al. 2016). A mismatch in the chemical signatures of siblings from different developmental stages is thus expected to elicit increased agonistic behaviors.

A high level of aggressiveness is considered to be the default condition in the field cricket *Gryllus bimaculatus* and the low aggression reported in grouped individuals is a manifestation of social subjugation resulting from the expression of loser effects (Stevenson & Rillich 2013). In spiderlings, no aggressive interactions were observed before dispersal and the contribution of loser effects is unlikely to explain the high tolerance observed in gregarious spiderlings. So far, our preferred hypothesis involves habituation to social cues that first starts in the cocoon when spiderlings are densely packed before hatching and that continues during the gregarious phase. The reduction of the rate of social interactions after dispersal possibly induces individuals to forget social cues and initiate aggression.

Transitions to permanent sociality

One main route to permanent sociality in spiders involves the extension of the period of juvenile tolerance (Shear 1970). Our study showed that a decline in the rate of social interactions triggers the loss of tolerance in solitary spiderlings. Comparative work would now be particularly recommended to investigate how juveniles of social spiders respond to social isolation. Our prediction is that social spiders are less sensitive to social deprivation than phylogenetically related species of solitary spiders (e.g. *A. labyrinthica* vs. *A. consociata*). Indeed, tolerance apparently shows less plasticity in social than in solitary species. For example, adults of the

social species *Mallos gregalis* starved to death rather than resorting to cannibalism (Jackson 1980) while a reduction of prey availability incites cannibalism in solitary spiders (Wise 2006). Empirical support to our prediction would raise questions about the proximal changes in the processing of social cues associated with the transitions to permanent sociality in spiders and that lead to tolerance towards conspecifics. Interesting avenues for reflection are provided by studies in halictine bees, which also display a diversity of social structures, and where evolutionary transitions between solitary and social living have been showed to be accompanied by changes in the sensory systems involved in signal perception (Wittwer et al. 2017).

Conclusion

Spiders are key actors in the regulation of terrestrial ecosystems (Nyffeler & Birkhofer 2017). Among the many facets of their biology that are still poorly understood, their transient gregariousness only received little attention. This is surprising given that this life-history trait is shared by most, if not all, species of spiders. Our results revealed a counter-intuitive mechanism to explain such a social transition: the increased aggression towards conspecifics is a consequence, not a cause, of dispersal in spiderlings. We further demonstrated the fundamental role of extended social contacts on the maintenance of tolerance and that the onset of aggression relies on a shift in the way spiderlings processed the signals emitted by conspecifics. Given the robustness of the mechanisms involved in aggregation, our findings are expected to be valid for the vast majority of solitary spiders. Overall, our study offered new insights into the mechanisms of dispersal in a species with transient sociality and opens new avenues for understanding the routes to permanent sociality.

MATERIALS AND METHODS

Ethics statement. This work complies with the current laws in France on the use of invertebrates in research.

Model species. *A. labyrinthica* (Agelenidae, Clerck 1758) is a solitary web-building spider widely distributed across southern and central Europe. Females usually lay one to three cocoons containing an average of 80-120 eggs in late summer. Hatching occurs inside the cocoon after a period of incubation of about 20 days. At this stage, larvae show little mobility and obtain their nutrients from egg yolk. This first instar lasts one week and ends with a first moult in the cocoon (second instar). Spiderlings then enter a winter diapause until early spring when they emerge from the maternal cocoon and remain gregarious for a few days prior dispersal (Mougenot et al. 2012). Second-instar spiderlings are mobile, produce silk and display hunting behaviors toward prey (Lesne, Trabalon, et al. 2016). The average body length (prosoma+opisthosoma) of 2nd instar spiderlings is 2.5 ± 0.29 mm (mean ± standard deviation, N=60, Mougenot et al. 2012). We used a total of 46 cocoons collected in southwest France in 2016, 2017 and 2018 (13 cocoons were collected near Marquefave: 43°19'N; 1°15'E, 13 cocoons near Lézat-sur-Lèze: 43°16''N; 1°20'E, 6 cocoons from La Roquille: 44°47'N; 0°14'E, 8 cocoons near Duras: 44°40'N; 0°11'E and 6 cocoons from Ramonville Saint Agne: 43°32'N; 1°29'E). After field collection, cocoons were maintained in a cooled incubator at 4°C in darkness to simulate winter diapause until the beginning of experiments. When needed, cocoons were removed from the incubator and gently opened with callipers to extract spiderlings. Opening the cocoons rather than letting spiderlings emerge spontaneously guaranteed that siblings all experienced the same social context before being used in behavioral assays. The cocoon used in this study contained 103 ± 37 spiderlings (mean ± standard deviation) (median=97; minimum=10; maximum=206; N=32). Hereafter, we referred to the day of opening as the day of emergence or Day 0. Only 2nd-instar spiderlings were used. Spiderlings tested in groups were always siblings and never fed during experiments unless otherwise stated.

Onset of dispersal. These experiments aimed at precisely monitoring the onset of dispersal in groups of spiderlings. Five cocoons (two from Marquefave, two from la Roquille and one from Duras) maintained in the incubator since October 4th 2017 were opened between January 4th and 6th 2018. Spiderlings from each cocoon were randomly assigned to one of three treatments:

- groups of four individuals were introduced to a dispersal arena (see below) on the day of emergence (Day 0) (N=10),

- groups of eight spiderlings were maintained in a breeding dish (transparent plastic Petri dish, diameter: 55 mm, height: 15 mm) for five days. On Day 5, the groups of eight spiderlings were separated in two groups of four spiderlings that were introduced to dispersal arenas (N=10),
- groups of eight spiderlings were maintained in a breeding dish for 10 days. On Day 10, the groups of eight spiderlings were separated in groups of four spiderlings that were introduced to the dispersal arena (N=9).

The breeding dishes were maintained in a climate-controlled room (24 ± 1 °C, 35%RH) under a 12:12 h light: dark cycle (light at 8:00 and dark at 20:00).

The dispersal arenas consisted of transparent plastic dishes (diameter: 80 mm, height: 26 mm) partitioned with transparent walls into four compartments of equal surface area. The ends of the walls were removed (diameter: 20 mm, height: 3mm) at the center of the arena to allow spiderlings to move between compartments (Fig 1). The arena was covered with a lid to prevent spiderlings from escaping. Four holes (diameter: 7 mm) were drilled in the lid (one hole above each compartment) for introducing spiders to the arena. One spider was introduced to each compartment and each hole was then covered with a transparent glass microscope slide. In offering a more complex environment than an open arena, an arena partitioned into four quadrants allowed each spider the opportunity to settle in a quadrant. Also, the junctions between the inner and outer walls formed corners that are generally attractive for arthropods, including spiders. The formation of an aggregate comprising all individuals in a partitioned arena thus lent additional support for the contribution of social interactions in clustering. Partitioned arenas were also preferred for logistical reasons as they minimized the use of lab space. To reduce any spatial heterogeneity that might influence behaviors, we placed arenas in a white box (650 x 650 x 650 mm) in a climate-controlled room (24 ± 1 °C, 35%RH) under a 12:12 h light: dark cycle (light at 8:00 and dark at 20:00). Arenas and breeding dishes were watered every two days with an atomizer. Each arena was photographed three times a day at 9:00, 14:00 and 18:00 for 17 consecutive days. From these pictures, we computed the mean nearest-neighbor distance between spiderlings considering the presence of walls (see inset Fig 1) (*i.e.* an individual that moved from one compartment to another necessarily went through the center of the arena). The three measures of the mean nearest-neighbor distances obtained every day were then averaged to estimate the daily level of aggregation. We next examined to what extent the level of aggregation observed in the experiments differed from the level of aggregation expected under the hypothesis that individuals did not interact (i.e. random distribution of individuals in the arena). We employed the data from the groups introduced to

dispersal arenas at Day 0 and surveyed until Day 17. For each day, we used the coordinates of four individuals that were drawn randomly from four (out of ten) different arenas to compute the mean nearest-neighbor distance. This procedure was repeated 500 times to obtain the random level of aggregation. The comparison between groups introduced at Day 0 and groups introduced at Days 5 and 10 allowed us to disentangle the possible role of novelty, habituation or the presence of silk from the influence of maturation on the initiation of dispersal.

Mobility patterns. This experiment aimed to characterize the changes in mobility during ontogeny. Ten cocoons (three from Marquefave, two from la Roquille, three from Duras and two from Lézat-sur-Lèze) maintained in the incubator since October 8th 2017 were opened between February 13th and 18th 2018. From each cocoon, single spiderlings (N=14) or groups of four individuals (N=14) were introduced to dispersal arenas. Single individuals were placed randomly in one compartment. We photographed the arenas every 10 minutes for 12 consecutive days with a camera (Canon EOS 50D) placed under arenas. No water was provided during these experiments to prevent the formation of condensation, which would have been detrimental for image analysis. Note that we evidenced no influence of the absence of water on the dynamics of dispersal (S10 Fig page 77).

We used the function Analyze Particles of the software ImageJ 5.1 to extract automatically the coordinates of each individual from the pictures of dispersal arenas (every picture was then checked by eye to control the accuracy of detection). For single spiders, we calculated the distance covered between two successive photographs considering the presence of walls. In groups, spiderlings were not marked so it was not possible to identify each spider between consecutive pictures and to determine to what extent each individual moved between two timesteps. We estimated the distance covered by each spiderling in groups by assuming that it minimized its displacement between two time steps and we averaged the four measures to obtain the mean individual distance covered in groups. We acknowledge that our approach was rather conservative and underestimated the actual distance covered by spiderlings. However, our goal was not to obtain an accurate measure of the distance covered by individuals but we rather aim to provide a qualitative proxy to compare the mobility between spiders tested alone or socially.

In addition, we computed an index of activity over 24-hour period for the calibration of the numerical model (see below). We considered that a spider moved if its position changed by one body length or more between two consecutive photographs. The threshold for movement was set to 3 mm, which corresponds approximately to one body length. For isolated spiderlings, we

calculated for every 24-hour period the proportion of consecutive pairs of timesteps where the individual moved a minimum of 3 mm. For groups, we proceeded similarly in considering the number of spiders in each arena that moved between two consecutive timesteps. The proportions were then averaged across replicates for spiderlings tested alone or in groups.

Synchronization in the onset of activity. To confirm that social interactions were not involved in the onset of activity, we examined whether the increase occurred simultaneously for siblings tested alone or in groups. Comparing siblings allowed us to limit possible confounding effects due to maternal and/or genetic effects that might impact the onset of activity. From the pictures of dispersal arenas containing one or four spiders, we set the threshold for movement to 3 mm and we determined whether individuals moved between two consecutive time steps (10 minutes). Starting at 8:00 of the second day (i.e. after spiderlings aggregated), we considered that the onset of mobility occurred at the end of the 6-hour interval where a spider was first observed performing nine or more movements (which represent 25% or more 10-min time steps of a 6-hour interval). By doing so, we found, for example, that the onset of mobility for the isolated individual of the early cocoon represented on Fig 2 occurred at Day 3 plus 14 hours. For groups, to avoid sampling effects (*i.e.* larger probability of detecting a move in groups of four spiderlings than for single individuals), we selected randomly one spiderling at each time step and we determined whether it moved between two consecutive pictures. For example, we determined that mobility increased at Day 4 plus 14 hours for the groups of four spiderlings of the early cocoon represented on Fig 2. We then used a Spearman rank correlation test to determine whether the timings of the onset of mobility observed in siblings tested alone or in groups were correlated. A significant correlation revealed that the social context did not influence the increase in activity.

Contact rate. The movement of spiders was constrained by the presence of the outer walls of arenas, which prevented full dispersal. As a consequence, social interactions between spiderlings likely persisted over time, even after the decline of aggregation and the onset of dispersal. We assessed this effect by computing for each day and for each individual the fraction of pictures where the individual was at less than 6 mm from at least one conspecific. In spiders, chemical recognition requires a contact and involves the perception of cuticular compounds via chemoreceptors present on the distal segments of legs (Trabalon & Bagnères 2010). A threshold of 6 mm was used because this is approximately the distance required to touch each other with the legs in 2nd-instar spiderlings of *A. labyrinthica* (body length: 2.5 mm).

Interattraction. To examine whether the strength of interattraction declined over time, we used data on spiderlings from three cocoons (collected in Marquefave) maintained in the incubator since October 10th 2016 and opened on January 24th 2017. Groups of four siblings (N=30) were placed in breeding dishes (diameter: 55 mm, height: 15 mm) in a climate-controlled room (24 ± 1°C, 35% RH) under a 12:12 h light: dark cycle (light at 8:00 and dark at 20:00). Breeding dishes were watered every two days with an atomizer. On the day of testing, spiderlings were removed from the breeding dishes and introduced alone or in pairs (from the same breeding dish) to white PVC circular arenas (diameter: 44 mm, height: 3mm). The arenas were placed on white paper and covered with a glass plate to prevent spiders from escaping. To avoid any spatial heterogeneity that might bias behaviors, the arenas were placed in a white box (650 x 650 x 650 mm) with a central hole on top for recordings. Trials lasted 24 hours and were recorded continuously with a video camera (Sony Handycam HDR-XR350). During night, arenas were lighted with a red bulb. Individuals were tested on Day 1 (N=10 pairs, 8 isolated) and Day 8 (N=10 pairs, 8 isolated) (i.e. before and after dispersal).

Earlier studies showed that the contribution of interattraction to the formation of aggregates relies on a modulation of individuals' behaviors that depends on the presence of their individuals in their vicinity: the probabilities of stopping and resting times are both higher when the numbers of conspecifics were larger (Jeanson & Deneubourg 2007; Mougenot et al. 2012; Planas-Sitjà et al. 2015). We thus examined both facets to determine whether interattraction declined over age.

First, we compared the influence of conspecifics on the probability of moving for a spiderling that was stopped alone or in contact to another spider. Each 24h-movie was analyzed with the tracking software SwisTrack (v4.0) using the "Nearest Neighbour Tracking" method at a rate of 2.08 frames per second to extract automatically the coordinates of spiderlings in arenas. For each pair, we calculated the lifetimes of aggregates by considering that two individuals were aggregated if their interindividual distance was less than 10 mm for more than one second (Mougenot et al. 2012). We deliberately used a larger criterion than the one used to estimate the probability of stopping and the encounter rates (6mm) because a too stringent criterion could be detrimental for the estimation of the durations of long stops as stopped spiders sometime made very small movements. Henceforth, we refer to these pairs as real pairs. To assess the strength of interattraction, we needed to compare the values of the lifetimes obtained in real pairs against the lifetimes of aggregates that would have formed randomly without any social interactions (i.e. the duration of an aggregate formed by two spiders that would have stopped by chance in close proximity but that would not modulate the duration of their stops as a

function of the presence of a conspecific). To obtain the distribution of the lifetimes of aggregates under the null hypothesis that spiderlings did not interact, we superimposed the coordinates of spiders from the same cocoon that have been tested alone in arenas (N=14) to form virtual pairs (S3 Fig page 71). We used the same criteria as for real pairs to determine the lifetimes of aggregates in the virtual pairs. The comparison between the lifetimes of aggregates in virtual and real pairs revealed the contribution of social interactions to aggregation. For each day, we compared the survival curves of aggregates' lifetimes between real and virtual pairs using a Cox proportional hazard model (function *coxph* implemented in the package *Survival* in R) (Fig 3). The Cox proportional hazard model is a semi-parametric survival model that necessitates no specification of its baseline hazard function. The hazard ratio estimates the difference in the hazard rate (i.e. instant probability for the event of occurring at time *t*) between two samples (Moore 2016). We used the hazard ratio associated with its 95% confidence interval as a proxy to quantify the strength of interattraction. A hazard ratio of 1 indicates similar lifetimes between real and virtual aggregates. A ratio greater than 1 reveals interattraction (longer durations for real than for virtual aggregates, i.e. lower probability of leaving the aggregate). Ratio less than 1 would indicate active avoidance (i.e. higher probability of leaving an aggregate than expected by chance).

In addition to the quantification of the influence of conspecifics on stop durations, we also determined to what extent the probability of stopping was influenced by the presence of another spider. For each pair, we divided the number of contacts that lasted more than one second by the total number of contacts (a contact occurred if the interindividual distance was equal or less than six mm, see above). This proportion was used as a proxy to estimate the influence of the presence of a conspecific on the probabilities of stopping. We compared the proportions calculated for real and virtual pairs at Days 1 and 8 with a two-way ANOVA.

Numerical model. We developed a spatially explicit agent-based model written in Java. Our aim with the model was to explore the contribution of social interactions and mobility to the dynamics of aggregation and dispersal observed in our behavioral assays. To this end, we first ran simulations implementing the ontogenic shift in mobility (*i.e.* the probability of moving varied with age, see below) but not the social interactions (*i.e.* spiderlings behaved as if they were alone in the arena) to estimate the level of aggregation expected by chance. Next, we did the opposite in running simulations that implemented interattraction (*i.e*. a modulation of individual behaviors depending on the presence of conspecifics, see below) but not the ontogenic change in mobility. Finally, we ran a full model implementing both interattraction

and the changes in mobility with age. The comparison of the collective dynamics between these different conditions allowed us to determine whether the ontogenic change in mobility was sufficient to explain the onset of dispersal in our experiments.

A description of the behavioral algorithm is provided in S4 Fig (page 72) and all the probabilities and parameters used in our model are summarized in S2-S3 Tables (page 66) and in the text below. We explain below how the values implemented in the model were obtained from experiments. More technical details can be found in our earlier studies (Jeanson et al. 2003; Jeanson et al. 2005; Mougenot et al. 2012). Basically, our model implemented the movement of an individual in the arena and the rules governing social interactions.

Modelling individual movement

The modelling of individual paths requires to distinguish paths occurring at the edge of the arena (thigmotaxis) or in the centre of the arena (Jeanson et al. 2003). We considered that a spider displayed wall-following behavior when it was less than two body lengths (5 mm) from the wall (Mougenot et al. 2012). When following the walls of the arena, we considered that spiderlings had a linear movement mode with a constant probability per unit time of leaving the edge and entering the central zone of the arena. Far from the walls, the movement of spiders was modelled as a diffusive random walk (for details, see Jeanson et al. 2003). The spontaneous probability of stopping per unit of time for a moving individual differed as a function of the spatial location (close or far from the walls) (Mougenot et al. 2012). The presence of inner walls added a spatial constraint that was not present in the initial model (Mougenot et al. 2012). Here, we set the probability of stopping at the end of an inner wall to P_w=0.6 and the probability of stopping at the corner between an inner wall and the outer wall to P_c=0.4. The probability of moving for spiders stopped alone differed from the study of Mougenot et al. (Mougenot et al. 2012), which focused on aggregation dynamics for three hours while here we aimed at modelling aggregation for 11 days. We thus needed to characterize the durations of stops over longer time scales. We used the durations of stops measured for single individuals on Day 1 (see above, 'Interattraction') to compute the individual probabilities of moving. The survival curves of the lifetimes of stops for single individuals were characterized by a fast decay followed by a slow decay (Fig 3A). Such distribution indicated that the probability of moving decreased with the time spent stopped. In line with our earlier work on *A. labyrinthica* (Mougenot et al. 2012) and other species such as the cockroach *Blattella germanica* (Jeanson & Deneubourg 2007; Planas-Sitjà et al. 2015) and the fruit fly *Drosophila melanogaster*

(Philippe et al. 2016), we fitted the fraction of isolated individuals still stopped as a function of time *t* with the function:

$F(t) = \frac{e^{-\delta}}{(1+\frac{t}{\beta})^{\alpha}}$ where α, β and δ are constants [1]

From equation [1] the probability per unit of time of moving is given by:

$P_{leave} = \delta + \frac{\alpha}{\beta+t}$ [2]

We performed a nonlinear regression using the function *optim* from the package *stats* in R to fit the experimental survival curve with Function 1. A good fit was obtained for α=0.48 and β=0.74. The value of α informs on how quickly a stopped individual initiated a move and the value of β modulates the influence of the time spent stopped on the probability of moving (a high value of β implies that an individual has to stay stopped for a long before its increased staying time significantly influences its probability of moving). The addition of a constant δ (here, set to 10^{-6}) allowed the probability per unit of time of moving to plateau for long resting times (Planas-Sitjà et al. 2015).

We needed to model the observed change in mobility over time. Indeed, the experimental dynamics revealed a substantial increase in mobility around Day 4 (see results in main text, Figs 1, 2, 5A). An increase in mobility was associated with a reduction in the duration of stops, which can be modelled by an increase in the value of α (Equation 2): the larger α, the greater the probability of moving. It was not meaningful to use the lifetimes measured on Day 8 of single individuals introduced alone in experimental arenas (as we did to estimate the probability of moving on Day 1). Indeed, these experiments to measure the durations of stops on Day 8 were performed in an arena without silk and the quantity of silk is known to influence resting time in spiderlings (Lesne & Jeanson 2015). Instead, we ran simulations with single individuals to determine what increase in α at Day 4 was necessary to reproduce the experimental increase in mobility observed in isolated spiderlings. A satisfactory agreement between the experimental and simulated indices of activity (percentage of time moving) measured over days was obtained for 1.95 fold increase in the value of α at Day 4 (S5A Fig page 73).

Modelling social interactions

Modelling social interactions in the context of aggregation required to characterize the influence of conspecifics on the individual probabilities of moving for a stopped individual and of stopping for a mobile individual. In the present model, the probabilities of stopping as a function of the number of spiderlings and the probabilities of moving after a collision were borrowed from our earlier study on 2nd instar spiderlings of *A. labyrinthica* (Mougenot et al. 2012, S2 and S3 Tables page 66). It was not possible however to use the published values of the probabilities of leaving aggregates as these parameters derived from 3-hour tests while the experiments here lasted several days. We used the lifetimes of aggregates measured for pairs of spiderlings on Day 1 (see above, 'Interattraction') to compute the individual probabilities of leaving an aggregate. The survival curves of the lifetimes of aggregates were characterized by a fast decay followed by a slow decay (Fig 3A). We used Equation 1 to fit the fraction of aggregates still intact (*i.e.* no individual left the aggregate) using the same value of β than for single individuals (a similar value of β facilitates the comparison of the probability of leaving the stopped state for isolated or aggregated spiders as only the value of α changed between the two conditions, see Jeanson & Deneubourg 2007)). The best fit for pairs was obtained for α=0.57. The value of α for pairs gave the rate of dissolution of an aggregate but provided no information on the individual probability of leaving it. The probability for an individual of leaving a pair was thus obtained by dividing the value of α by 2 (*i.e.* the number of individuals in the aggregate, see Jeanson & Deneubourg 2007). The lower value of α calculated for an individual in a pair, which equaled 0.285 (*i.e.* 0.57/2), than for an individual alone (α=0.48, see above) showed that the probability of moving for a stopped individual decreased in the presence of a conspecific, thereby revealing interattraction (Jeanson et al. 2005).

In our experiments, we did not record the lifetimes of aggregates of three and four spiderlings, which would have been required to compute experimentally the probabilities of leaving aggregates of three or four conspecifics over long durations. Instead, we used the model to explore what values of α for individuals in groups of three or four spiders produced a quantitative agreement in the level of aggregation between simulations and experiments on Day 2 (S5B Fig page 73). A satisfactory agreement was obtained by dividing the values of α measured for single individuals by 5 and 10 to compute the individual probabilities of leaving aggregates of three and four, respectively. A stopped individual, either alone or aggregated, could start moving after a collision (Jeanson et al. 2005). We used the probabilities of moving after a collision computed in our earlier work (Mougenot et al. 2012, S3 Table page 66).

At the beginning of a simulation run, each spider was initialized in a moving state at the center

of each compartment (one spider per compartment). In total 1000 simulations were run for each condition and the time step was 1s/cycle.

Dispersal in large arenas and cannibalism. We performed an experiment to examine whether the reduction in the frequency of social interactions with time triggered to the onset of cannibalism. We used spiderlings from nine cocoons (five from Ramonville Saint Agne, four from Lézat-sur-Lèze) placed in the incubator between on October 8th and opened between February 4th and 7th 2019. Groups of four spiderlings were introduced to a large PVC arena (diameter: 290 mm, height: 10 mm) covered with a glass plate (N=15). We also introduced groups of four spiderlings to dispersal arenas (N=15). The large open arenas and the dispersal arenas were photographed daily at 14:00 for 12 consecutive days. From these pictures, we computed the mean nearest-neighbor distance between spiderlings (see above). In control experiments, spiderlings were maintained in groups of five (N=15) or they were placed alone (N=60) in breeding dishes. Spiderlings were not watered to prevent any disturbances that might have been possibly induced by lifting the lid of the large arena to spray water. We discarded from the analysis the replicates (N=4 to 9) in which mortality was observed. After 17 days, spiderlings were removed from their arenas and introduced to pairs to a PVC arena (diameter: 22 mm, height: 4 mm) covered with a glass lid. We checked daily for five consecutive days to record death events.

Social experience and cannibalism. We performed a series of experiments to confirm that social isolation triggered aggressiveness and cannibalism. Between January 2nd and 6th 2018, we opened 19 cocoons (seven from Marquefave, four from la Roquille, five from Duras and three from Lézat-sur-Lèze) which were maintained in the incubator since October 4th 2017. On Day 0, spiderlings were assigned to different rearing conditions (S6A Fig page 74):

i) Spiderlings were maintained in groups of six individuals from Day 0 until being tested either at Day 0 (N=30 pairs), Day 5 (N=30 pairs), Day 10 (N=23 pairs), Day 15 (N=29 pairs) or Day 20 (N=29 pairs).

ii) Spiderlings were maintained in groups of six individuals from Day 0 until Day 5. They were tested at Day 0 (N=30 pairs) or Day 5 (N=24 pairs). They were then placed alone in a breeding dish until being tested either at Day 10 (N=30 pairs), Day 15 (N=28 pairs) or Day 20 (N=29 pairs). On Day 20, we also tested spiderlings that were fed with one female fruit fly (*Drosophila melanogaster*) on Day 3, Day 9 and Day 15 (N=15 pairs). Prey remains were removed on days of feeding to minimize disturbance. Almost half of

fed spiderlings (25 out of 60) molted before the day of test and were not tested, which confirms that providing spiderlings with prey actually resulted in feeding. Note that molting occurred very rarely in unfed spiderlings (seven spiders out of 586 individuals raised for this experiment. These seven spiders originated from a single cocoon, which was discarded from the analysis).

iii) Spiderlings were maintained alone from Day 0 until the test at Day 0 (N=24 pairs), Day 5 (N=28 pairs), Day 10 (N=28 pairs), Day 15 (N=26 pairs) or Day 20 (N=27 pairs).

For each treatment, spiderlings were maintained in breeding dishes (diameter: 55 mm, height: 15 mm) placed in a climate-controlled room (24 ± 1°C, 35% RH) under a 12:12 h light: dark cycle (light at 8:00 and dark at 20:00). Spiderlings were watered every two days. To ensure that spiderlings from all treatments experienced the same number of manipulations spiderlings from all treatments were introduced to a new breeding dish on Day 5.

Behavioral assays consisted in the introduction of two individuals to a PVC arena (diameter: 22mm, height: 4mm) covered with a glass lid. Individuals tested were siblings but collected from two different breeding dishes (i.e. no familiarity). The arenas were checked daily for five consecutive days to record death events. Spiderlings were tested only once. The rates of cannibalism were compared using pairwise chi-squared tests followed by Holm's corrections to adjust *p*-values for multiple comparisons.

Social experience and aggressiveness. Because aggressive interactions do not necessarily lead to cannibalism, we needed to characterize more finely the nature of social interactions in spiders exposed to different treatments. Immediately upon the introduction of pairs of spiderlings (N= 15 to 29) in arenas on Day 20, we recorded their behaviors during three hours with a video camera (Sony Handycam HDR-XR350). For each pair, we then observed the first 20 encounters starting 10 minutes after the beginning of the test. We determined the fraction of aggressive interactions which include bite attempt (one spider lunges forward to seize its conspecific), effective bite (one spider bites the other) and chasing (one spider moves rapidly toward the other, Lesne et al. 2016). One pair that displayed less than five interactions was discarded from the analysis.

In all these trials, spiderlings were tested against an individual from the same treatment and this therefore does not inform us whether spiderlings maintained in isolation or in groups differ in aggressiveness. On Day 20, we thus paired one individual maintained in groups since Day 0 with one individual that was isolated since Day 5 (N=18 pairs) (S6B Fig page 74). The day

before the test, spiderlings were briefly (20 seconds) anesthetized with CO_2 exposure and they were marked with a dot of red or green paint (Edding 750) on the opistosoma. We verified that marking had no effect on mortality rate during cannibalism tests (marked *vs*. unmarked spiders reared alone: $\chi^2_1=1.05$, $P=0.20$, N>12; marked *vs.* unmarked spiders socially: $\chi^2_1=0.24$, $P=0.62$, N>14). On Day 20, the two individuals were introduced to an experimental arena (see above). Immediately upon their introduction, we recorded the behaviors of spiderlings during three hours with a video camera (Sony Handycam HDR-XR350). We then determined for the 20 first encounters in each pair the proportion of aggressive interactions and the identity of the initiator. We then monitored for five consecutive days the occurrences of death. The proportions of aggressive encounters were compared between treatments using a Kruskal-Wallis test followed by a post-hoc Dunn's test.

Aggressiveness toward a prey

We aimed to test whether social isolation impacted aggressiveness toward a prey. We used three cocoons (two from Lézat-sur-Lèze, one from Ramonville Saint Agne), maintained in the incubator since October 10th 2018 and opened on February 6th 2019. Spiderlings were introduced either alone or in groups of five to breeding dishes and watered every two days. The day before the test, two spiders from the same cocoon were introduced to a circular plastic dish (diameter: 25 mm, height: 10 mm) covered with a glass lid to lay silk for 24 hours. The day of the test, we removed from the test arena the spiders that laid silk (taking care to preserve web structure), and we introduced a spiderling that was either maintained alone (N=27) or in groups (N=26). After about 60 minutes of acclimation, we gently removed the lid covering the test arena to introduce one fruit fly (*Drosophila melanogaster*). The experimenter was blind to each spider's treatment. Each trial was recorded with a video camera (JVC EverioR GZ-RX645AE). We then used the video-recordings to measure the reaction time of the spiderling (*i.e.* the time elapsed before the spider made a first move upon the introduction of the prey to the test arena) and the latency before the first bite that lasted at least three seconds. Spiderlings were then allowed to consume the prey for five to six hours before the subsequent experiment (see below). We discarded trials (N=6 and N=4 for spiderlings raised alone and socially, respectively) in which the flies fell down on spiderlings when they were introduced to the test arena. Latencies were compared using *t*-tests after logarithmic transformations to meet the assumption of homoscedasticity.

Activity level

We compared the level of activity between spiderlings that were maintained alone or in groups. Five to six hours after the completion of the trials to estimate the aggressiveness toward a prey (see above), we introduced spiderlings alone to circular arena (transparent plastic dish: diameter: 55 mm, height: 8 mm) to record their activity. After 15 minutes of acclimation, we recorded the tracks of each spider using a video camera (Sony Handycam HDR-XR350) for 30 minutes. The tracks were then analyzed with the tracking software SwisTrack to extract automatically the coordinates of the spiderlings in arenas at a sampling rate of 3 frames per second. We compared the fraction of time spent moving during 30 minutes between spiderlings raised alone or socially with a *t*-test after square root transformation.

Latency to resume movement after receiving an aversive stimulus.

Three cocoons maintained in an incubator since the 4th October 2017 were opened on the 7th March 2018. Spiderlings were introduced either alone or in groups of six (see above) to breeding dishes and watered every two days. At Day 15, spiderlings were introduced alone in a plastic dish (diameter: 55 mm, height: 15 mm) without lid. We used an air puff as an aversive stimulus (Shearer & Pruitt 2014). After five minutes of acclimation, we used a 20 ml syringe to deliver a puff of air at approximately 15 mm from the cephalothorax and with an angle of about 30°. After receiving an air puff, spiderlings respond by huddling and we recorded for each spider the latency to resume movement. The experimenter was blind to each spider's treatment. We compared latencies between spiderlings maintained alone (N=32) or socially (N=33) using a *t*-test after square root transformation.

Chemical analysis. We aimed at examining whether social isolation influenced the profiles of cuticular hydrocarbons of spiderlings. We used spiderlings from three cocoons (two from Duras, one from Lézat-sur-Lèze) placed in the incubator on the 4th October 2017 and opened between the 3rd and 5th March 2018. On Day 22, we sacrificed 16 individuals from each cocoon that were maintained socially until five days then kept isolated or in groups. These individuals were not used for behavioral assays. Spiderlings were introduced to 1 ml Eppendorf tube and immersed in liquid nitrogen. The tubes were stored at -80°C until the analysis. Samples were thawed at 20°C for about 10 minutes. Each sample was then introduced in a 2 ml autosampler vial and washed for five min with 100 µl pentane (Merck, Darmstadt, Germany). After five minutes, the solution was transferred to a 250 µL autosampler vial for chemical analysis. GC-MS analysis was performed in a mass spectrometer ISQ™QD Single Quadrupole GC-MS

System (Thermo Fisher Scientific Inc., Villebon sur Yvette, France), fitted with a capillary column (Restek RTX-5MS 30 m × 0.25 mm, 0.25 µm film thickness, 5 % diphenyl and 95 % dimethylpolysiloxane) and a splitless injector (300°C). Ionization was by electron impact (70 eV, source temperature: 250°C). Helium was the carrier gas (1,2 ml/min). After sample injection (2 µl), the oven temperature was maintained at 100°C during two minutes. then programmed at 10°C/min to 320°C and held for 5 min. The mass spectra were scanned in full scan mode from 50 to 600 m/z values. Samples were automatically injected using an autosampler AS300 (Thermo Fisher Scientific Inc., Villebon sur Yvette, France). For each GC sample, peak heights were calculated by manual integration using the Xcalibur software and were then expressed as the percentage of the total peak height. A total of 55 compounds were considered in the analysis (S1 Table page 64). A standard mixture of alkanes, from n-C7 to n-C40 (Supelco, Sigma-Aldrich, 10 ng/µL each component), was used as a qualitative reference. The identification of the structure of hydrocarbons was determined using the mass spectral fragmentation patterns, comparison of the retention times with those of injected known compounds and the NIST library spectra.

A non-metric multidimensional scaling (NMDS) based on Bray-Curtis dissimilarities was performed on cuticular hydrocarbons data to visualize the relationships between groups on a two-dimensional layout. The NMDS is an unsupervised technique that ranks the distances to map objects onto a two-dimensional ordination, preserving ranked differences but not the original distances (Ramette 2007). The quality of the ordination is given by a value of stress ranging between 0 and 1. A stress value of 0.05 reveals an excellent ordination and a value of 0.3 reveals a poor representation. Differences in cuticular lipid profiles between cocoons and treatments were tested using PERMANOVAs (function *adonis* in the R package *vegan*, 999 runs, Oksanen et al. 2018). For each cocoon, we next calculated the VIP (Variable Importance in Projection) scores (1st and 2nd component) of each compound following a discriminant analysis (partial least squares discriminant analysis, PLSDA; Hervé 2018). High VIP scores indicate highly influential compounds in the discrimination between spiderlings maintained alone or in groups (S9 Fig page 76). The comparison of the compounds with the highest VIP scores between cocoons allowed us to determine whether social isolation induced consistent changes in cuticular profiles.

Acknowledgments: VC was supported by a PhD grant from the French Ministry of Higher Education and Research. We thank the IVEP team, Marie Trabalon and Antoine Wystrach for comments on the manuscript.

Infraorder	Family	Genus	Species	Level of sociality	Duration	Reference
Mygalomorph	Atypidae	*Sphodros*	*fitchi*	Transient subsocial	Unknown	(1)
		Calommata	*signata*	Transient subsocial	2 weeks	(2)
	Ctenizidae	*Stasimopus*	*mandelai*	Transient subsocial	Unknown	(3)
	Theraphosidae	*Brachypelm*	*vagans*	Transient subsocial	A few weeks (at least until the 1st	(4, 5)
		Eurypelma	*californicu*	Transient subsocial	1 -2 weeks	(6)
Araneomorph	Agelenidae	*Agelena*	*labyrinthic*	Solitary	A few days	(7)
	Antrodiaetidae	*Aliatypus*	*spp.*	Transient subsocial	Probably more than one month	(8)
	Araneidae	*Araneus*	*diadematus*	Solitary	> 3 days	(9)
		Argiope	*aurantia*	Solitary	3-8 days	(10)
		Argiope	*trifasciata*	Solitary	3-8 days	(10)
		Nephila	*clavipes*	Solitary	Until 3rd molt (and sometime	(11)
		Poecilopach	*australasia*	Solitary	4-13 days	(12)
	Austrochilidae	*Hickmania*	*troglodytes*	Solitary	<1 month	(13)
	Clubionidae	*Clubiona*	*spp.*	Transient subsocial	Unknown	(14)
	Ctenidae	*Cupiennius*	*spp.*	Solitary	1 week	(15)
	Cyrtaucheniida	*Ancyloptryp*	*sp.*	Transient subsocial	Unknown	(16)
	Dictynidae	*Dictyna*	*coloradens*	Solitary	End of 1st instar - beginning of 2nd	(17)
	Dysderidae	*Dysdera*	*crocata*	Transient subsocial	Unknown	(18)
	Eresidae	*Stegodyphus*	*africanus*	Solitary / transient	> 30 days	(19)
	Hypochilidae	*Hypochilus*	*thorelli*	Solitary	Unknown	(20)
	Lycosidae	*Hogna*	*carolinensi*	Transient subsocial	Until 1 week	(21)
		Lycosa	*georgicola*	Transient subsocial	Unknown	(22)
		Pardosa	*saltans*	Transient subsocial	Around 4 days	(23)
		Schizocosa	*ocreata*	Transient subsocial	1 week	(24)
	Migidae	*Clathotarsus*	*simoni*	Transient subsocial	4 months	(25)
	Oxyopidae	*Peucetia*	*viridans*	Transient subsocial	A few days	(26, 27)
	Pholcidae	*Crossopriza*	*lyoni*	Transient subsocial	> 2-4 days	(28)

	Holocnemus	*pluchei*	Transient subsocial	Until the 1st	(29)
Salticidae	*Portia*	*fimbriata*	Solitary	Unknown	(30)
	Phidippus	*coccineus*	Solitary	2 weeks	(31)
Sicariidae	*Loxosceles*	*gaucho*	Transient subsocial	Unknown	(32)
Tetrablemmida	*Monoblemm*	*muchmorei*	Transient subsocial	> 1 week	(33)
Theridiidae	*Achaeranea*	*iepidorium*	Solitary	< 1 week	(34)
	Latrodectus	*hasselti*	Transient subsocial	1 week	(35)
	Latrodectus	*hesperus*	Transient subsocial	1 -2 weeks	(36, 37)
Thomisidae	*Misumena*	*vatia*	Solitary / Transient	Until the 2nd molt	(38)
Zodariidae	*Lutica*	*spp.*	Transient subsocial	Unknown	(39)

This table provides a non-exhaustive list of species of solitary (absence of the mothers when spiderlings emerge from the cocoon) and transient subsocial (maternal care ceases and spiderlings disperse when they start feeding (Yip & Rayor 2014) spiders showing a transient gregarious phase at juvenile stages. The duration of gregariousness is indicated when available. For subsocial species, see (Yip & Rayor 2014).

S2 Table. Features of the paths of single spiderlings close to walls and far from walls in the dispersal arena.

	Moving state								Stopped state		
	Close to walls					Far from walls					
Days	V_P (mm/s)	$1/\tau_P$ (1/s)	% Exit	% U-turn	% Stop	V_C (mm/s)	l^* (mm)	$1/\tau_{Stop,C}$ (1/s)	Days	α	β
0 to 11	6.5	υ.196	10	61	29	6.5	10.66	0.023	0 to 3	0.48	0.74
									4 to 11	0.285	0.74

V is the average speed, τ_p is characteristic time before an exit, a U-turn or a stop in the external ring, l^* is the transport mean free path (i.e. the distance for which the random walk becomes uncorrelated), τ_{StopC} is the characteristic time before a stop far from the walls. For stopped spiders, α and β give the probability of moving (Eq. 1). See (Jeanson et al. 2003; Jeanson et al. 2005; Mougenot et al. 2012) for details.

S3 Table. Fraction of stopped spiderlings that moved after being collided and fraction of moving spiders that stopped in presence of N individuals. See Mougenot et al. 2012 for details.

Size of the aggregate	$F_{Collision}$	F_{Stop}
N=1	0.34	0.27
N=2	0.19	0.37
N=3	0.07	0.55

S4 Table. Pairwise comparisons (Chi-square tests with Holm's correction) of the proportion of cannibalism in siblings of different ages and that experienced different treatments (see Fig 4).

	D0_Alone	D0_5DSoc_Alone	D0_Socially	D5_Alone	D5_5DSoc_Alone	D5_Socially	D10_Alone	D10_5DSoc_Alone	D10_Socially	D15_Alone	D15_5DSoc_Alone	D15_Socially	D20_Alone	D20_5DSoc_Alone	D20_Socially
D20_5DSoc_Alone_Fed	1.000	1.000	**0.028**	**0.011**	**0.007**	**0.001**	1.000	0.230	**0.009**	1.000	1.000	0.107	1.000	1.000	1.000
D20_Socially	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	**0.039**	1.000	1.000	**0.000**	**0.010**	
D20_5DSoc_Alone	**0.001**	**0.000**	**0.002**	**0.001**	**0.001**	**0.000**	0.281	**0.024**	0.001	1.000	1.000	**0.010**	1.000		
D20_Alone	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.000**	**0.008**	**0.000**	**0.000**	1.000	1.000	**0.000**			
D15_Socially	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	**0.039**	0.379				
D15_5DSoc_Alone	1.000	1.000	0.106	**0.047**	**0.030**	**0.007**	1.000	0.779	**0.038**	1.000					
D15_Alone	**0.003**	**0.001**	**0.009**	**0.004**	**0.003**	**0.001**	0.824	0.088	**0.004**						
D10_Socially	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000							
D10_5DSoc_Alone	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000								
D10_Alone	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000									
D5_Socially	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000										
D5_5DSoc_Alone	1.000	1.000	1.000	1.000											
D5_Alone	1.000	1.000	1.000												
D0_Socially	1.000	1.000													
D0_5DSoc_Alone	1.000														

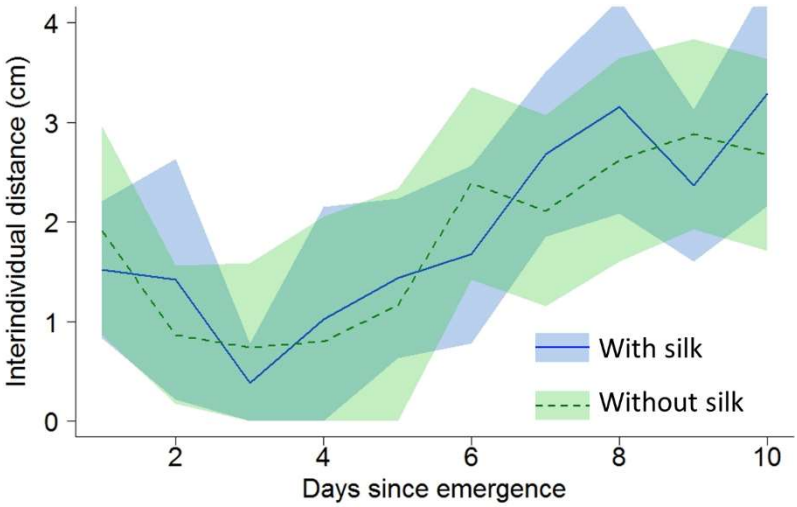
D0, D5, D10, D15 or D20 indicates the age at which individuals were tested. "Socially", "5DSoc_Alone" and "Alone" indicates that individuals were raised socially, socially until 5 Days then isolated or in isolation respectively. "Fed" indicates individuals that were fed three times. Relevant data values are included in S1 Data.

S5 Table. List of cuticular compounds in 2nd instar spiderlings of *A. labyrinthica* raised in social isolation or in groups.

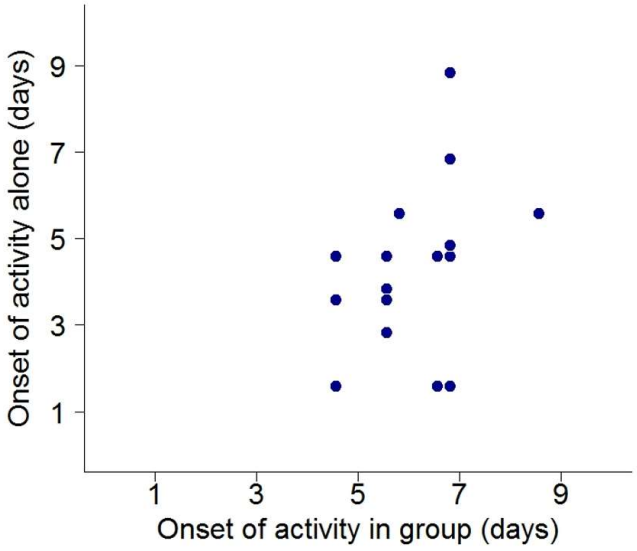
No. Pic	Identification	Isolated		Grouped		Tr	KI
		Mean	SD	Mean	SD		
1	nC23	0.13	0.068	0.165	0.121	17.48	2300
2	2,x-dimethylC23	0.145	0.055	0.19	0.116	18.3	2412
3	2,y-dimethylC23	0.157	0.053	0.236	0.151	18.35	2417
4	2-MethylC24	0.02	0.028	0.024	0.04	18.8	2468
5	nC25	3.86	1.214	3.768	1.087	19.1	2500
6	11,12-diMethylC24	0.204	0.094	0.209	0.095	19.36	2535
7	7-MethylC25	0.079	0.036	0.072	0.046	19.42	2542
8	5-MethylC25	0.061	0.025	0.068	0.057	19.49	2552
9	2-MethylC25	0.08	0.08	0.076	0.078	19.58	2564
10	3-MethylC25	0.226	0.039	0.233	0.09	19.66	2574
11	9,x-dimethylC25	0.2	0.084	0.198	0.074	19.72	2581
12	nC26	1.249	0.19	1.3	0.292	19.86	2600
13	2,y-dimethylC25	0.08	0.03	0.083	0.049	19.98	2616
14	11,x-dimethylC25	0.055	0.04	0.045	0.041	20.08	2629
15	11,12-diMethylC25	0.177	0.039	0.18	0.03	20.13	2636
16	7-MethylC26	0.021	0.025	0.029	0.035	20.2	2646
17	2-MethylC26	0.537	0.22	0.592	0.352	20.33	2663
18	3-MethylC26	0.078	0.034	0.085	0.04	20.41	2674
19	nC27	21.809	2.676	21.581	2.493	20.6	2700
20	11,12-diMethylC26	9.46	3.86	9.406	2.645	20.84	2733
21	7-MethylC27	3.773	1.779	3.711	1.055	20.9	2742
22	5-MethylC27	1.295	0.414	1.392	0.416	20.97	2751
23	2-MethylC27	2.027	2.569	2.572	3.227	21.05	2763
24	3-MethylC27	14.05	4.783	13.55	3.832	21.13	2774
25	nC28	1.21	0.295	1.242	0.316	21.32	2800
26	8,x-dimethylC27	0.466	0.176	0.536	0.177	21.36	2805
27	8,y-dimethylC27	0.37	0.144	0.363	0.179	21.38	2808
28	11,12-diMethylC27	0.765	0.295	0.807	0.285	21.55	2833
29	7-MethylC28 x-MethylC28:1	0.555	0.894	0.279	0.294	21.59	2840
30	2-MethylC28	2.304	1.303	2.298	1.212	21.75	2863

31	3-MethylC28	0.281	0.113	0.301	0.117	21.82	2872
32	nC29	5.191	2.278	4.938	0.996	22.01	2900
33	11,12-diMethylC28	6.606	1.755	7.265	2.397	22.23	2933
34	7-MethylC29	2.683	0.981	2.584	0.652	22.28	2941
35	5-MethylC29	1.21	0.159	1.215	0.148	22.35	2951
36	11,y-dimethylC29	1.728	0.691	1.616	0.843	22.4	2959
37	2-MethylC29	2.48	1.093	2.435	1.025	22.43	2963
38	11,x-dimethylC29	0.2	0.436	0.418	0.659	22.47	2969
39	3-MethylC29	4.194	1.926	3.906	1.613	22.51	2975
40	NI	0.093	0.169	0.122	0.129	22.63	2994
41	nC30	0.382	0.33	0.349	0.159	22.68	3000
42	8,x-dimethylC29	0.459	0.103	0.458	0.061	22.72	3008
43	11,12-diMethylC29	0.412	0.101	0.454	0.124	22.89	3033
44	2-MethylC30	0.768	0.302	0.836	0.228	23.08	3063
45	nC31	0.495	0.353	0.416	0.14	23.32	3100
46	11,12-diMethylC30	1.623	1.014	1.68	0.635	23.52	3132
47	7-MethylC31	0.505	0.186	0.532	0.311	23.58	3140
48	11,y-dimethylC31	2.114	1.129	2.121	0.731	23.68	3157
49	9,x-dimethylC25	0.419	0.118	0.408	0.108	23.83	3181
50	nC32	0.095	0.059	0.115	0.041	23.99	3200
51	11,x-dimethylC31	0.174	0.149	0.183	0.112	24.14	3229
52	5-MethylC32	0.655	0.338	0.738	0.244	24.3	3255
53	11,x-dimethylC32	0.355	0.28	0.344	0.146	24.79	3328
54	5-MethylC33	0.774	0.706	0.625	0.366	24.97	3354
55	11,x-dimethylC33	0.67	0.461	0.652	0.391	25.7	3424

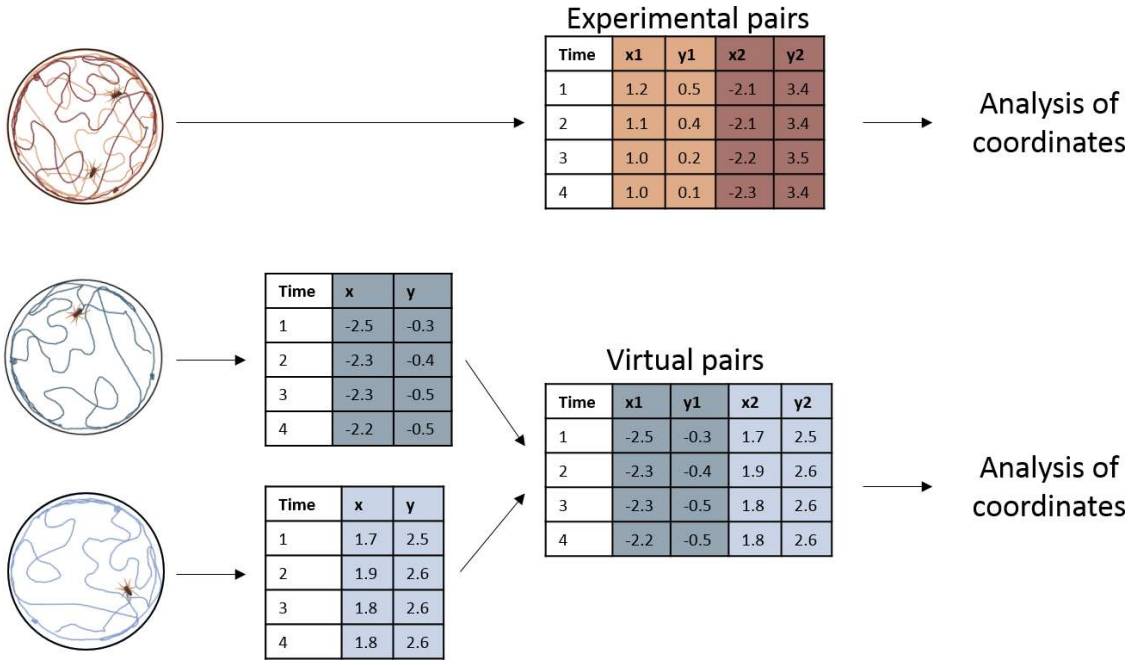
Mean and SD of the relative abundance of cuticular compounds. Spiderlings from three cocoons were used (see S8 Fig page 75). ‘x’ indicates uncertain methyl group position. KI: Kovat's indices. Tr: retention time (minutes). Relevant data values are included in S2 Data.



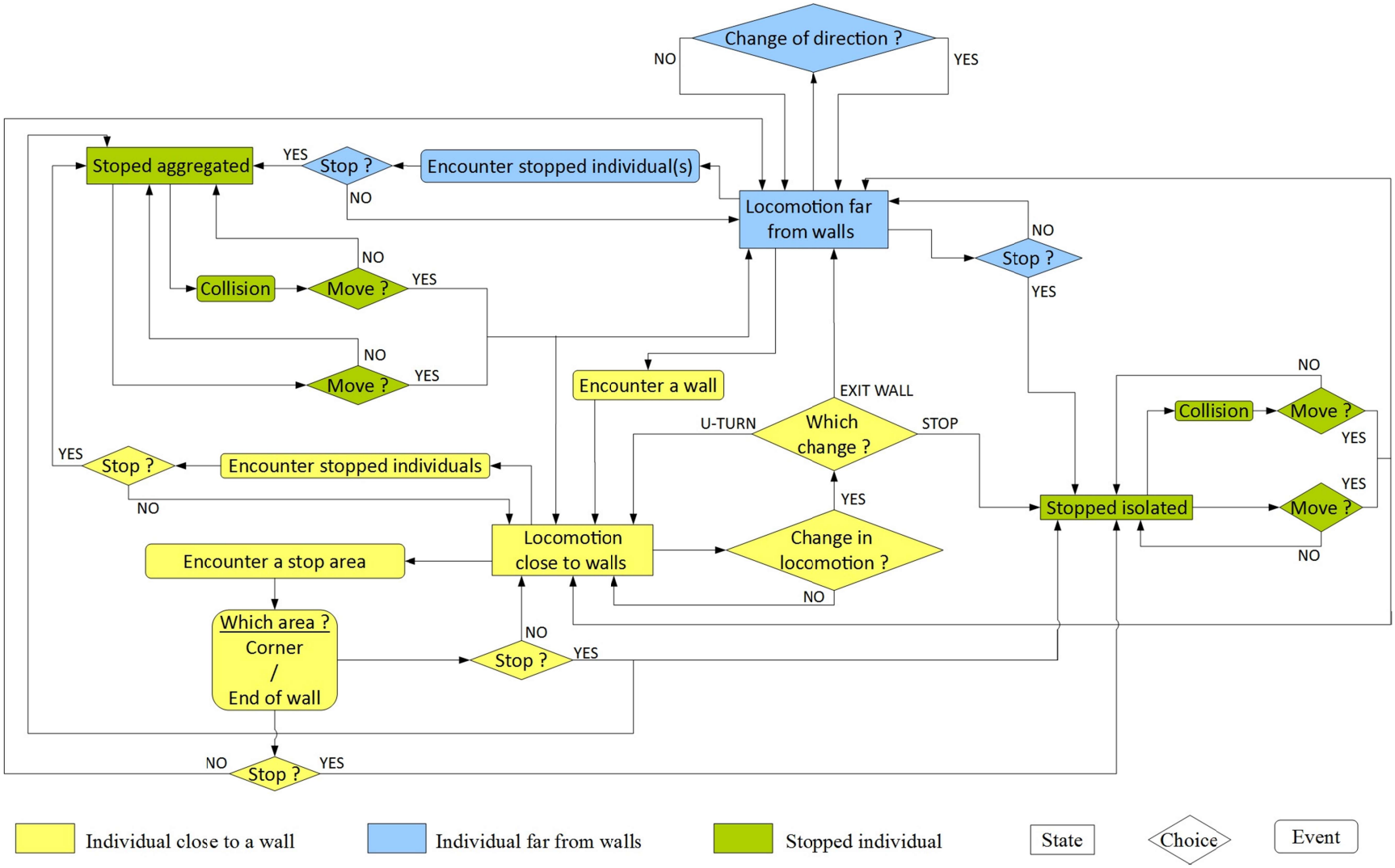
S1 Fig. Influence of the presence of silk on dispersal dynamics. Groups of four spiderlings (N=19) were introduced to dispersal arenas. Four cocoons collected in 2016 (three from Marquefave and one from Canens) were used. Each arena was watered every two days with an atomizer. In nine arenas, we introduced a paintbrush into each hole drilled in the lid of the arena to remove the silk in each quadrant every two days (before watering). Each arena was photographed at 15:00 during 10 consecutive days. We compared the mean nearest-neighbor distances over time between the two groups with an ANOVA-type test using the function *ANOVA.test* from the package *nparLD* implemented in R (Noguchi et al. 2012). We found a significant effect of time (*ATS*=31.13, *df*=6.01, *P*<0.001) but no effect of the presence of silk on the dynamics of dispersal (*ATS*=11.27, *df*=1, *P*=0.92), the interaction being also non-significant (*ATS*=0.73, *df*=6.01, *P*=0.62). Relevant data values are included in S1 Data.



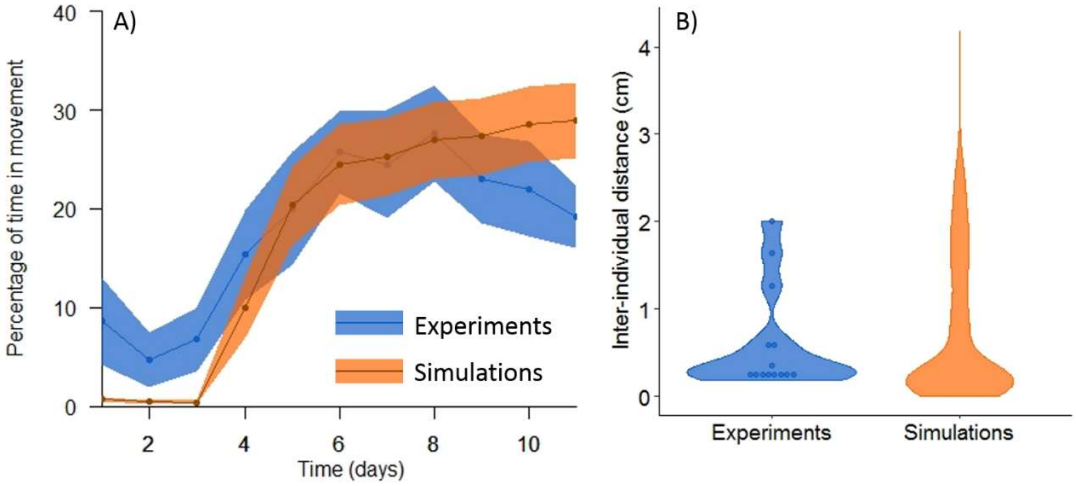
S2 Fig. Synchronization in the onset of activity. Each point corresponds to the date (time window of 6 hours) at which siblings introduced alone or in groups in dispersal arenas were first seen moving substantially. Relevant data values are included in S2 Data.



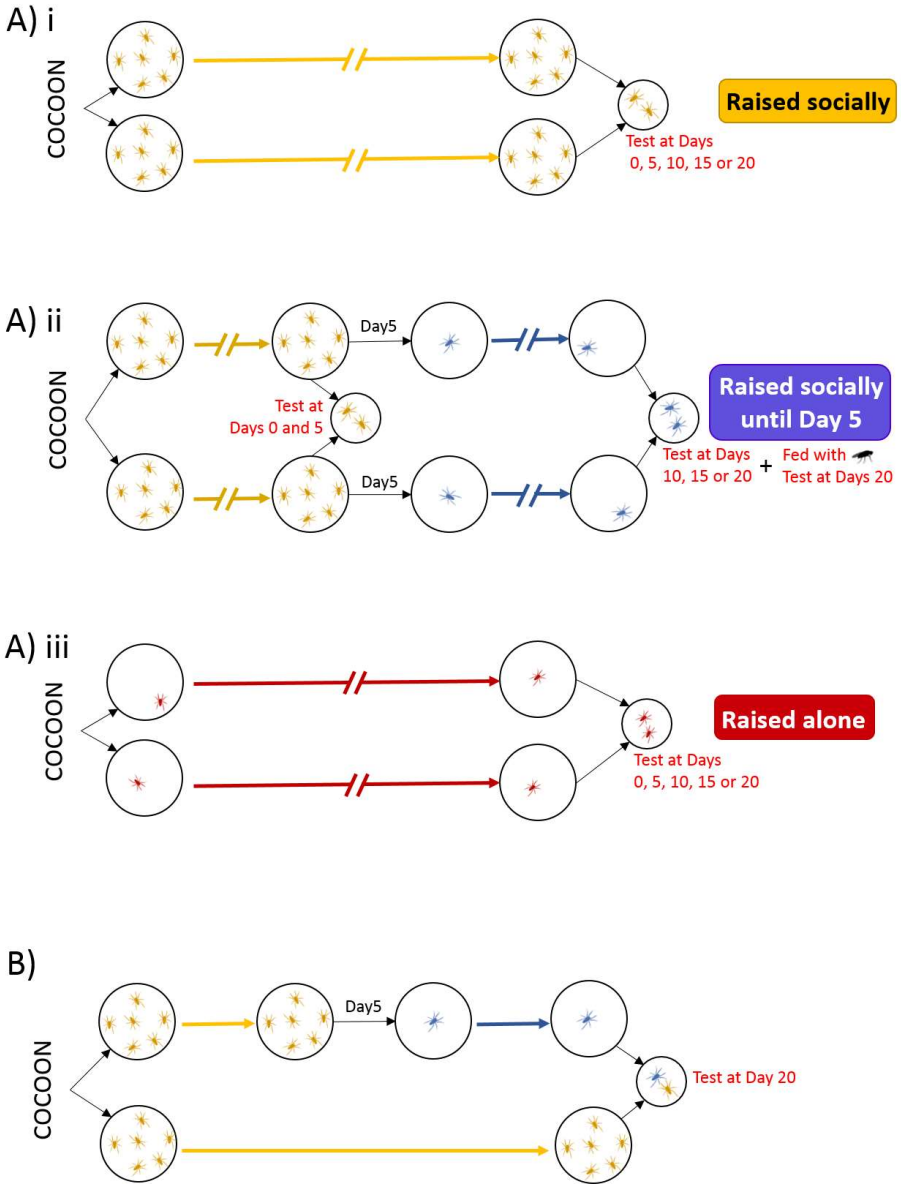
S3 Fig. Method used to obtain the lifetimes of aggregates and the probability of stopping close to a conspecific in real (red) and virtual (blue) pairs of spiderlings. The coordinates of paired and isolated spiderlings were obtained using the tracking software SwisTrack (v4.0). After recentering the data, we superimposed the coordinates of two individuals tested alone to create virtual pairs. Relevant data values are included in S1 Data.



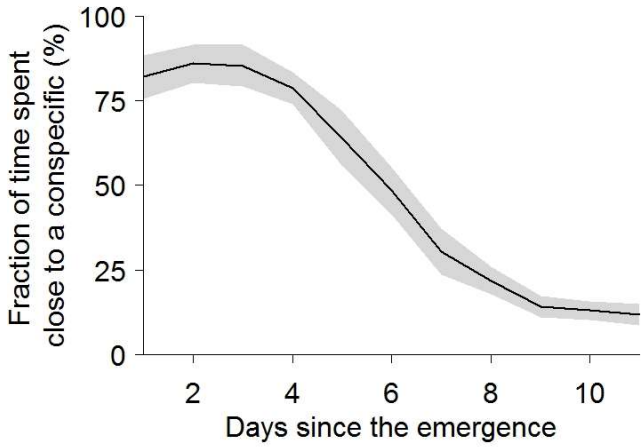
S4 Fig. Behavioral algorithm implemented in Monte Carlo simulations. The flow chart summarizes all rules and parameters used in simulations to govern the transitions between states. See S2 and S3 Tables for the values of parameter



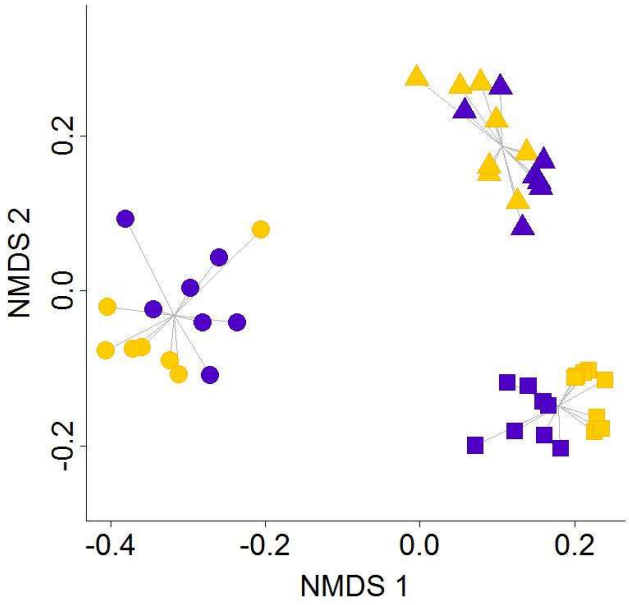
S5 Fig. Experimental (blue) and theoretical (orange) patterns of aggregation and mobility. (A) Fraction (± 95% CI) of time spent moving as a function of day for spiderlings tested alone in experiments (N=14) and simulations (N=1000). Colored bands are 95% CI. **(**B) Mean interindividual distances on Day 2 in groups of four spiderlings in experiments (N=14) and simulations (N=1000). Relevant data values are included in S1 and S2 Data.



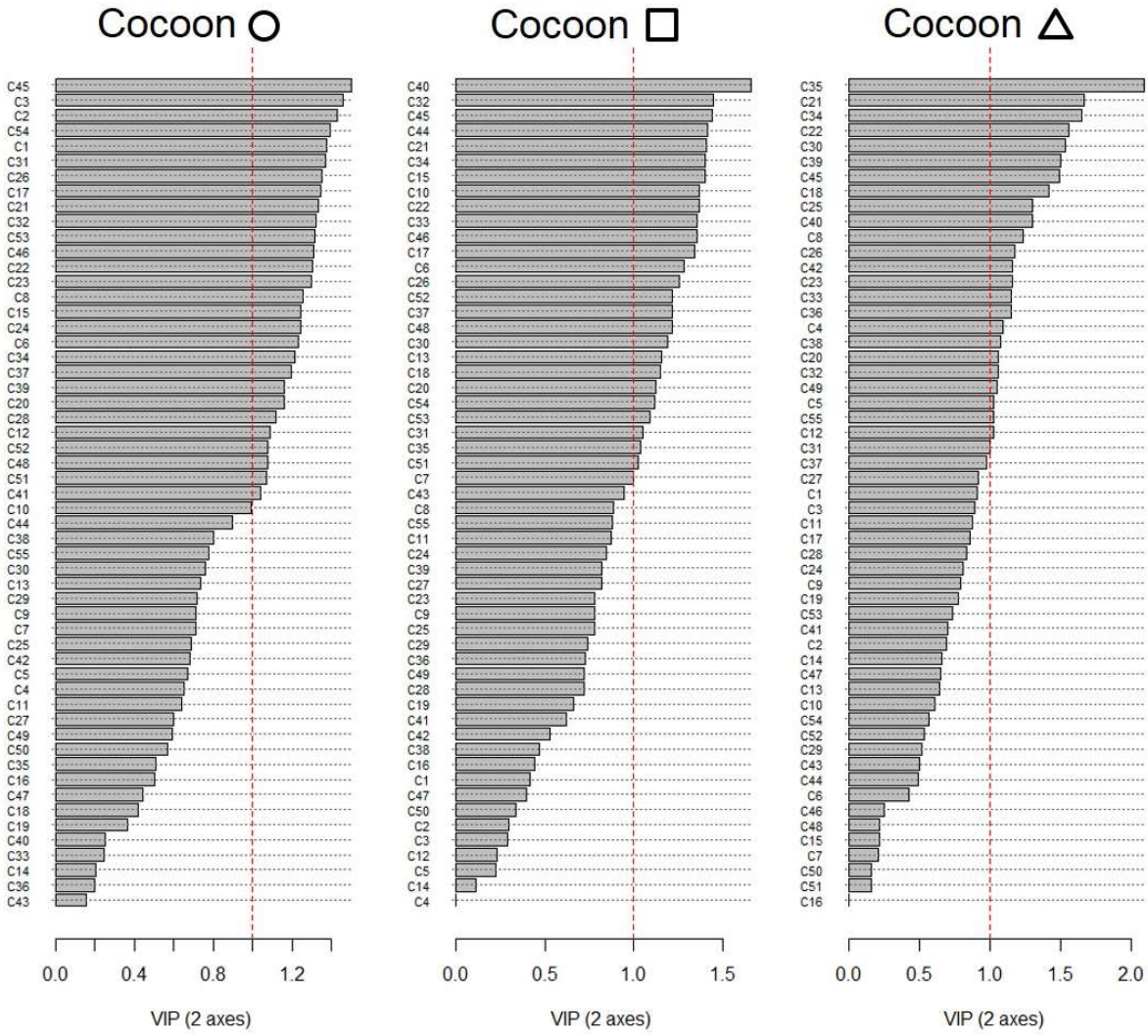
S6 Fig. Experimental design to study the influence of social isolation on aggression and cannibalism. Spiderlings were maintained in isolation or in groups for different durations before they were paired with an unfamiliar sibling. Test arenas were surveyed daily for five consecutive days to record mortality. Video-recordings were used to score the level of aggression for tests at Day 20. A) Paired spiderlings experienced the same social context before being tested. i) Spiderlings were tested at Day 0 or they were maintained in groups until being tested at Days 5, 10, 15 or 20. ii) Spiderlings were tested at Day 0 or raised socially until Day 5. Spiderlings were then either tested at Day 5 or placed alone until being tested at Days 10, 15 or 20. A sample of spiderlings tested a Day 20 were also fed at Days 3, 9 and 15 to estimate the influence of the nutritional state of aggressiveness. iii) Spiderlings were maintained alone and tested at Days 0, 5, 10, 15 or 20. B) Paired spiderlings experienced different social context before being tested at Day 20. In each pair, one spiderling was maintained socially until the test and one spiderling was reared in groups for 5 days before being isolated.



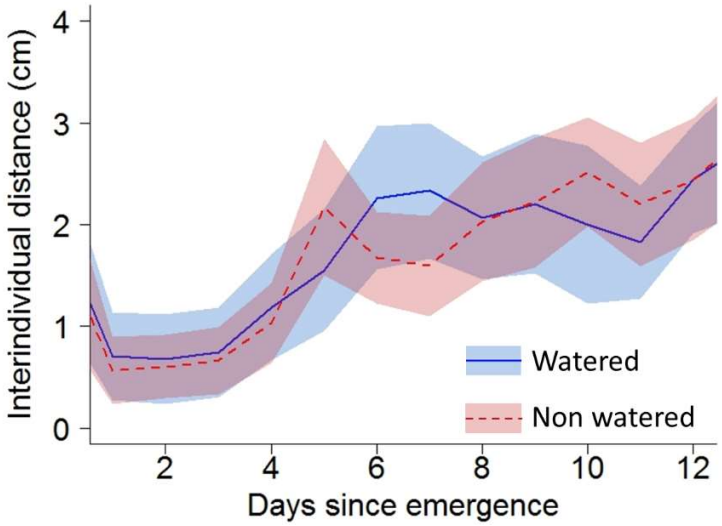
S7 Fig. Rate of social contacts. Fraction of the time spent at less than 0.6 cm from a conspecific in groups of four spiderlings introduced to 4-compartments arenas (*i.e.* dispersal arenas). The grey band represents 95% confidence intervals. Relevant data values are included in S2 Data.



S8 Fig. Nonmetric multidimensional scaling (NMDS) plot of the total cuticular extracts of 22-day old spiderlings that been raised alone (blue) or in groups (yellow). Spiderlings from three cocoons collected at two locations (Duras: squares and triangles, Lézat-sur-Lèze: circles) were used. NMDS Stress = 0.08. A non-parametric analysis of variance (Adonis) showed a cocoon effect (F=129.72, *P*<0.001) and an interaction between cocoon and treatment (F=6.14, P=0.006) but no effect of treatment (F=0.88, P=0.375). Relevant data values are included in S1 Data.



S9 Fig. Influence of social isolation of cuticular profiles. For each cocoon, a PLS-DA was performed between spiderlings raised alone or in groups to compute the VIP scores of each compound. The symbol above each plot refers to the symbol in S8 Fig (page 75). A high score indicates influential compounds in the discrimination between spiderlings that experienced different social contexts. The identity of each compound (C1 to C55) is provided in S5 Table (page 68). Relevant data values are included in S1 Data.



S10 Fig. Influence of watering on dispersal dynamics. We verified that the absence of water had no influence of the onset and dynamics of dispersal. Using nine cocoons (five from Ramonville, four from Lézat-sur-Lèze), we introduced groups of four spiderlings (N=30) to dispersal arenas. We watered half of the dispersal arenas every two days with an atomizer. Each arena was photographed at 14:00 during 13 consecutive days. We compared the mean nearest-neighbor distances over time between the two groups with an ANOVA-type test using the function *ANOVA.test* from the package *nparLD* implemented in R (Noguchi et al. 2012). We found a significant effect of time (*ATS*=31.13, *df*=5.94, *P*<0.001) but no effect of watering on dispersal dynamics (*ATS*=0.02, *df*=1, *P*=0.87), the interaction being also non-significant (*ATS*=1.52, *df*=5.94, *P*=0.17). Relevant data values are included in S1 Data

CHAPITRE 2

L’influence des contextes sociaux passés et présents sur le comportement de chasse d’un prédateur grégaire.

RÉSUMÉ :

La vie sociale permet aux organismes de coopérer pour accéder à de nouvelles niches écologiques inaccessibles aux individus solitaires. La chasse coopérative est probablement le meilleur exemple que l'on peut citer. En effet cette dernière permet aux chasseurs de s'attaquer à des proies plus grosses, plus fortes et/ou plus nombreuses tout en réduisant les coûts *per capita* de la chasse (notamment *via* une diminution du risque de blessures). Cependant, chasser en groupe peut également induire des coûts, le plus évident étant la nécessité de partager le résultat de la chasse ; coût qui peut être exacerbé par la présence de profiteurs qui consommeront la proie sans avoir participé à sa capture. Un autre coût potentiel à la chasse coopérative qui a été peu envisagé est celui associé à la cognition. En effet, chasser en groupe implique à minima que les individus soient capables de discriminer proies et prédateurs, or la résolution d'une telle tâche nécessite un traitement cognitif. Chez des espèces comme *A. labyrinthica* dont la grégarité est temporaire, conserver ce processus de discrimination chez les individus solitaires pourrait être inutilement coûteux car la probabilité d'une rencontre avec un conspécifique apparenté devient très faible. Nous avons émis l'hypothèse que le comportement prédateur des araignées juvéniles devrait varier en fonction : 1) du contexte social au moment du test, 2) du contexte social expérimenté avant le test.

Nos résultats montrent effectivement un effet des contextes sociaux passés mais aussi présents sur le comportement de prédation. La prédation vis-à-vis d'une drosophile a été testée chez des araignées juvéniles isolées ou maintenues en pairs pendant 24h. Au cours du test de prédation les individus étaient soit seuls soit en paires. Les individus privés d'interactions sociales (avant ou pendant le test) sont plus rapides à capturer la drosophile que ne le sont les autres individus. Nous proposons et discutons une hypothèse selon laquelle les individus appariés pourraient être plus lents à attaquer les proies en raison d'un phénomène d'habituation. En effet, ces individus sont soumis aux vibrations émises par leurs conspécifiques et ils pourraient donc être moins réactifs lors de la perception de vibrations émises par une proie. Nous mettons également en avant l'existence de comportements agonistiques observables lors des rencontres entre les araignées. Ces comportements semblent liés à de la compétition car ils n'apparaissent qu'une fois la proie capturée et ils n'aboutissent jamais à la mort de l'un ou l'autre individu.

Cette étude révèle l'importance que peut avoir le contexte social passé et présent sur le comportement prédateur des individus. Elle souligne également la complexité des comportements sociaux dont les juvéniles d'araignées solitaires peuvent faire preuve.

Influence of past and current social contexts on hunting behaviours in a gregarious predator

Violette Chiara[1], Raphaël Jeanson[1]

[1]Centre de Recherches sur la Cognition Animale (UMR5169), Centre de Biologie Intégrative, CNRS, Université Paul Sabatier, Toulouse, France.

INTRODUCTION

By living socially, organisms can cooperate to access ecological niches that are not available to single individuals. One paradigmatic example is group hunting where several individuals coordinate their behaviours in time and space to capture prey (Kruuk 1976; Stander 1992). For instance, a high level of coordination enables Taï chimpanzees to catch arboreal prey in habitats with continuous forest cover (Boesch 2002). Another advantage of group hunting is a reduction in personal investment, as in the case of spiders for example, where cooperation reduces the individual costs associated with producing the venom used to subdue prey (Ward & Enders 1985). Among the costs of group hunting, active hunters are faced with the risk of having a smaller share of the resources, in particular in presence of individuals that withhold their effort to minimize their hunting costs (e.g. energetic costs, risk of injury) (Packer & Ruttan 1988; MacNulty et al. 2014; Dumke et al. 2016). Another possible, but overlooked, cost of group hunting is its cognitive load. Indeed, individuals must coordinate their actions to implement sometimes complex strategies, which requires individual recognition and memory (Brosnan et al. 2010). This is particularly true when the efficiency of group hunting depends on the collaboration of hunters that modulate their behaviour according to the actions and results of the activities carried out by others (Boesch & Boesch 1989). More basically, and although this may seem obvious, hunters need first to discriminate conspecifics from prey, which is likely more challenging when they both produce stimuli involving the same sensory channel. Solving a discrimination task implies a high cognitive demand and the more difficult the task, the longer the time required to solve it (Chittka et al. 2009). In the context of hunting, loosing time can be costly, as it increases the likelihood of prey escaping or injuring hunters.

Individuals might face a speed-accuracy trade-off when the discrimination between the stimuli produced by prey and conspecifics is difficult. In groups, particularly composed of kin, individuals are expected to favour accuracy to avoid identification mistakes, which would have negative consequences on fitness if it resulted in an attack on conspecifics rather than prey. In contrast, solitary predators might be predicted to privilege speed as the probability of the detected stimulus being produced by a congener is lower. Overall, we hypothesize that the presence or absence of conspecifics modulates the speed-accuracy trade-off during hunting. Studying species with facultative and/or transient social life is relevant to investigate how the social context impacts the decision to respond to the presence of prey.

The vast majority of the 50,000 or so species of spiders described are solitary at adulthood but most, if not all, species are gregarious and tolerant at early developmental stages (Krafft & Cookson 2012; Chiara et al. 2019). Occurrences of group hunting in gregarious spiderlings have been reported in many species (Kim et al. 2005; Ruch et al. 2014; Dumke et al. 2016). Previous studies that investigated group hunting in spiders mostly examined how the social structure influences the outcome of cooperation. In the subsocial spider *Stegodyphus dumicola*, for instance, spiderlings gain more mass when they feed communally with siblings than with unrelated juveniles (Schneider & Bilde 2008). Similarly, spiderlings of *Diaea ergandros* are more likely to engage in group hunting in presence of kin than in presence of unrelated individuals (Ruch et al. 2014). Such findings indicate that the current social context impacts the behaviours of spiderlings. In many species, gregarious juveniles in spiders are usually highly reluctant to cannibalise conspecifics until dispersal (Hvam et al. 2005; Mayntz & Toft 2006; Lesne, Trabalon, et al. 2016). In *Agelena labyrinthica*, spiderlings maintained alone a few days displayed agonistic interactions while similarly aged individuals reared in groups are tolerant, suggesting that social isolation impairs the response to social cues and triggers aggression (Chiara et al. 2019).

Here, we studied the juveniles of the solitary species *Agelena labyrinthica*, a common web-building spider in southern and central Europe that builds a horizontal web sheet to capture prey. We tested the hypothesis that the past and current social contexts experienced by gregarious spiderlings have an influence on their individual behaviours when hunting, particularly on their response to the stimuli emitted by prey. Our predictions were that (1) spiderlings maintained in isolation would catch a prey more rapidly than siblings reared in groups and that (2) the presence of conspecifics during the hunt would delay prey capture in comparison to individuals hunting alone.

MATERIAL & METHODS

Ethics statement. This work complies with the current laws in France on the use of invertebrates in research.

Model species. Females of *Agelena labyrinthica* (Agelenidae, Clerck 1758) usually lay one to three cocoons containing an average of 80–120 eggs in late summer. Hatching occurs inside the cocoon after a period of incubation of about 20 days. At this stage, larvae show little mobility and obtain their nutrients from egg yolk. This first instar lasts one week and ends with a first moult in the cocoon (second instar). Spiderlings then enter a winter diapause until early spring when they emerge from the egg-sac and remain gregarious for a few days prior dispersal. Second-instar spiderlings are mobile, produce silk and display hunting behaviours toward prey (Lesne, Trabalon, et al. 2016). The average body length (prosoma+opisthosoma) of 2nd-instar spiderlings is 2.5 ± 0.29 mm (mean ± standard deviation, N = 60) (Mougenot et al. 2012). In this study, we used eight cocoons that were collected in September 2018 near Toulouse (France) and placed in an incubator on October 8, 2018. Cocoons were kept in darkness at 4 ± 1°C to simulate winter diapause. When needed, cocoons were removed from the incubator, placed at ambient temperature and gently opened with callipers to extract spiderlings (Chiara et al. 2019). In this study, cocoons contained 117 ± 46 spiderlings (mean ± SD, N=8).

Influence of early social density on hunting behaviour. This experiment aimed to determine whether the social density experienced by spiderlings the day preceding the hunting test influenced their behaviours. We used individuals from three cocoons collected at three different sites (Canens: 43°12'83.39"N, 1°19'41.05"E; Lézat: 43°15'09.11"N, 1°18'54.23"E; Ramonville-Saint-Agne: 43°54'15.43"N, 1°49'38.08"E) and opened on February 20, 2019. Spiderlings were introduced in groups of 10 to breeding dishes (circular PVC transparent dishes: diameter=5.5 cm, height=1.5 cm) and maintained at 24 ± 1°C with a 12:12 light cycle. Breeding dishes were sprayed with water every two days and spiderlings were never fed. On Day 7, spiderlings were assigned to one of four treatments: they were either introduced alone, in pair, in groups of four or eight individuals to arenas made of polylactic acid (PLA) (diameter=2.5 cm, height=1 cm). After 24 hours, focal spiders were introduced alone to a test arena. We have chosen a period of 24 hours because the risk of aggression between spiders substantially increased for longer durations (Chiara et al. 2019).

Influence of past and current social context on hunting behaviour. This experiment aimed to determine the influence of the previous or the current social context on spiderlings behaviour. We used five cocoons collected at different locations (Latrape: 43°15'58.11"N, 1°17'48.45"E; Lézat: 43°15'09.11"N, 1°18'54.23"E; Mailholas: 43°14'26.86"N, 1°18'54.23"E; Marquefave: 43°18'58.71"N, 1°15'1.30"E; Ramonville-Saint-Agne: 43°54'15.43"N, 1°49'38.08"E). Cocoons were opened on February 6 and 7, 2019. Spiderlings were placed in groups of 10 to breeding dishes maintained at 24 ± 1°C with a 12:12 light cycle. Breeding dishes were sprayed with water every two days and spiderlings were never fed. Within the first 48 hours, each spiderling was removed from its breeding dish, anesthetised with a brief (<30 seconds) CO2 exposure, marked with a dot of red or green paint (Edding 750©) on the opisthosoma and reintroduced to its dish. After seven days, individuals were assigned to one of two treatments: individuals were either maintained in pairs in large arenas (PLA, inner diameter: 2.5cm, surface: 4.90 cm^2, height: 1cm) or they were kept alone in small arenas (PLA, inner diameter: 1.77 cm, surface: 2.46 cm^2, height: 1 cm). We varied the size of the arenas for isolated and paired spiderlings to ensure that the surface available per individual was similar between treatments. The arenas were covered with a piece of glass to prevent spiderlings from escaping. After 24h, the individuals were assigned to one of the five treatments:

- One spiderling maintained alone was introduced alone to a test arena (see description below),
- One spiderling maintained in pair was introduced alone to a test arena,
- Two siblings maintained alone were introduced in pair to a test arena,
- Two unfamiliar siblings maintained in pair in different dishes were introduced in pair to a test arena,
- One spiderling maintained alone and one unfamiliar sibling maintained in pair were introduced in pair to a test arena

Experimental procedure. Test arenas were made of PLA (diameter=2.5 cm, height=1 cm) and contained silk that was laid by two siblings of the tested individual(s) during the 24 hours preceding the test. This procedure allowed us to reveal the influence of the past or current context on behavioural latencies while limiting confounding effects due to possible difference in silk quantity on hunting behaviours. To avoid destroying the web when removing the spiderlings used to lay silk, we encouraged them to leave the dish by slightly tilting the arena and by gently blowing air. The focal individual(s) was(were) then introduced to the test arena.

After an acclimation phase of 60 minutes, we introduced a male *Drosophila melanogaster* to the test arena. Each test was recorded with a video camera (Sony Handycam HDR-XR350). Each trial with single spiderling lasted three minutes and was interrupted before if the spider bit the prey for more than 3 seconds. Trials involving pairs lasted seven minutes. The duration of test was longer for pairs than for single individuals because we aimed to quantify how individuals in pairs interacted when feeding on the prey.

Data analysis. From each recorded trial, we observed the following behaviours:

- Reaction: first visible movement of a spider upon the introduction of the prey
- Contacting prey: a spider touched the prey with its pedipalps or first pair of legs.
- Biting prey: a spider bit the prey with its chelicerae for at least three seconds.

For spiderlings tested in pairs, we also noted:

- Touch conspecific: the spider touched its conspecific with its pedipalps or first pair of legs.
- Bite conspecific: the spider bit its conspecific with its chelicerae.
- Chase conspecific: the spider left its current position to run after its conspecific.

We discarded from the analyses the tests (13 out of 116 trials) where the removal of the lid covering the arena induced a detectable perturbation of the spider(s). In each test, we considered as t_0 the instant at which the prey first contacted the web. The reaction time was defined as the interval between t_0 and the first spider's reaction. The latencies to contact and to bite the prey were defined as the time elapsed between t_0 and the time of first contact with the prey and the time at which the first bite occurred, respectively.

Statistical analyses. All statistical analyses were performed with the statistical software R (3.5.0). Latencies were compared with a Cox proportional hazard model (i.e. a semiparametric survival model that necessitates no specification of its baseline hazard function) implemented in R package *survival* (function *coxph*). The model considered censored data and considered cocoon ID as a random effect. To meet the statistical requirements of the Cox model (i.e. proportional hazard assumption), we considered only the 60 first seconds of each trial in the analyses of the latencies. The hazard ratio estimates the difference in the instant probability for the event of occurring at time *t* (i.e., hazard rate) between two samples. Values of hazard ratio not significantly different from 0 suggest an absence of differences between treatments. Non-significant interactions were removed from the model.

RESULTS

Influence of early social density on biting latencies

We evidenced a significant influence of the social context experienced during the 24 hours preceding the test on hunting behaviour. When tested alone, spiderlings maintained in isolation displayed shorter latencies to catch the prey (median: 14.36 s) than siblings maintained in groups of 2, 4 or 8 (median: 45.60 s) (Kruskal-Wallis test corrected for ties: H_3=7.78, *P*=0.05). Because we detected no impact of group size on individual performance (Figure 1), we next only compared the influence of past and current social context on hunting behaviours between isolated and paired spiderlings.

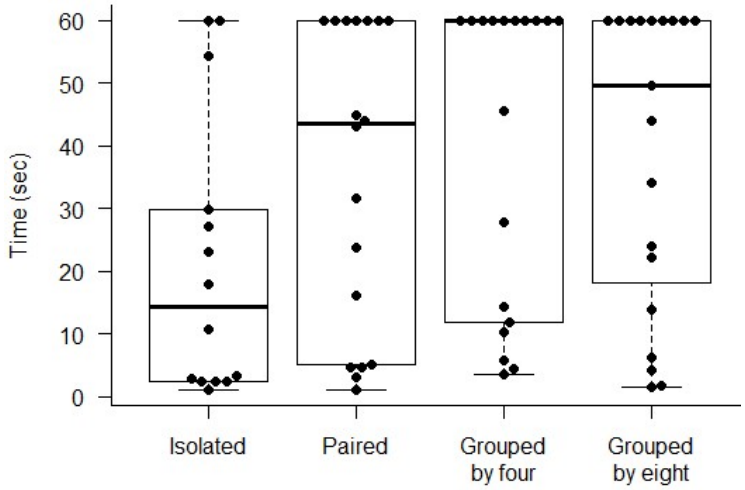


Figure 1. Latencies to bite a prey in spiderlings tested alone but maintained alone (N=14) or in groups of 2 (N=18), 4 (N=18) or 8 (N=19) during the 24h preceding the test. Each dot gives the latency measured for one spider. Horizontal line in each box represents the median, and the lower and upper hinges indicate the first and third quartiles. Lower and higher whiskers extend to the most extreme values within 1.5 interquartile ranges from the first and third quartiles, respectively.

Effects of past and current social context on hunting behavior

Spiderlings maintained in isolation or in groups during 24 hours were tested alone or in pairs. Within the first minute of test, we found that individuals caught the prey more rapidly if they were reared alone than in groups (HR [± 95% CI]=1.88 [1.07-3.30], *P*=0.027) (Figure 2a). The proportion of tests where the prey was caught was greater for single spiderlings (72%, N=51) than for pairs (35%, N=34). Spiderlings were more rapid to catch the prey when tested alone (10.20 ± 3.32 s) than in pairs (19.44 ± 6.52 s) (HR [± 95% CI]=5.30 [2.85-9.88], *P*<0.001).

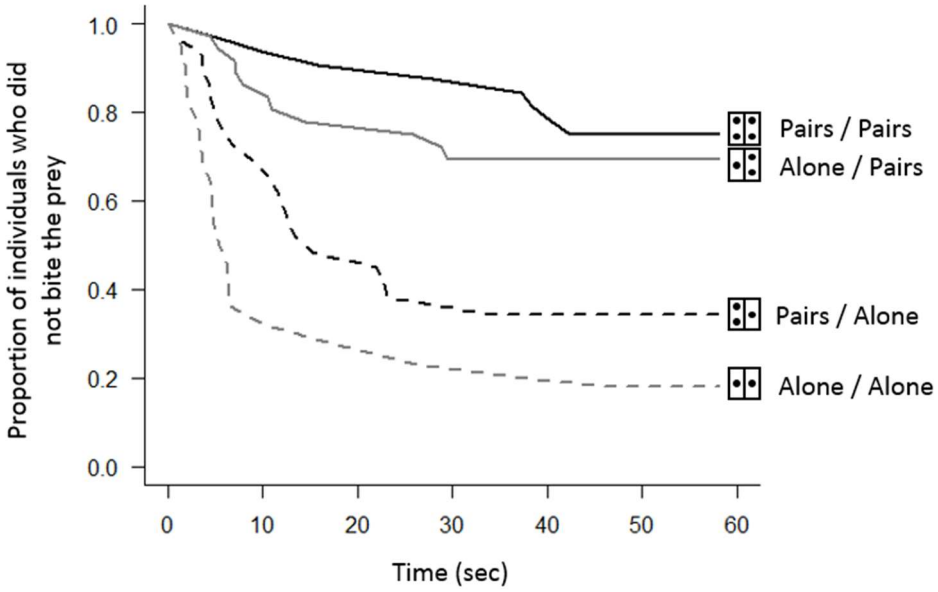


Figure 2. (a) Survival curves of the latencies to catch the prey as a function of the past and current social context (alone vs. in pairs).

Next, we investigated which phase of the hunting sequence was impacted by the past and current social context. We considered the reaction time, the latency to first contact the prey and the latency to bite the prey after the first contact. First, we found that both past and current social contexts impacted the reaction time of spiderlings (past context: HR [± 95% CI]=1.64 [1.10-2.44], *P*=0.015; current context: HR[± 95% CI]=2.90 [1.88-4.46], *P*<0.001). Spiderlings that were alone either the day before the test or during the test had shorter reaction time that individuals maintained for 24 hours or tested in presence of a conspecific (Figure 3).

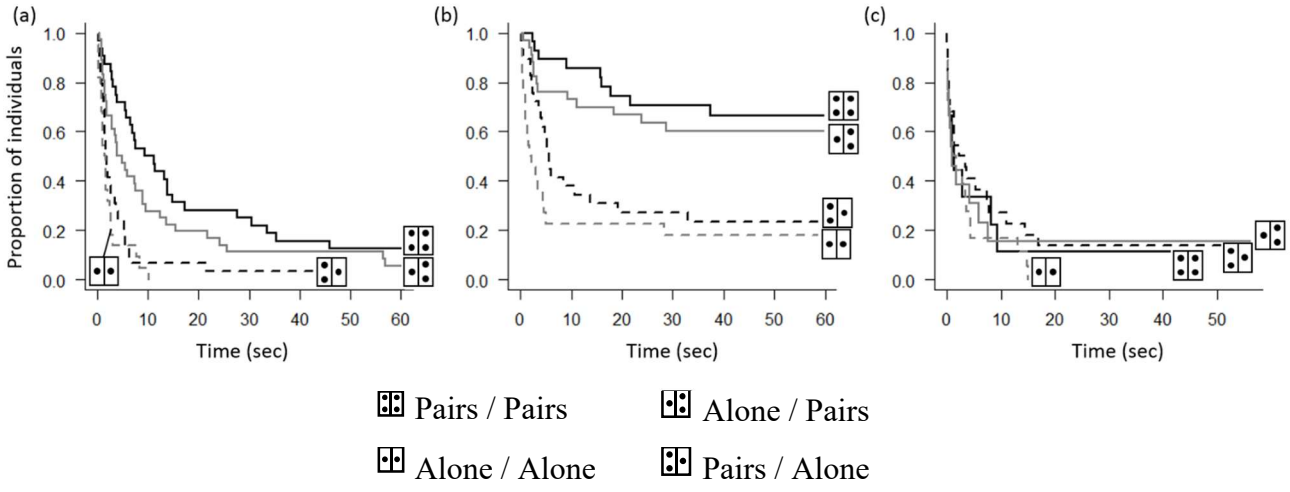


Figure 3. Survival curves of the reaction time (a), the latencies to touch (b) and bite (c) the prey as a function of the past and current social context (alone *vs*. in pairs).

For spiderlings that reacted to the prey, we found that both the past (HR [± 95% CI]= 1.72 [1.00-2.96], P=0.048) and current (HR [± 95% CI]= 4.08 [2.29-7.28], P<0.001) social context influenced the time elapsed to first touch the prey. Individuals reared or tested in pairs were slower to contact the prey than their conspecifics raised or tested alone (Figure 3b). Finally, we detected no influence of the past (HR[± 95% CI]=1.25 [0.72-2.2], *P*=0.43) and present (HR[± 95% CI]= 1.00 [0.52-1.93], *P*=1) social context on the latency to bite the prey after a spiderling first touched it (Figure 3c). In pairs with one spiderling maintained alone during 24 hours and one individual maintained in presence of a sibling, we found no differences between individuals in their reaction time (HR [± 95% CI]= 0.92 [0.40-2.10], P=0.84), their latencies to touch (HR [± 95% CI]= 0.47 [0.69-3.69], P=0.28) or bite the prey (HR [± 95% CI]= 1.27 [0.45-3.54], P=0.66).

Intraspecific interactions

First, we aimed to determine whether the probability of catching a prey was influenced by the presence of another individual in the arena. Among the 50 pairs tested experimentally, we observed 28, 9 and 13 pairs in which 0, 1 and 2 spiders, respectively, bit the prey within one minute. In pairs, 35% of individuals bit the prey. Under the assumption that the probability of biting a prey was the same from one arena to another, we would have expected to observe 21 (0.65x0.65x50), 23 (0.35x0.65x50+0.65x0.35x50) and 6 (0.35x0.35x50) pairs in which 0, 1 and 2 spiders bit the prey, respectively. We found a significant difference in the proportion of theoretical and experimental pairs with 0, 1 or 2 individuals bit the prey (X_2^2=18.27, P<0.001), meaning that prey bites were not randomly distributed between test arenas. Arenas with a single bite were under-represented while arenas with no and two bites were over-represented.

A total of 50 pairs were observed. We detected contacts between spiders in 40% of pairs (mean ± SD: 5.6 ± 3.9 contact per test), bites in 32% of tests (2.9 ± 2.1 bites per test) and chases in 12% of trials (2.7 ± 2.2 chases per test). The proportion of tests showing each type of interactions did not differ between pairs with two individuals previously maintained alone, two individuals previously kept in pairs or one spiderling maintained alone and one maintained in pairs (Kruskal and Wallis tests: contacts: X_2^2=2.21, *P*=0.33; bites: X_2^2=1.02, *P*=0.60; chases: X_2^2=1.72, *P*=0.42). When spiders interacted, their first contact occurred almost exclusively after a first bite was inflicted to the prey (with the exception of two events). The most aggressive interaction resulted in the loss of a leg of one spider. In 42% of pairs, the two spiderlings fed simultaneoulsy on the prey. The durations of bout of food sharing showed important variations,

ranging from less than 0.02 sec to more than 4 min 42sec (1st quartile: 0.45s; median: 4.46s; 3rd quartile: 14.59s). On average, the total duration of food sharing in pairs was 116.25 ± 103.85 seconds (mean ± SD). In 26.0% of food sharing events that finished before the end of the test (N=96), one spiderling ceased to feed on the prey and engaged in agonistic interactions with its sibling (a bite or a chase occurred 3 sec before or after the end of a sharing event). About 63% (N=27) of spiders that initiated a chase during an event of prey sharing were the individuals that first contacted the prey. When a chasing event was followed by a resumption of prey consumption, the individual that chased the other was always the one that subsequently fed on the prey (14 instances observed in 10 different pairs). In pairs containing individuals maintained alone and one maintained in groups during 24h, the spiderling maintained alone initiated 42% of contacts (N=31), 56% of bites (N=16) and 70% of chase (N=10).

DISCUSSION

In this study, we investigated the influence of the past and current social context on hunting behaviours in spiderlings. When tested alone, a spiderling maintained in groups during the 24-hours preceding the hunt took, on average, three times more time to catch the prey than an individual maintained in isolation. We found that spiderlings were two times more rapid to capture a prey when they were tested alone than in pairs. Analysing the different phases of the hunt revealed that the social context, both past and current, influenced the reaction time to the introduction of the prey and the time required to contact it. Once the prey has been touched, the latency to bite was not impacted by the past or current context.

First, our study revealed that the expression of the influence of the social context requires the physical presence of individuals. Indeed, spiderlings, when alone, could have employed other cues as substitutes for the presence of conspecifics. Spiders, as many other arthropods, use chemical compounds (e.g. hydrocarbons, fatty acids) bound to cuticle and silk to regulate their social behaviours (Trabalon 2013). If spiderlings were using chemical cues laid on silk, we would have expected them to behave in the same way during our test, regardless of the presence of siblings. Similarly, contact with silk during the 24-hours prior to the test for spiderlings maintained alone could not compensate for the absence of conspecifics. Overall, this indicated that the direct perception of the physical cues emitted by spiderlings played a key role on the influence of the social context on hunting behaviours reported here. At close range however, after spiders touched their prey, no influence of the social context was detected and chemotactile cues likely trigger biting.

In web-building spiders, individuals use the vibrations that propagate through the silky network to detect and locate struggling prey entangled in the web. In spiders, vibrations are also used as a means for intraspecific communication (Barth et al. 1988; Wignall & Herberstein 2013). In the spider *Coelotes terrestris*, the mother relies on the differences in vibrations to discriminate her offspring from prey (Tretzel 1961 in Kaston 1965). In the social spider *Mallos gregalis*, the amplification of prey vibrations through web resonance enables spiders to discriminate prey from conspecifics during cooperative hunting (Burgess 1979). Although spiders possibly discriminate vibrations of different kinds, our results showed that the reaction time and the latency to move toward the prey were both influenced by the past and current contexts. In our experiments, the increased latency to react to the introduction of prey possibly resulted from a habituation to the vibrations emitted by conspecifics. Indeed, spiders that repeatedly experienced web vibrations gradually decreased their response to the stimulus (Szlep 1964) and

spiders may be slower to respond to prey vibrations during playback of white noise vibrations (Wignall & Herberstein 2013). The exposure to walking vibrations in the web during the hours preceding the test might have resulted in a general increase in the response-thresholds to vibratory stimulations. Interestingly, the habituation detected in our experiments started to wane within 24-hours of social isolation. This result supports an earlier conclusion that the decline in the rate of social interactions after dispersal causes spiderlings to forget social cues and initiate intraspecific aggression (Chiara et al. 2019).

The current context, which had a stronger impact on behaviours than the past social context, influenced the latency to touch the prey and the capture rate. Indeed, 70% of spiderlings that reacted to the introduction of the prey approached it when tested alone versus 35% when in pairs (Fig 3b). Likewise, the observed proportion of pairs (9/50) where only one individual caught the prey was much lower than the fraction (23/50) expected under the hypothesis that individuals behaved independently. We can propose different hypotheses to explain these patterns. A parsimonious hypothesis is that the presence of another individual generated vibratory noise that created interference and hindered the perception of the prey, resulting in a lower proportion of capture. In presence of conspecifics, spiderlings might need more time to process vibratory information before deciding to move toward the prey. During cooperative hunts in the social spider *Anelosimus eximius*, individuals alternate pauses and moves in a synchronized way, presumably to improve prey detection by reducing the background noise generated by moving hunters (Krafft & Pasquet 1991, Chiara et al. in preparation). Once the prey is seized by a first individual, the nature of its vibrations change as a result of the fight and can possibly become more discernible and perceptible by other individuals (Burgess 1976, 1979). An increase in the probability of moving toward the prey after a first bite occurred could possibly explain why the proportion of pairs with two bites was higher than predicted.

Here, agonistic interactions between spiders only arose after they first bite the prey, suggesting that they were competing. Interestingly, aggression was never fatal and agonistic interactions included pursuits and non-lethal bites. Spiders feeding communally frequently compete either to monopolise the prey or to access nutritionally highest rewards (head, thorax) (Ward & Enders 1985; Whitehouse & Lubin 2005). In our study, we used prey of small size that can be seized by single spiders. However, the capture of large prey generally results in a decrease of agonistic interactions (Kim et al. 2005). Further experiments should determine whether the effect of the current context persists when bigger prey are provided. We predict that the latency to catch a prey will decrease with its size because a large prey produces stronger vibrations, thereby

reducing the confusion with vibrations emitted by conspecifics and also because a large prey allows a greater individual share.

In conclusion, our study revealed an influence of the past and current social context on hunting behaviours on gregarious spiderlings. This adds another dimension to the already complex combination of factors that determines the success of foraging in spiders, and more generally, in hunting carnivores.

Acknowledgments: VC was supported by a PhD grant from the French Ministry of Higher Education and Research. We thank Simon Taquet for assistance in data collection.

CHAPITRE 3

Comment les araignées sociales se synchronisent-elles lors des chasses coopératives ?

Les résultats présentés dans ce chapitre sont issus d'un travail préliminaire qui sera prochainement complété par des expérimentations sur le terrain.

RÉSUMÉ :

Les comportements collectifs observés dans les sociétés animales nécessitent parfois une certaine coordination entre les membres du groupe. Cette coordination peut donner lieu à des phénomènes de synchronisation au cours desquels on observera des individus effectuer le même comportement en même temps. Les mécanismes à l'origine de cette synchronisation sont bien connus chez les insectes ou amphibiens qui chantent en chœur ou encore chez les lucioles dont les flashs lumineux peuvent être synchronisés. Un cas particulier de synchronisation est celui que l'on peut observer chez l'araignée sociale *A. eximius*. Chez cette espèce tropicale, les individus vivent en colonies qui peuvent regrouper plusieurs milliers d'individus. Lorsqu'une proie tombe dans la toile, plusieurs individus vont la prendre en chasse et se déplacer vers elle par saccades synchronisées. Bien que ce phénomène ait déjà été décrit dans la littérature, les mécanismes à l'origine de cette synchronisation n'avaient pas encore été détaillés. Nos résultats ont permis de proposer un mécanisme simple expliquant ce phénomène. Les araignées peuvent être dans deux états distincts : en déplacement ou à l'arrêt. Nous proposons que plus il y a de conspécifiques en mouvement, plus la probabilité qu'un individu passe d'un état à l'autre est importante. Ainsi la même information (quantité de vibrations perçues) aura un effet différent sur un individu en fonction de son état. En plus de ce phénomène, nous proposons l'existence d'une période réfractaire pendant laquelle un individu qui vient de s'arrêter ne peut pas recommencer à se déplacer.

Les hypothèses sur lesquelles nous avons bâti ce modèle s'appuient sur les connaissances ou hypothèses déjà décrites dans la littérature. Nous avons également validé notre modèle en confrontant ses prédictions avec des données expérimentales, ce qui nous assure une certaine confiance dans les hypothèses sur lesquelles il est basé. Nous envisageons de compléter ce modèle et de le confronter à de nouvelles observations sur le terrain afin d'accroître sa pertinence et de le tester face à de nouvelles prédictions. Bien qu'encore incomplet, ce travail est en bonne voie et nous a déjà permis de tirer certaines conclusions quant aux mécanismes comportementaux à l'origine de la chasse synchronisée. Ce travail illustre comment, à des échelles de temps très courtes, le comportement des congénères peut influencer celui d'un individu pour aboutir à un phénomène collectif sans utiliser de système de communication complexe.

How social spiders synchronize during cooperative hunting?

Violette Chiara[1], Pierre Lacoste[1], Patrick Arrufat[1], Jean-Louis Deneubourg[2], Raphaël Jeanson[1]

[1]Centre de Recherches sur la Cognition Animale, Centre de Biologie Intégrative, Université de Toulouse, CNRS, UPS, France. [2]Unité d'Ecologie Sociale (USE), Université libre de Bruxelles, Belgique

INTRODUCTION

Sociality is found in a wide range of species, from vertebrates to invertebrates. Living in a group often implies that some activities are performed simultaneously by many individuals. Such collective behaviours can arise in many contexts including, for instance, foraging, nest construction or brood care. The coordination of individuals can result in the production of synchronized patterns of activity (i.e. "when a large number of individuals co-ordinate to act in unison", Sumpter 2010). Two main categories of mechanisms, both of which involving social interactions, can be proposed to explain the emergence of synchronization within social groups. First, each individual can possess an internal pacemaker driving the emission of a signal at regular frequencies (Greenfield 1994). In that case, single individual behave as oscillators and synchronisation requires that individuals adjust the phase of their oscillators. Such mechanisms can explain the chorusing of frogs (Loftus-Hills 1974), the synchronized flashing of fireflies (Buck et al. 1981) or the acoustic synchrony of tree crickets (Walker 1969). A second form of synchronisation requires no intrinsic rhythmicity. In 1988, Goss and Deneubourg proposed a simple model to account for the emergence of synchronised rhythmical activity in social groups where individuals show no individual activity rhythm. This model postulates that the periodic changes in the level of activity of groups can be explained by local interactions between individuals (Figure 1). Basically, inactive individuals can spontaneously become active and, after contact, can activate (with a certain probability) inactive nestmates. If activated, these individuals can in turn activate inactive workers and so on. One important component of this model is the existence of a refractory period, which corresponds to a phase where individuals are insensitive to stimulations and cannot be activated. Such class of mechanisms can satisfactorily explain the existence of periodic patterns of activity in ant colonies (Cole 1991).

One remarkable example of collective synchronisation is found in the social spider Anelosimus eximius during cooperative hunts. This species inhabits tropical rainforests of northern South America and colonies can comprise up tens of thousands of individuals (Avilés 1997). Nests, which can measure several meters in width and length, are typically composed of a horizontal basket-shaped silken sheet and a network of vertical threads, connected to the vegetation, used to intercept flying prey. Spiders cooperate during hunting and, collectively, they can catch very large prey, up to 700 times the dry weight of an individual spider (Pasquet & Krafft 1992). The vibrations produced by ensnared prey alert and recruit spiders in the surroundings areas. When moving toward the prey, spiders rapidly synchronize their displacements by alternating their phases of mobility and immobility (Krafft & Pasquet 1991). Surprisingly, the individual

behavioural rules underlying the emergence of periodic oscillations in hunting spiders remained poorly understood. Also, this collective behaviour was a source of inspiration in the field of swarm intelligence to develop model of optimization (Bourjot et al. 2003; Cuevas & Cienfuegos 2014; Yu & Li 2015), but paradoxically, no convincing model has yet been proposed to explain the patterns of synchronization in social spiders. Krafft and Pasquet (1991) suggested that the model introduced by Goss and Deneubourg (1988) could nicely explain the patterns of synchronization. However, the autocatalytic model proposed by Goss and Deneubourg (1988) requires a relatively long refractory period to achieve synchronization. This critical assumption is not supported by the experimental observations of spiders' hunting sequences which reveal short durations of pauses. The autocatalytic model proposed by Goss and Deneubourg (1988) only considered the influence of active individuals on the transitions between behavioural states. Other models of synchronization, also based on social facilitation, considered the additional influence of inactive individuals. For instance, individuals within groups of sheep switch synchronously between activity (e.g. grazing, walking) and inactivity (e.g. resting, ruminating). It was showed that the probability of a sheep to become active increased with the number of active individuals in the group and decreased with the number of inactive conspecifics (Gautrais et al. 2007). In this model, the influence of the number of sheep in each state on an individual's decision to switch state relaxes the need for a refractory period to generate synchronisation.

Here, we aimed to identify the behavioural rules driving the emergence of synchronisation in hunting spiders. Vibrations are an important means of communication in spiders and they likely participate to coordination of behaviours in spiders hunting in groups (Krafft & Pasquet 1991). Our hypothesis was that spiders used the same social cue, namely the intensity of vibrations produced by moving individuals, to decide to switch between behavioural states (Figure 1). This assumption was motivated by the fact that spiders detect only active individuals because they generate vibrations and that they are insensitive to immobile individuals because they produce no perceptible cue.

In this study, we first quantified the behaviours of a single spider of A. eximius using experiments performed in the lab. We then developed a theoretical model to test our hypothesis that the same social cue can be used to control the transition between behavioural states and generate synchronisation in hunting groups. Last, we used experimental data collected in groups of spiders to calibrate our model. In a near future, the model will be used to formulate predictions about collective behaviours that will be tested in the field.

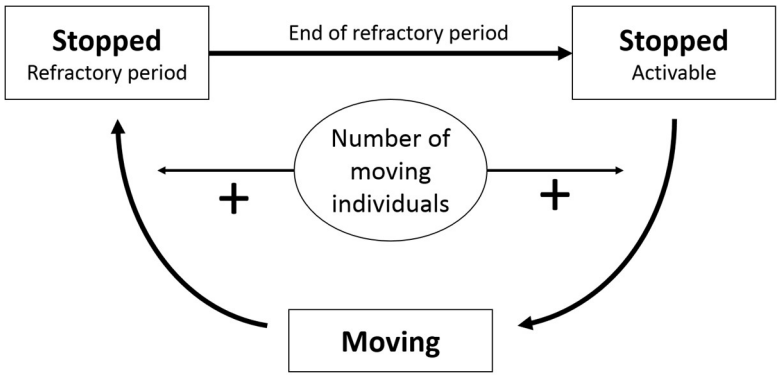


Figure 1. Schematic representation of the behavioural rules proposed for our model. The plus indicate an increase in the probability to change from one state to the other.

MATERIAL AND METHODS

Model species

Anelosimus eximius (Aranea: Theridiidae) is a social spider inhabiting the tropical forests of South America. One colony was collected in French Guyana (dam of Petit Saut 5°03'51.0"N 53°02'51.6"W) in May 2017. In the laboratory, the colony was placed in a glass tank (45 x 45 x 58 cm) covered by a metallic mesh. The colony was maintained in a climate room under a controlled temperature of 24±1 °C and a 12:12 dark:light cycle. We provided a large diversity of preys (*Acheta domesticus, Blatta lateralis, Gryllus campestris, Locusta migratoria, Tenebrio molitor*) 4 to 5 times per week and we sprayed water on the web on the same days than feeding. The occurrence of reproduction under lab conditions attested that colony was healthy. On January 17th 2018, a sample of individuals of all ages and of both sexes were transferred to a new vivarium (Plexiglas, 49 x 12.5 x 49 cm) to assemble a subcolony. The subcolony was maintained under a controlled temperature of 24±1 °C with a natural dark:light cycle. This subcolony was fed 3 to 5 times a week with live prey. Prey remains were removed every two to three weeks.

Experimental setup

We aimed at testing hunting behaviour in groups of different sizes. To avoid the possible confounding effects of the quantity of silk on spiders' behaviours, we introduced groups of 20 adult females to test boxes (N=3) made of transparent Plexiglas (25 x 8 x 37 cm height) on February 16th 2018. Spiders were given one month to build a web. On March 15th 2018, we opened a hole at the upper part of the test boxes to allow spiders to exit the set-up by themselves, which prevented to alter web structure. Behavioural tests (described below) lasted one month. We started to test isolated spiders. These single females were introduced to the test boxes and left undisturbed for two days for acclimation. After one week, we added four adult females in each test box to form groups of five individuals. The next two weeks, we added 5 and then 10 individuals to obtain groups of 10 and 20 spiders, respectively.

Behavioural tests

Each box was tested three times a week every two days (Monday, Wednesday and Friday) and watered daily. Spiders were fed once a week with a live prey after the last weekly assay was completed. For each test, we placed the test box in a larger white box (65 x 65 x 65 cm) with one missing wall to record the experiment. A camera (JVC EverioR) was placed in front of the

terrarium to record spider's behaviour at a sampling rate of 50 frames per second. After a period of acclimation of ten minutes, we introduced the vibrating lure (see below) through one hole drilled in one of the two lateral walls of the test box, ensuring that the mechanic lure was placed above the horizontal sheet of the web and in contact with silk threads. This lure constituted in a 5 cm metal wire with a piece (0.5x0.5x0.5cm) of sponge at the tip. The wire was connected to a custom-designed generator of vibrations. If the vibrations triggered no spider's reaction within three minutes, the trial was stopped. Otherwise, the trial continued until all moving spiders reached the lure or stopped moving for 1 minute or more. We tested spiders in each test box up to 4 times per day. In total, we tested single spiders (N=10) and groups of 10 (N=18) and 20 individuals (N=14) during four weeks. When tested alone, spiders did not react to the lure and therefore no data were collected.

Behavioural analysis

Each movie was analyzed frame by frame by eye to determine whether an individual moved between two consecutive images. A movement was considered as any visible and active change in body position (excluding the legs movements). We excluded any passive movement generated by web vibrations when the spider was close to the vibrating lure. For each movie, we counted the number of individuals that reacted to vibrations (i.e. they did at least one movement after the onset of vibrations) and we noted the time that elapsed between the onset of vibrations and the reaction of the first spider that moved. The beginning of a hunt was defined as the first movement of any spider after we triggered lure vibrations. The hunt ceased when any spider was at 1 cm or less of the vibrating lure. A displacement was defined as any uninterrupted sequence of movements (Table 1). A stop was defined as any uninterrupted sequence of immobility. For the analysis, we considered the durations of displacements and stops. Data for single spiders were obtained from the first spider that moved when tested in groups (see below). We used the experiments with 10 and 20 individuals to determine the durations of stops and displacements of hunting spiders in groups of different sizes (Table 1).

Table 1: Example of table obtained from movie analysis. For each spider, 0 indicates an absence of movement, 1 indicates a movement. "Number involved" gives the number of spiders involved in the hunt at each time step. A spider was considered hunting after her first movement and before her last movement or before any spider reached the lure. From this table, we calculated the duration of all displacements and stops. A displacement was a non-interrupted sequence of frames with movements (e.g. sequence in the red box). A stop was a non-interrupted sequence of frames with no visible movements (e.g. sequence in the blue box). Each sequence of stop or displacement was associated with the corresponding number of spiders involved in the hunt. Any sequence where the number of involved spiders changed (e.g. sequence in the green box) was discarded from the analysis.

Time (sec)	*0.00*	*0.02*	*0.04*	*0.06*	*0.08*	*0.10*	*0.12*	*0.14*	*0.16*	*0.18*	*0.20*	...	*30.20*	*30.22*	*30.24*	*30.26*	*30.28*	*30.30*	*30.32*	*30.34*	*30.36*	*30.38*	*30.40*	*30.42*
Spider #1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	...	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1
Spider #2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	...	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1
Spider #3	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	...	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Spider #4	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	...	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0
Spider #5	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	...	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1
Number Involved	**NA**	**NA**	**1**	**1**	**3**	**4**	**5**	**5**	**5**	**5**	**5**	**5**	**5**	**5**	**5**	**5**	**5**	**4**	**4**	**3**	**2**	**2**	**2**	**NA**

Spider #5 initiated the first movement: **Begin of the hunt**

Spider #4 reached the lure: **End of the hunt**

Data analysis

Analyses were performed with the software R 3.2.1 (R Core Team 2018). We compared the survival curves of the lifetimes of stops or the lifetimes of movements between conditions with log-rank tests using the function *survdiff* in the package *Survival* in R.

Spiders that moved synchronously alternated phase of activity and inactivity. To assess the proportion of individuals that were moving simultaneously during a hunt, we needed to identify activity peaks. Our rule of thumb was to consider that a peak in activity occurred when the proportion of individuals moving simultaneously exceeded 25% of the group size and 150% of the average proportion of individuals moving during the hunt. For each peak meeting this criterion, we then determined the maximal proportion of moving individuals (see Figure S1 page 112).

We used the kappa coefficient to estimate the level of synchronisation (Siegel and Castellan 1988 in Rook & Penning 1991; Asher & Collins 2012). We first computed the proportion of synchronisation across all periods $P_{(A)}$ as:

$$P(A) = \frac{1}{T} \sum_{i=0}^{T} \frac{A_i(A_i - 1) + I_i(I_i - 1)}{N(N-1)}$$

where N was the number of individuals, T was the total duration (timesteps) of the hunt, A_i and I_i were the number of mobile and immobile individuals, respectively. We then computed the proportion of synchronisation $P_{(E)}$ obtained under the hypothesis that activity patterns were random as:

$$P(E) = \left(\frac{\sum_{i=0}^{T} A_i}{(T * N)}\right)^2 + \left(\frac{\sum_{i=0}^{T} I_i}{(T * N)}\right)^2$$

The κ coefficient of synchronisation was obtained as:

$$\kappa = \frac{P(A) - P(E)}{1 - P(E)}$$

Values of κ range between -1 and 1. A value of 0 indicates an absence of synchronisation and a value of1 indicates the maximal synchronisation. Negative values indicate a lower level of synchronization than expected by chance (i.e. alternated moves).

RESULTS

Analysis of the behaviours of single spiders

From experimental data, we aimed to assess the duration of the refractory period. We used the movies of groups of 10 or 20 individuals to measure the durations of displacements and stops of the first individuals that moved before others engaged in the hunt. We removed the 5% lowest values to consider possible measurement errors. The mean duration of displacements equalled 0.25 ± 0.15 sec (mean ± SD, N=73) and the mean duration of stops 0.72 ± 0.80 sec (mean ± SD, N=77). We considered that the refractory period was the lowest value of stop durations, which equalled 0.16 sec (Figure S2 page 113). Proceeding similarly for displacement, we found that the minimal movement duration was 0.08 sec (Figure S2 page 113). The ratio of the refractory period divided by the value of the mean displacement equalled 0.64.

We then used these durations to determine the rate of extinction of stops and displacements of spiders moving alone. We subtracted the value of the refraction period to the durations of stops and the minimal movement duration to the durations of displacement. The survival curves of the lifetimes of stops and of the lifetimes of displacements can be fitted with an exponential function, which mean that the extinction rate of each behaviour was constant (i.e. memoryless process, (Haccou & Meelis 1992). We could thus use the inverse of the mean durations to estimate each extinction rate. After removing the value of the minimum movement duration, the mean duration of displacements equalled 0.16 ± 0.15 sec (mean ± SD, N=77) and the extinction rate was 2.03 s^{-1}. After removing the duration of the refractory period, the mean stop duration equalled 0.56 ± 0.80 sec (mean ± SD, N=73) and the extinction rate was 6.09 s^{-1}. The extinction rate was used to determine the probability of moving or stopping per time *dt* using the formula $1\text{-}e^{-(\text{extinction rate}*dt)}$. For single spiders (i.e. in absence of social stimulations), the individual probabilities of stopping and moving per time step implemented in simulations with *dt*=0.02 equalled 0.04 and 0.115, respectively. We ran simulations implementing the parameters described above (refractory period=0.16 sec, minimal movement duration=0.08 sec, probability of moving=0.04, probability of stopping=0.115) to verify that our approach was accurate to model the behaviours of a single spider. The close quantitative match between experiments and simulations in the survival curves of the lifetimes of stops or displacements confirmed that our estimation was satisfactory (log-rank test for displacements: χ^2_1=1.2, *P*=0.3; log-rank test for stops: χ^2_1=0.1, *P*=0.7) (Figure 2).

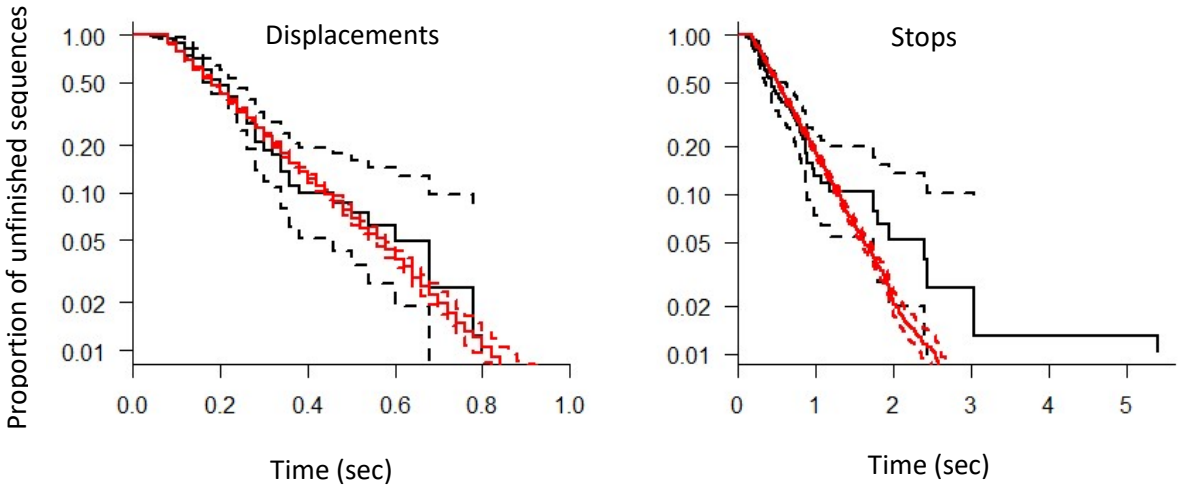


Figure 2: Survival curves of the durations of displacements and stops of spiders moving alone in experiments (black, N=81 movements and N=77 stops) and simulations (red, N>5000).

Modelling collective behaviours

The next step was to identify the contribution of social interactions to synchronisation. Our model derived from the model proposed by Goss and Deneubourg (1988). Here, we considered two social feedbacks, each based on the perception of the activity of the conspecifics (Figure 1). We assumed that spiders only use vibrations as a means of communication. Spiders were either moving or stopped. A spider that just stopped could not become active until a fixed period elapsed (i.e. refractory period). After the refractory period, a stopped individual could become active and its probability of moving depended on the intensity of vibrations produced by prey and moving conspecifics. A spider that just began to move could not stop until a fixed period elapsed (i.e. minimum movement duration). After the minimum movement duration, a moving individual could stop and its probability of stopping depended on the intensity of vibrations produced by moving conspecifics (see details below).

We developed a spatially explicit agent-based model written in Java to explore the relative contribution of each social feedback to the production of synchronized patterns. At the beginning of a simulation run, *N* spiders were randomly distributed in the upper 10% of a vertical two-dimensional box (50 x 25 cm) and they were all initialized in a stopped activable state. A prey was located at the opposite extremity of the box. Spiders moved a constant speed of 3 $cm.s^{-1}$. A simulation run ended when a spider reached the prey. The spatial scale was preserved, the progression in time was discrete and the time step was set to 0.02 s/cycle.

Our model implemented a unique prey that produced vibrations continuously at an intensity V_{prey} arbitrarily set to 1. The prey did not change locations over time and, for simplicity, we neglected the reduction of the intensity of vibrations (i.e. attenuation) with distance. In our model, each spider was characterized by its spatial location and behavioural state (stopped in refractory period, stopped activable or moving). Each moving spider produced vibrations of intensity set to 1, which meant that the vibrations produced by a single active spider and by the prey were of equal intensity. All spiders produced vibrations of equal quality (*i.e.* no between-individual variability). Any spider *i*, stopped or not, computed the sum of vibrations $V_{spiders,i}$ produced by all its moving conspecifics. Vibration attenuation with distance was not considered, which implied that any moving spider had an equal influence on the behaviour of a focal individual, regardless of its interindividual distance. Each spider also perceived the vibrations produced by the prey and, when active moved in a straight line towards the prey.

We acknowledge that our model was based on simplistic assumptions. Some important aspects, which are missing today, will be implemented in a near future. However, we believe that this current version has provided interesting information.

Probability of moving

We assumed that the individual decision to move was influenced by the vibrations produced by the prey and by conspecifics. Therefore, the individual probability of moving for an activable stopped spider *i* was given by:

$$P_{move,i} = \frac{(V_{spiders,i}+V_{prey})^{\alpha move}}{\beta_{move}+(V_{spiders,i}+V_{prey})^{\alpha move}} \qquad \text{(Equation 1)}$$

which is a sigmoidal equation commonly used to model biological systems (Goutelle et al. 2008). The probability of moving ranged between 0 (no vibrations) to 1. The parameters α_{move} and β_{move} are two constants controlling the shape of the curve. The contribution of social cues to the individual decision to move was based on the absolute number of moving individuals (i.e. $V_{spiders,i}$) rather than the proportion of active individuals. This choice was motivated by the fact that it implied that the influence of active conspecifics did not vary with group size. In other words, a given number of moving individuals had the same influence on behaviour, regardless of the initial size of the group.

In absence of conspecifics ($V_{spiders,i}$=0) and with V_{prey}=1, from Equation 1, we obtained P_{move}=1/(β_{move}+1) and β_{move}=(1- P_{move})/P_{move}. Knowing the probability of stopping of a single spider (0.04, see above), β_{move} equalled 24.

Probability of stopping

A moving individual cannot stop until the minimum displacement duration has been exceeded. After this time has passed, we assumed that a moving individual could stop in response to the perception of social cues but not in response to prey vibrations. A moving individual also had a spontaneous probability of stopping when no conspecific is moving. The individual probability of stopping was thus given by:

$$P_{stop,i} = \gamma_{stop} + \frac{(1-\gamma_{stop}) * (V_{spiders,i})^{\alpha_{stop}}}{\beta_{stop}+(V_{spiders,i})^{\alpha_{stop}}} \qquad \text{(Equation 2)}$$

with γ_{stop} the spontaneous probability of stopping when no conspecifics were moving (0.115, see above). The parameters α_{stop} and β_{stop} are two constants controlling the shape of the curve.

Contribution of social amplification to synchronisation

First, we aimed to explore the influence of the duration of the refractory period in relation to the duration of displacement (i.e. time elapsed between two stops) on the level of synchronization. We ran models that with none, one or both loops of social feedbacks (i.e. modulation of the individual probabilities of moving or stopping as a function of the number of moving individuals, see Equations 1, 2). We implemented all values measured experimentally for single spiders (minimal movement duration=0.08 sec, probability of moving=0.04, spontaneous probability of stopping=0.115), except the refractory period. At this stage, the parameters governing the social interactions (α_{move} in Equation 1; α_{stop} and β_{stop} in Equation 2) were determined arbitrarily. No synchronisation was obtained in absence of social interactions (Figure 3A) or when the probability of moving was independent of the activity of conspecifics (Figure 3C). We observed that the degree of synchronisation increased with the duration of the refractory period, but decreased in large groups, when the probability of moving depended on the activity of others while the probability of stopping was constant (Figure 3B). Lastly, we obtained high levels of synchronisation, irrespective of group size and of the relative duration of the refractory period, when both the probabilities of moving and stopping were influenced by the activities of conspecifics (Figure 3D). In addition, we found that the average proportion

(90%) of moving individuals during the active phases of collective hunts was higher when both amplification loops were implemented than when conspecifics only influenced the probability of moving (Figure S1 page 112). Overall, this indicated that, despite a short refractory period, high levels of synchronisation could be reached when two feedback loops were involved.

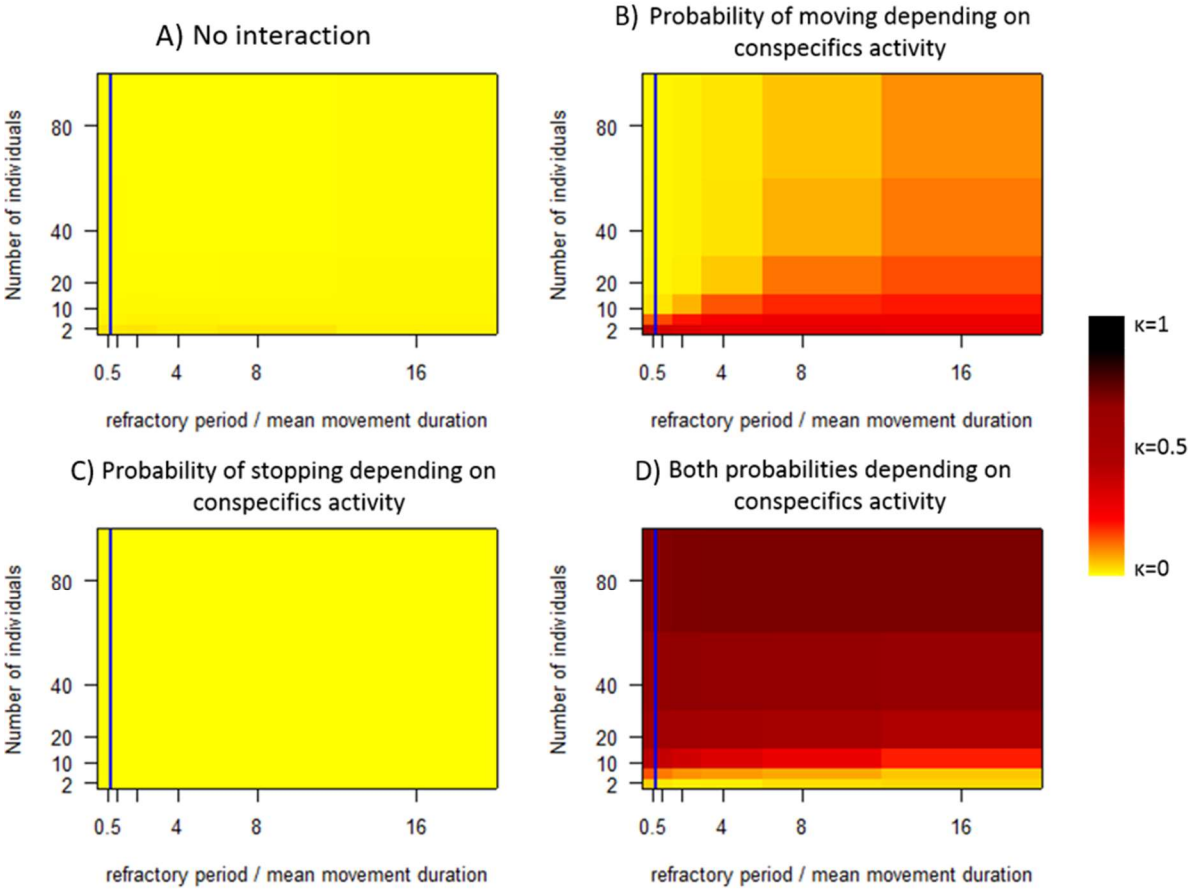


Figure 3: Mean theoretical values of the coefficient of synchronisation κ as a function of the number of individuals and the value of the ratio refractory period/displacement duration. We varied the duration of the refractory period while keeping constant the mean displacement duration, which equalled 0.25 s. A high value of κ indicates a strong level of synchronization. Parameters used in simulations were measured on single spiders, except for α_{move}, α_{stop} and β_{stop} which have been set to 5, 5 and 1, respectively. The blue bars give the value of the ratio measured for single spiders. Fifty simulations were run for each condition.

Model validation and calibration

In presence of two social loops, the model predicted a decrease in the duration of displacements and stops with group size and an increase in synchronisation (Figure S3 page 113). Experiments with groups of 10 and 20 spiders were used to measure the duration of stops and displacements

of individuals engaged in collective hunts that involved a variable number of spiders. As predicted, the durations of both types of events decreased with group size while the level of synchronisation increased (Figure 4, S4 page 114).

Finally, we aimed to assess the value of the parameters α_{move}, α_{stop} and β_{stop} using our experimental data. We ran simulations with different combinations of values until a satisfactory agreement was reached between observed and simulated data in the durations of stops, the durations of displacements and the coefficients of synchronisation. A good match was obtained for α_{move}=2.5, α_{stop}=6 and β_{stop}=20 (Figure 4).

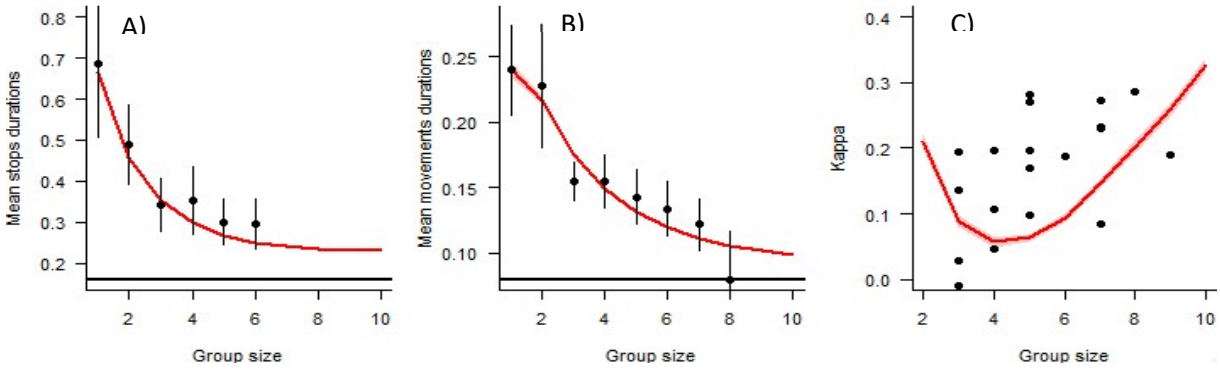


Figure 4: (A) Mean durations of stops (N=38 to 77 replicates for each group size) and (B) mean durations of displacements (N=3 to 90 replicates for each group size) of individuals as a function of the number of spiders involved in hunts (error bars: 95% CI). (C) Coefficients of synchronization κ (N=20 hunts) as a function of the number of spiders involved in hunts. Each dot represents one experimental value of κ. On each plot (A to C), the red lines give the simulated data with the values of the parameters (α_{move}=2.5, α_{stop}=6 and β_{stop}=20) that best fitted the experimental data.

At the collective level, we also obtained a close match in the simulated and experimental patterns of synchronisation (Figure 5).

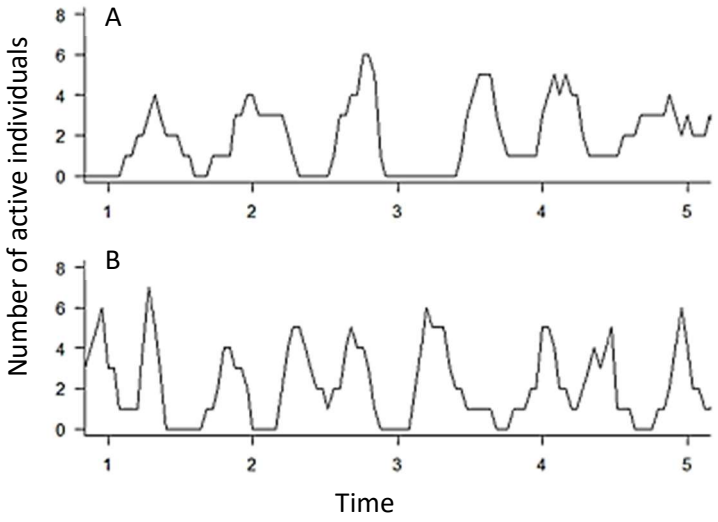


Figure 5: Representative patterns of synchronisation obtained in experiments (A) and simulations (B) during collective hunt involving eigth spiders.

DISCUSSION

By combining experimental and theoretical approaches, this study investigated the behavioural mechanisms underlying the emergence of synchronization during collective hunting in the social spider *A. eximius*. Our results showed that synchronization does not rely on individual intrinsic rhythmicity but rather involved social interactions among conspecifics. We introduced a new model incorporating two social feedbacks that nicely reproduced the collective patterns found in groups of hunting spiders. In our model, the transition from inactivity to activity, and conversely from activity to inactivity, involved a unique social cue, namely the vibrations produced by conspecifics. The intensity of vibrations stimulated state switching: the stronger the perceived vibrations, the shorter an individual spent in the current behavioural state.

As things stand now, our model neglected the attenuation of vibrations. This assumption was likely to be valid at the spatial scale we were working on (*i.e.* a few centimetres). Despite this simplification, we believe that our model still captured the key behavioural components of the emergence of synchronisation in hunting spiders. In the future, it may be necessary to add attenuation to account for more complex situations with spatial constraints, such as when several prey are entangled in the web or when spiders are spread over a large area, as found in wild colonies where groups of females occupy the underside of different and distant leaves. The corollary of the absence of attenuation was that the total intensity of vibrations increased linearly with group size and that any moving spider had an equal impact on its conspecifics, irrespective of their interindividual distance. Again, this assumption seemed reasonable given the small group size studied here but we need now to investigate the rule of interactions between spiders. In particular, we should determine whether spiders integrate all vibrations perceived on the web or only those produced by their closest neighbours. This echoes the issue of determining who are the influential neighbours in animal groups, a question that received much attention in vertebrates. In flocking starlings for instance, it was asked whether interactions between birds depend on the metric (i.e. physical) distance between them or, alternatively, on the topological distance (*i.e.* a fixed number of influent neighbours, irrespective of their metric distance) (Ballerini et al. 2008). Such studies should inspire us to increase our understanding of the rules followed by spiders.

Synchronization during collective hunting seems to be rare in social spiders. To our knowledge, it has been only described in *A. eximius* (this study, Krafft and Pasquet 1991) and it was also

briefly mentioned for *Stegodyphus dumicola* (Lubin and Bilde 2007). This behaviour has not been described in the social spider *Agelena consociata*, despite a considerable attention on the ethology this species (Krafft 1971). It is worth noting that individuals of *Agelena labyrinthica*, a solitary species closely related to *Ag. consociata*, alternate phases of activity and inactivity during hunting (Moller and Gorner 1994, personal observation). Assuming that the ability to alternate pauses and moves is widespread in the genus *Agelena*, it would be interesting to elucidate why the social spider *Ag. consociata* does not display synchronized patterns of displacement during collective hunting. Answering this question would possibly provide insights into the benefits of synchronization in *A. eximius*.

Our work invites questions about the distal causes of synchronization in hunting spiders. Krafft & Pasquet (1991) proposed that synchronization allows spiders to locate prey. A synchronization of the phases of inactivity likely reduce vibratory noise, which improves spiders' ability to detect the epicentre of vibrations produced by an ensnared prey. Clearly, the hunting behaviours of spiders are influenced by the presence of vibrations on the web. In the solitary spider *Argiope keyserlingi* for instance, the response of a female to a live prey is delayed during playback of male vibrations on the web (Wignall & Herberstein 2013). Another remarkable example is found in the araneophagic spiders *Portia*. In this genus, individuals use the background vibratory noise, notably produced by wind, as a smokescreen to mask their stalking movements when approaching a prey (Wilcox et al. 1996). Under the assumption that synchronization improves prey detection, it is unclear whether it arises as an epiphenomenon of competition between spiders or, whether in contrast, this results from cooperation. Indeed, the occurrence of synchronized patterns does not necessarily indicate the existence of cooperation. For instance, males of fiddler crabs move their enlarged claw in a synchrony as a result of competition to be the first to signal as females prefer leading males (Backwell et al. 1999). Similar mechanisms explain synchronous chorusing in some acoustic orthopterans, such as katydids, where females orient preferentially toward leading calls (Greenfield & Roizen 1993). Although social spiders live communally, they nevertheless compete when feeding in groups. In *Anelosimus eximius*, some females monopolize prey and accumulate sufficient resources to reproduce while others cannot (Rypstra 1993). Also, females compete to access the most rewarding nutritive body parts of the prey, which allows them to gain more mass (Whitehouse & Lubin 1999; Whitehouse & Lubin 2005). In the social spider *Stegodyphus*

sarasinorum, the first spiders to arrive feed for longer duration than followers (Willey & Jackson 1993). On the other hand, hunting in groups allows spiders to subdue large prey that are inaccessible to single individuals (Pasquet & Krafft 1992). Currently, the reason why spiders synchronize their movements remains an open question.

In conclusion, we believe that our study has provided insights into the proximal causes of synchronization but, clearly, additional work is required. In particular, we need to implement the attenuation of vibrations in our numerical model. We will then use the model to formulate predictions to be tested in the field. Validating our predictions with natural colonies would further support our hypotheses and contribute to a much better understanding of the ethology and ecology of social spiders, a fascinating biological model, too widely overlooked (Pruitt & Avilés 2018).

Acknowledgments. VC was supported by a PhD grant from the French Ministry of Higher Education and Research. We thank Gerard Latil for its assistance in spiders' maintenance and Alfonso Pérez-Escudero for helpful discussions. We thank the Laboratoire Environnement de Petit Saut (Hydreco) in French Guyana for furnishing logistical assistance.

SUPPORTING INFORMATION

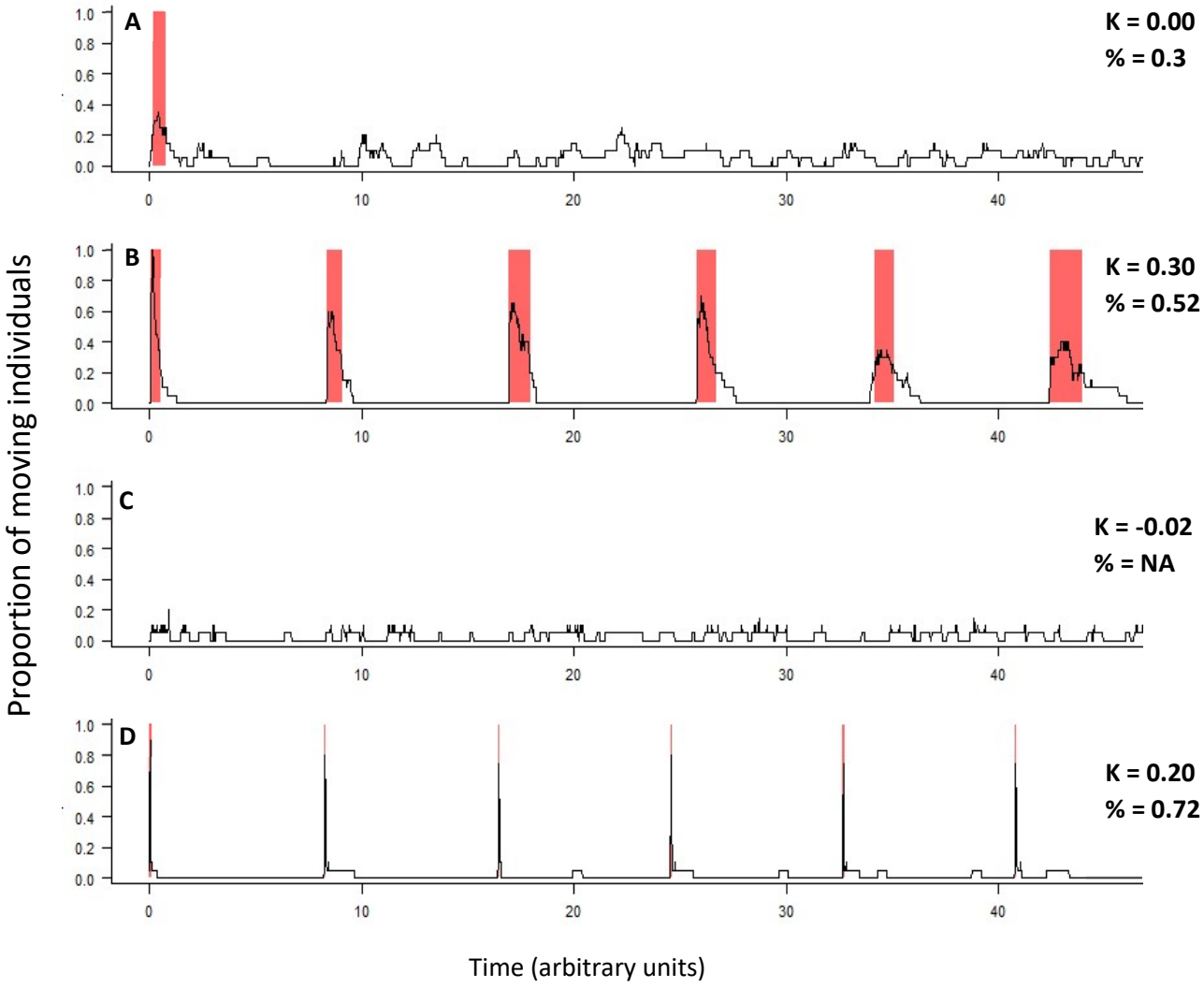


Figure S1: Representative simulated patterns of activity measured in groups of 20 spiders. The coefficient of synchronization κ and the mean maximum proportion of spiders that moved simultaneously during activity peak are indicated in the margins. The ratio refractory period/mean movement duration was 16 (see main text and figure 2). The red rectangles indicate the peaks of activity identified with our method. A) simulation with no loop of amplification, B) simulation with the probability of moving dependent on the activity of others while the probability of stopping was constant, C) simulation with the probability of moving constant while the probability of stopping dependent on the activity of others, D) simulation with both the probabilities of moving and stopping influenced by the activities of conspecifics.

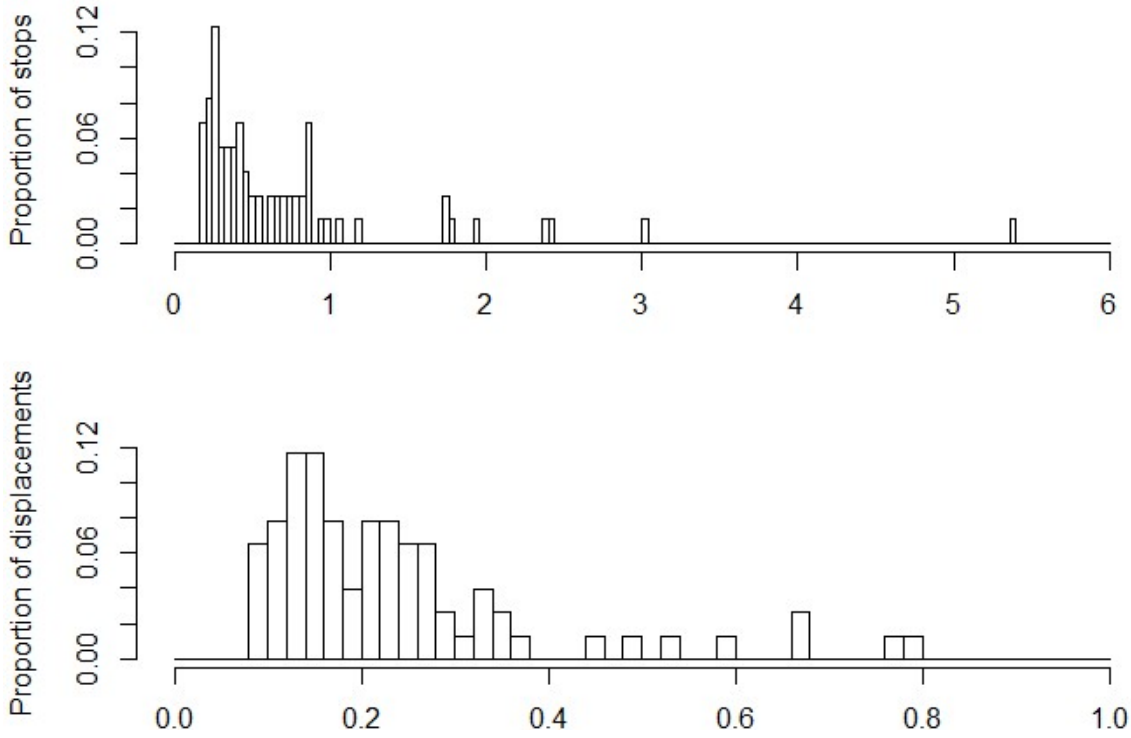


Figure S2: Histograms of the durations of displacements and stops of spiders moving alone.

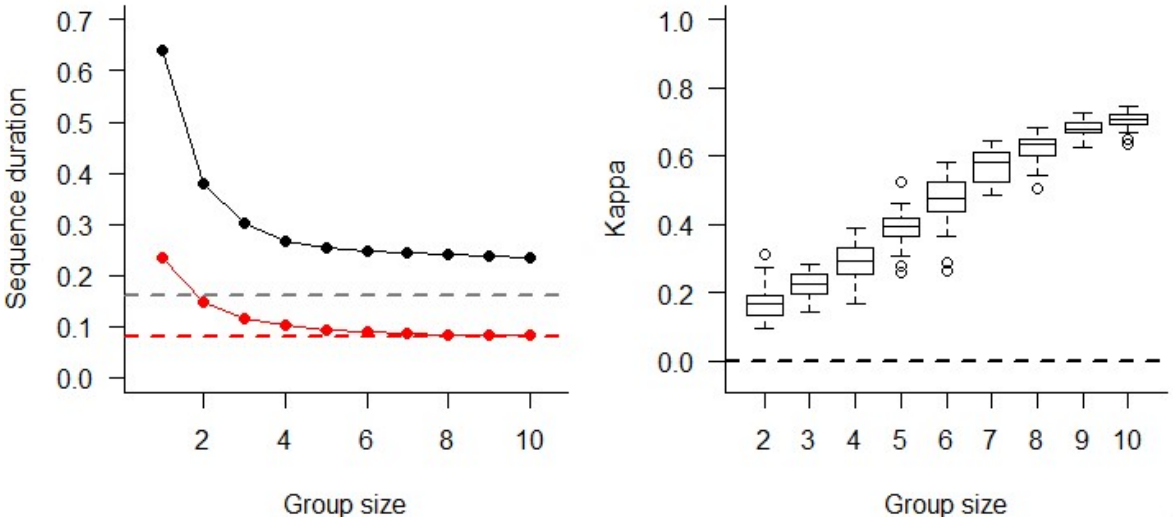


Figure S3. A) Durations of stops (black) and displacements (red) obtained from simulations as a function of the group size (50 simulations). Same values of parameters than α_{move}, α_{stop} and β_{stop} than in Figure 2. Error bars too small to be visible. B) Values of κ obtained from the corresponding simulations. Horizontal line in each box represents the median, and the lower and upper hinges indicate the first and third quartiles. Lower and higher whiskers extend to the most extreme values within 1.5 interquartile ranges from the first and third quartiles respectively.

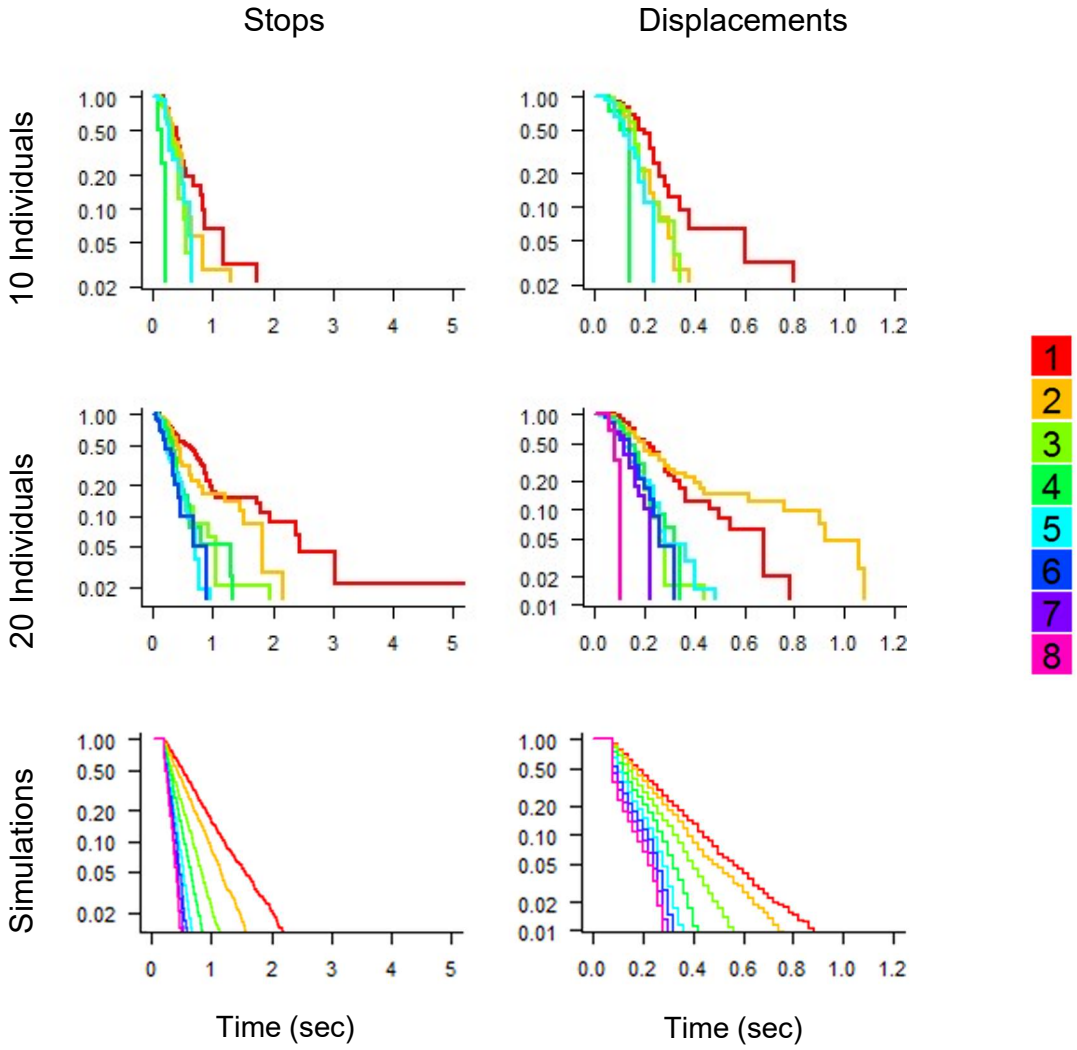


Figure S4: Survival curves of the durations of displacements and stops recorded in groups 10 and 20 spiders in experiments and in groups of one to eight individuals in simulations. For simulations, the number of spiders involved in each hunt is given by the color scale.

DISCUSSION GÉNÉRALE

Au cours de cette thèse nous avons abordé plusieurs aspects de la socialité chez les araignées. On constate que chacun des points abordés met en avant l'importance de la communication dans les contextes sociaux. En effet, les interactions sociales sont nécessaires au maintien de la tolérance chez les espèces solitaires. Le contexte social influence également le comportement prédateur des juvéniles et la perception des congénères est capitale dans la mise en place de la chasse synchronisée. La communication a donc un rôle très important lors de la phase grégaire des espèces solitaires, et son maintien prolongé semble lié à l'évolution et à la complexification de la socialité.

I. La socialité chez les araignées solitaires : la phase grégaire transitoire

Parce que les araignées constituent un groupe présentant de multiples transitions vers la socialité, et parce que la pédomorphose a été largement envisagée comme route vers la socialité (cf. Introduction générale), il est important d'identifier les mécanismes à l'origine de la fin de la période grégaire chez les araignées solitaires.

1. Pourquoi les araignées solitaires présentent une phase grégaire transitoire ?

La vie grégaire telle qu'elle existe à la sortie du cocon chez les araignées pourrait procurer un certain nombre d'avantages tels qu'une protection face aux prédateurs (Cangialosi 1990; Henschel 1998; Pruitt & Riechert 2011) ; la possibilité de coopérer pour la chasse (Rypstra & Tirey 1991; Pasquet & Krafft 1992) ; ou encore un partage dans la construction de la toile et donc une économie de soie (Jakob 1991). À l'inverse, vivre en groupe génère également des coûts pour les individus. Ainsi ils devront partager les proies capturées, le risque de transmission de maladies sera accru et les individus pourraient avoir à subir plus d'interactions agonistiques. On considère généralement que la vie en groupe est avantageuse pour les individus à la sortie du cocon et que la dispersion coïncide avec le basculement de cette balance coûts bénéfices (Stamp 1986; Arcese 1989; Reader & Hochuli 2003; Despland & Le Huu 2007). Plusieurs arguments peuvent être invoqués pour justifier l'inversement de cette balance au cours de l'ontogénèse. En premier lieu, chez les espèces qui ne s'alimentent pas avant la dispersion, la bascule pourrait tout naturellement arriver quand les juvéniles arrivent au bout des réserves nutritives qu'ils possèdent lors de leur naissance (Morse 1993). Les individus ont alors une nouvelle contrainte qui est celle de devoir s'alimenter. Le simple fait qu'il y ait des changements dans la taille des individus peut également induire une diminution des bénéfices accordés par la vie sociale. Ainsi, des araignées plus grandes seront moins

sensibles aux prédateurs, captureront seules des proies plus facilement et auront des besoins énergétiques plus importants.

On peut cependant s'interroger sur la réelle valeur adaptative de la phase grégaire qui suit l'émergence : elle pourrait n'être qu'un sous-produit des mécanismes inhibant le cannibalisme dans le cocon. En effet, les coûts associés à une disparition trop précoce de la tolérance (i.e. avant l'émergence) pourraient être considérables. Après avoir effectué une première mue, les juvéniles demeurent dans le cocon pendant plusieurs mois au cours de leur diapause, période pendant laquelle ils sont actifs. Il est donc nécessaire que les mécanismes responsables de la tolérance soient robustes pour inhiber tout acte de cannibalisme qui pourrait être évidemment préjudiciable pour la survie de la fratrie. Il est possible qu'une forme résiduelle de tolérance persiste après l'émergence du cocon et prévienne l'expression de comportements d'agression avant la dispersion. Nous avons démontré qu'après l'émergence, le maintien de la tolérance nécessitait l'existence d'interactions sociales. Nous proposons ici de compléter cette hypothèse : pour que les individus deviennent agressifs il faut qu'ils soient privés d'interactions sociales et qu'ils soient sortis du cocon depuis suffisamment longtemps. En effet, plusieurs observations peuvent être mises en relation avec ce postulat. Tout d'abord, des individus isolés pendant cinq jours sont plus agressifs s'ils sont âgés de cinq jours que s'ils sont âgés de dix jours (voir Chapitre 1). Ces deux groupes de juvéniles ont été isolés durant la même période et pourtant seuls les plus âgés semblent développer de l'agressivité. Cette hypothèse permet également d'expliquer pourquoi nos résultats ne concordent pas avec ceux obtenus par Lesne et al. (2016) chez *A. labyrinthica*. Cette étude avait montré un taux de cannibalisme très faible (8%) chez des paires d'individus isolés durant les trois mois de leur diapause. Ces tests avaient eu lieu immédiatement après l'émergence. Suivant notre hypothèse, les individus avaient donc émergé depuis trop peu de temps pour développer de l'agressivité. Il faut cependant préciser que les méthodes d'élevage et de test des individus différaient des nôtres, il est donc difficile de tirer des conclusions avec certitude. Nous suggérons que la période grégaire transitoire est un épiphénomène résultant de la robustesse des mécanismes empêchant le cannibalisme à l'intérieur du cocon. Nous proposons que l'apparition d'agressivité requiert que les individus aient passé un âge critique et qu'ils aient été privés d'interactions sociales. Un autre point intéressant à développer dans de futurs travaux serait de vérifier si la fin de cette période critique pendant laquelle l'agressivité reste faible coïncide avec le moment de la dispersion qui est lui aussi déclenché par un phénomène de maturation (voir Chapitre 1).

2. La tolérance sociale chez les espèces solitaires

i. La discrimination proies-congénères

Les deux premiers chapitres de cette thèse ont mis en évidence la capacité des araignées à discriminer les proies des congénères. En absence d'isolement social, les individus ne présentent pas d'agressivité vis-à-vis de leurs congénères alors qu'ils sont capables de capturer et tuer une proie. La discrimination entre proies et conspécifiques peut reposer sur plusieurs canaux sensoriels. Les signaux chimiques cuticulaires des arthropodes sont généralement informatifs et impliqués dans des phénomènes de discrimination chez de nombreuses espèces (Blomquist & Bagnères 2010). Chez les araignées, on sait que cette signature chimique est caractéristique de l'espèce, du sexe, de l'âge ou encore de l'état physiologique des individus (Trabalon 2013). Il a été démontré que les araignées sont capables de distinguer une proie d'un conspécifique sur la base de cette signature chimique. Bien que la plupart des travaux aient été dédiés à la reconnaissance de signaux chimiques, les araignées utilisent également beaucoup les signaux vibratoires pour interagir avec leur environnement, principalement les araignées vivant sur des toiles. Les vibrations sont bien connues pour être utilisées lors de la détection des proies (Burgess 1979; Hill & Christenson 1981) ou lors des parades sexuelles pendant lesquelles le mâle enverra des signaux vibratoires caractéristiques de son espèce et très stéréotypés (Baurecht & Barth 1993; Wignall & Herberstein 2013). Chez certaines espèces d'araignées, la discrimination peut également être basée sur des signaux visuels, en particulier chez les araignées errantes chassant à vue telles que les Lycosides ou les Salticides. Chez les Salticides, les individus se dirigent et attaquent des écrans diffusant des films de proies alors qu'ils présentent des comportement sexuels face à des congénères et des comportements de fuite face à d'éventuels prédateurs (Clark & Uetz 1990).

Différentes modalités sensorielles peuvent donc contribuer à la reconnaissance spécifique et être impliquées dans le maintien de la tolérance. Nos résultats suggèrent que chez *A. labyrinthica,* les juvéniles utilisent à la fois les vibrations et la signature chimique pour différencier proies et congénères. Les vibrations sont utilisées à distance et constituent donc le premier signal perçu par les individus. Une fois la vibration identifiée comme une vibration de proie, l'individu se dirige en direction du foyer des vibrations. Après un premier contact avec l'élément à l'origine des vibrations, l'araignée aura accès à un nouveau niveau d'informations, fourni par les signaux chimiques. Avant de mordre la proie, l'individu dispose donc d'informations chimiques et vibratoires. Chez de nombreuses espèces, la perception de stimuli multimodaux (i.e. impliquant plusieurs modalités sensorielles) induit une réaction plus rapide,

et les proies à l'origine de ces signaux sont plus facilement détectables (Rowe 1999). Ceci a été démontré chez les araignées Salticides pour lesquelles les individus bénéficiant de stimuli visuels et vibratoires sont plus rapides à capturer une proie que ceux disposant uniquement de stimuli visuels (Roberts et al. 2006). Il est intéressant de souligner l'existence d'une certaine hiérarchie dans l'utilisation de ces différentes modalités. Chez les araignées, lorsque l'individu a accès à ces deux niveaux d'informations, les informations chimiques semblent être utilisées en priorité pour déterminer s'il est ou non pertinent d'attaquer. En effet, une araignée fixée à l'extrémité d'un vibrateur imitant les vibrations d'une proie déclenche une séquence de chasse chez l'araignée sociale *A. consociata* mais aucune morsure n'est observée après contact (Krafft 1970). Il a également été démontré que des individus libres de se déplacer mais couverts d'hémolymphe d'insectes étaient cannibalisés par leurs conspécifiques (Miller 1989), ce qui indique que les seules vibrations émises par les congénères ne suffisent pas à inhiber la séquence de chasse (Tableau 1).

Tableau 1 : Tableau récapitulatif des comportements adoptés par des araignées grégaires en fonction des types de signaux vibratoires et chimiques disponibles.

Signaux vibratoires	Signaux chimiques	Comportement	Référence
Proie	Proie	Séquence de chasse et attaque	
Proie	Conspécifique	Séquence de chasse avortée lors du contact	(Krafft 1970)
Conspécifique	Proie	Pas d'initiation de la chasse, attaque si contact accidentel	(Miller 1989)
Conspécifique	Conspécifique	Pas d'initiation de la chasse	

Nous suggérons que cette hiérarchisation dans l'utilisation des signaux pourrait être liée à une différence dans le niveau de confiance que l'araignée accorderait aux différents types d'information. En effet, les informations chimiques portées par la cuticule sont caractéristiques de l'individu, sont relativement stables et peu dépendantes des conditions environnementales. A l'inverse, les vibrations sont davantage variables car elles dépendent du comportement des émetteurs et sont affectées par une multitude de facteurs abiotiques (vent, température, humidité, structure de la toile, etc.). Ainsi, il est possible qu'il soit plus difficile de catégoriser

une vibration qu'une signature chimique. Cette différence expliquerait pourquoi les individus recevant des signaux contradictoires utilisent en priorité les signaux chimiques. Tous ces résultats suggèrent que les individus utilisent différentes modalités pour distinguer les proies des conspécifiques. Bien qu'il ne soit pas possible de l'affirmer, nous suggérons qu'il existe une certaine hiérarchie dans l'utilisation de ces informations et que les informations portées par la cuticule sont plus fiables que celles transmises par les vibrations.

ii. La disparition de la tolérance sociale

Les résultats obtenus dans le premier chapitre de cette thèse suggèrent que l'isolement social induit une augmentation de l'agressivité. Nous avons mis en évidence que cette augmentation de l'agressivité résultait d'un changement dans le comportement des individus isolés. En effet, ces individus devenaient agressifs vis-à-vis de congénères qu'ils toléraient auparavant. Il nous semble important de proposer ici une distinction entre l'augmentation de l'agressivité et la disparition de la tolérance sociale. L'agressivité n'est pas nécessairement un signe de rejet de l'autre ou d'asocialité étant donné qu'elle fait partie intégrante d'un répertoire comportemental social considéré comme « normal ». Ainsi, on peut observer de nombreux comportements agressifs, parfois ritualisés, lors d'interactions ayant pour but d'affirmer une position hiérarchique, de partager ou monopoliser une ressource ou encore pour l'accès à la reproduction (Svare 1983). La disparition de la tolérance sociale se traduit également par l'apparition d'agressions, mais ces comportements agonistiques ont pour unique vocation le rejet des conspécifiques, voire leur prédation, comme chez les araignées qui ont parfois recours au cannibalisme.

Cette distinction nous semble importante car les deux phénomènes peuvent être supportés par des mécanismes différents. En effet, une augmentation de l'agressivité dans un contexte social implique qu'il existe toujours une forme de reconnaissance sociale. A l'inverse, on peut supposer qu'une disparition de la tolérance peut résulter d'une incapacité à reconnaitre les conspécifiques. Dans le contexte de nos recherches, l'isolement social chez *A. labyrinthica* n'induit pas une simple augmentation de l'agressivité mais un rejet systématique des conspécifiques. Ce rejet est si fort qu'il aboutit généralement au cannibalisme quand les individus sont contraints à cohabiter dans des environnements confinés. Dans le premier chapitre de cette thèse, nous avons proposé que l'isolement social induirait un phénomène d'oubli.

- Oubli du modèle

Chez les fourmis, les individus peuvent se référer à un modèle (*template* en anglais) de la signature chimique caractéristique de la colonie. Une ouvrière pourra comparer ce modèle à la signature chimique d'une fourmi rencontrée afin d'ajuster son comportement. Généralement, deux individus de la même colonie se tolèrent, alors que des individus issus de colonies concurrentes se rejettent. L'isolement prolongé d'une ouvrière induit un élargissement du *template*. Ainsi, une fourmi isolée ne distingue plus correctement les membres de sa colonie de fourmis étrangères et ne sera jamais agressive même face à des intrus (Boulay & Lenoir 2001; Signorotti et al. 2015). Nous avons proposé dans les deux premiers chapitres de cette thèse que chez *A. labyrinthica*, un phénomène similaire d'oubli du *template* pourrait se mettre en place. Contrairement aux fourmis qui deviennent plus tolérantes et n'attaquent plus les individus étrangers, les araignées perdent leur tolérance vis-à-vis des conspécifiques lorsqu'elles sont isolées. Après la dispersion, la probabilité de rencontrer un apparenté devient beaucoup plus faible et il pourrait être avantageux pour une araignée de considérer tout individu comme une proie potentielle. Comme nous l'avons proposé dans le deuxième chapitre, considérer toutes les vibrations dans la toile comme celles d'une proie potentielle pourrait permettre de prendre une décision bien plus rapidement et donc d'être plus efficace lors de la capture.

Chez les fourmis, les jeunes ouvrières émergeant de leurs pupes requièrent un temps d'apprentissage pour discriminer les congénères de leur colonie et ceux d'une autre colonie (Fénéron & Jaisson 1995 ; Vander Meer & Morel 1998). Il serait intéressant de vérifier si le même phénomène est présent chez les araignées et s'il existe une phase pendant laquelle les individus apprennent à reconnaitre leurs conspécifiques et/ou apparentés. L'apprentissage pourrait avoir lieu au début de la phase grégaire ou à l'intérieur même du cocon. Chez les araignées, il a aussi été proposé que les individus devenaient plus agressifs suite aux différentes mues de croissance en raison des changements de leurs signatures chimiques (Trabalon et al. 1996; Lesne, Cazalé-Debat, et al. 2016). On peut supposer que les deux phénomènes sont liés et que la reconnaissance sociale est rendue plus difficile en raison des changements de signature chimique au cours des cycles de mue. Il serait intéressant de déterminer si les espèces dont les changements quantitatifs et/ou qualitatifs de signature chimique sont plus prononcés pendant les mues initient des comportements agressifs plus précocement que les juvéniles dont la signature chimique est relativement conservée au cours de l'ontogénèse.

La discrimination entre proies et conspécifiques peut également se faire sur la base des vibrations perçues. Les résultats obtenus dans le second chapitre de cette thèse suggèrent que

les vibrations produites par les conspécifiques pourraient, au même titre que les composés chimiques, être oubliées lors de l'isolement social. L'hypothèse de l'oubli du *template* pourrait s'appliquer dans cette situation. Lors de l'isolement, on peut considérer que les vibrations caractéristiques des conspécifiques sont oubliées et que les araignées ne sont plus capables de discriminer correctement proies et conspécifiques.

Plusieurs observations expérimentales tendent à conforter notre hypothèse d'un oubli. Par exemple, le confinement d'araignées dans des enceintes préservant un niveau d'interactions sociales élevé peut conduire au développement de sociétés où coexistent des individus adultes sur une même toile (Rypstra 1986; Gundermann et al. 1993). Chez l'araignée solitaire *Zodarion cyrenaicum*, les individus présentent peu d'agressivité vis-à-vis de leurs congénères. Chez cette espèce, la fréquence des interactions sociales est élevée, même après la dispersion, car ces araignées myrmécophages se rencontrent régulièrement dans les nids de fourmis qu'elles occupent (Pekár et al. 2005). Enfin, les espèces d'araignées coloniales (ou communales) sont des espèces territoriales qui vivent sur des toiles distinctes, concentrées en une même zone (Voir Introduction, Figure 1C). Les espèces communales présentant le plus haut niveau de tolérance sont celles dont les individus partagent des fils de construction entre leurs toiles et qui sont donc fréquemment exposés aux vibrations produites par les conspécifiques (*Parawixia bistriata*, Fowler & Gobbi 1988).

- Changements physiologiques

Une autre hypothèse serait qu'un changement physiologique induise une augmentation de l'agressivité vis-à-vis des congénères. L'isolement social induit de profonds bouleversements physiologiques chez les vertébrés (Hawkley et al. 2012; Cacioppo et al. 2015) et chez les invertébrés (Ueda & Wu 2009; Sokolowski 2010). Les candidats les plus intéressants pour expliquer ce phénomène sont les amines biogènes. Ces composés (octopamine, dopamine, sérotonine, etc.) sont souvent associés à l'agressivité chez les invertébrés (Sneddon et al. 2000; Stevenson et al. 2000; Pedetta et al. 2010) et sont influencés par l'isolement social dans de nombreux taxons (Boulay et al. 2000; Rillich & Stevenson 2011; Wada-katsumata et al. 2011). Chez la fourmi *Camponothus fellah*, l'augmentation des trophallaxies induites par l'isolement social peut être contrebalancée par l'injection d'octopamine (Boulay et al. 2000). Ces changements physiologiques majeurs devraient impacter divers traits comportementaux et pas uniquement les comportements associés à l'agression (Lihoreau et al. 2009; McCarthy et al. 2015; Muller & Clerck 1970; Schausberger et al. 2017). Dans notre étude, nous n'avons pas

mis en évidence de différences comportementales entre les individus isolés ou groupés pour d'autres comportements que les comportements agressifs.

3. Le retard de dispersion comme lien vers la socialité

Nous avons montré que la disparition de la tolérance est liée à l'isolement social auquel sont confrontés les individus après leur dispersion. Les résultats obtenus dans le premier chapitre de cette thèse supportent donc l'hypothèse qu'un retard de la dispersion est un facteur important facilitant la transition vers la socialité. Comme présenté dans l'introduction, deux voies d'apparition de la socialité nécessitent une suppression de la dispersion : la voie subsociale et la voie sibsociale. Dans le premier cas, la présence de la mère joue un rôle prédominant dans le maintien de l'agrégation et de la tolérance entre les juvéniles. Dans le second cas, la cohésion du groupe de juvéniles n'est pas due à la présence de la mère mais à une simple absence de dispersion des juvéniles.

La voie subsociale a été privilégiée pour expliquer l'apparition de la socialité car les espèces subsociales présentent généralement une dispersion tardive et car les espèces sociales sont souvent trouvées dans des taxons où sont également présentes des espèces subsociales (Avilés 1997; Lubin & Bilde 2007). Cependant, notre étude apporte des arguments forts pour l'hypothèse d'une voie de transition sibsociale chez les araignées. Nous avons démontré que les juvéniles d'*A. labyrinthica* possèdent les prérequis nécessaires à l'apparition de la socialité, dont la capacité à chasser en groupe, avantage majeur accordé par la vie en groupe. De plus, la dissolution du groupe social ne résulte pas de la disparition de la tolérance mais d'une simple augmentation de la mobilité conduisant les individus à s'espacer les uns des autres. Ce n'est qu'une fois isolés que les individus perdent leurs compétences sociales. Le maintien de la socialité repose donc en premier lieu sur la cohésion du groupe de juvéniles.

L'état nutritionnel est un facteur très important pour la cohésion des groupes d'araignées. Chez les espèces subsociales, les individus bien nourris dispersent plus tard (Krafft et al. 1986; Kim 2000; Schneider 1995). Chez *Holocnemus pulchei*, une espèce formant des groupements facultatifs temporaires sur une toile commune, les individus peu nourris quittent plus facilement le groupe social (Jakob 1991). Il a été montré à plusieurs reprises, et dans différentes familles, que les individus avec un niveau nutritionnel faible se déplacent plus et changent plus facilement de toile ou d'aire de chasse (Turnbull 1964; Olive 1982; Uetz 1992; Bradley 1993; McNett & Rypstra 1997). Il est intéressant de mettre en relation ces deux points

avec nos résultats : les individus dispersent suite à une augmentation de la locomotion, mais sans qu'une diminution de l'interattraction soit observée. Ainsi, l'alimentation pourrait retarder la dispersion dans les groupes sociaux, simplement car elle limite les déplacements des individus et favorise donc la cohésion du groupe. Ceci expliquerait aussi pourquoi les espèces subsociales présentent des phases grégaires plus longues que les espèces solitaires : la mère en participant au nourrissage des jeunes limite leur tendance à la dispersion. On peut alors suggérer que ce n'est pas la simple présence de la mère qui favorise la transition vers la socialité, mais le fait qu'elle participe au nourrissage des juvéniles, préservant ainsi incidemment un niveau élevé d'interactions entre eux. Enfin, il est important de rappeler que pour qu'une espèce soit considérée comme subsociale, la seule présence de la mère avec les juvéniles n'est pas suffisante : il faut qu'elle soit présente quand ils s'alimentent. Chez les espèces transitoires subsociales, la mère est présente mais ne participe pas au nourrissage des juvéniles. Or, chez ces espèces, les juvéniles dispersent rapidement. La présence de la mère, si elle ne nourrit pas ses juvéniles, ne semble donc pas être suffisante pour retarder la dispersion (voir Tableau 1, Introduction). Dans la transition évolutive vers une socialité permanente, la présence de la mère n'aurait qu'un rôle facilitateur, au même titre qu'une forte concentration en proies, en favorisant les interactions entre les juvéniles sur des périodes relativement longues. Pour conforter cette hypothèse, on peut citer les espèces *Nephila clavipes* et *Stegodyphus africanus* chez lesquelles la mère est absente lors de l'émergence mais dont les juvéniles s'alimentent avant la dispersion et présentent une phase grégaire relativement longue (>3-5 semaines) (Hill & Christenson 1981; Kraus & Kraus 1990; Schneider 1995; Seibt et al. 1998). Ce retard de dispersion serait favorisé par une alimentation en groupe et une importante densité de proies (Hill & Christenson 1981). Cela souligne que la présence de la mère ne serait pas nécessaire pour aboutir à une dispersion retardée, bien qu'elle soit fortement facilitante. Il serait intéressant pour tester cette hypothèse de vérifier si des juvéniles d'espèces subsociales, élevés uniquement en présence de leurs mères mais sans frères et sœurs développent un comportement agressif envers les autres juvéniles.

En résumé, les voies sibsociale et subsociale pourraient n'être qu'une seule et unique voie, où les interactions entre juvéniles seraient le mécanisme clef impliqué dans une transition vers des formes de vies sociales plus permanentes.

II. La chasse coopérative

1. La chasse coopérative comme vecteur de la socialité

Les pressions de sélection et les routes empruntées pour passer d'un stade solitaire à un stade social pourraient différer selon les taxons (Whitehouse & Lubin 2005). La socialité chez les animaux pourrait avoir pour fonction primitive la reproduction, la protection ou le fourragement (ou les trois à la fois) (Whitehouse & Lubin 2005). Chez les araignées, il est proposé que les bénéfices générés par la socialité soient principalement associés au fourragement. Ce modèle expliquerait l'absence d'une division du travail reproductif, normalement caractéristique des sociétés de fourmis ou de termites (Whitehouse & Lubin 2005; Powers & Avilés 2007; Pruitt & Riechert 2009). Chez de nombreuses espèces eusociales, la socialité est supposée apporter principalement un avantage reproductif (Queller & Strassmann 1998). Chez les araignées, espèces prédatrices, le fourragement et l'existence de chasses coopératives pourraient être un moteur de la transition évolutive vers une socialité permanente.

Ici nous employons la notion de coopération proposée par Whitehouse & Lubin (2005) : une activité coopérative est définie comme une activité collective d'individus qui interagissent sur une période de temps, et où les individus qui coopèrent tirent de leur activité des avantages en terme de fitness. La chasse coopérative lors de la phase grégaire a été observée chez plusieurs espèces d'araignées subsociales (Lubin & Bilde 2007; Ruch et al. 2014; Dumke et al. 2016). Nous avons démontré la capacité qu'ont les juvéniles solitaires de coopérer pour capturer des proies à plusieurs et d'interagir lors de ces chasses (Figure 1, voir aussi Pekár et al. 2005). L'existence de ces phénomènes de chasses collectives chez les juvéniles est un argument qui peut être utilisé en faveur d'une transition sibsociale *via* pédomorphose puisque les espèces solitaires, tout autant que les espèces subsociales, ont le répertoire comportemental nécessaire à la mise en place de ce système de chasse. Nos résultats mettent en avant que les juvéniles des araignées solitaires possèdent un répertoire de comportements sociaux plus complexes que la simple tolérance. En effet, ils adaptent leur comportement en fonction du contexte social et ils sont capables de comportement agonistiques en cas de conflit.



Figure 1 : Quatre araignées juvéniles (*A. labyrinthica*) en train de s'alimenter sur la même drosophile. © *David Villa SCIENCEIMAGE CBI CNRS.*

2. La communication lors de la chasse coopérative

Chez les araignées sociales, Vakanas et Krafft (2001) suggèrent que la coopération émerge parce que les individus s'ignorent. Ils proposent que les araignées se comportent en fonction de leur environnement asocial et que leurs actions modifient cet environnement. L'environnement sera donc modifié et entraînera une modification du comportement des autres individus. Cette hypothèse repose sur le fait que les individus ne distinguent pas le résultat de leur propre comportement de celui d'un conspécifique. Il s'agit du principe de stigmergie introduit par Grassé pour expliquer la régulation de nombreuses activités collectives chez les insectes (Theraulaz & Bonabeau 1999). Par exemple, un individu d'*A. labyrinthica* placé sur une toile incomplète, initiée par un congénère, pourra achever la construction de la toile comme s'il l'avait lui-même commencée. Dans le cas des araignées sociales, il suffirait donc que les individus s'ignorent pour tisser une toile communale. Cette hypothèse peut s'appliquer à d'autres comportements coopératifs tels que la maintenance de la toile, le nourrissage des juvéniles ou la chasse collective (Vakanas & Krafft 2001).

Cependant, les comportements agonistiques que nous avons décrits chez *A. labyrinthica* ou que Kim (2000) a observé chez *Amaurobius ferox* sont plus complexes qu'une simple ignorance mutuelle. En effet, les juvéniles sont capables d'abandonner une proie le temps d'un échange agonistique avec un congénère puis de retourner vers la proie (Chapitre 2). Le simple fait qu'il existe ces comportements agonistiques est la preuve que les araignées ne se contentent pas simplement de s'ignorer. On pourrait supposer alors que cette absence de considération des congénères apparait en même temps que la socialité chez les araignées sociales. Mais ici encore,

nos résultats sont en opposition avec cette hypothèse. En effet, notre modèle de chasse synchronisée suggère qu'il existe un phénomène de feedback social pour permettre la coordination des individus. Comme le soulignent Lubin & Bilde (2007), des phénomènes de synchronisation comme ceux observés lors de ces chasses sont difficilement explicables sans qu'aucune communication n'intervienne. Il est vrai que dans notre modèle, la communication est réduite à un phénomène très simple, entièrement basée sur les vibrations perçues. Il n'est donc pas nécessaire que les individus aient une réelle connaissance du nombre ou de l'état de leurs conspécifiques, uniquement des vibrations dont ces conspécifiques sont à l'origine. Cependant, considérer que l'organisation sociale des araignées repose sur le fait qu'elles s'ignorent est peut-être une simplification trop extrême de leur fait social.

III. Conclusion

Ces travaux de thèse ont été axés sur l'étude de la causalité proximale de la socialité chez les araignées et ont souligné le rôle majeur de la communication. La transition d'un mode de vie solitaire à une socialité pérenne implique nécessairement des changements dans la nature des interactions entre individus, ce qui nécessite des modifications dans les processus de communication. Chez les abeilles, un lien fort entre évolution sociale et investissement dans la communication a été récemment mis en évidence (Wittwer et al. 2017). Dans ce taxon, les processus de réversion sociale conduisant à une transition de l'eusocialité à la vie solitaire ont été accompagnés d'une réduction du nombre de sensilles antennaires, organes sensoriels impliqués dans la perception des informations cuticulaires. Chez l'abeille *Lasioglossum albipes*, espèce socialement polymorphe présentant des variations de structure sociale en fonction de la localité géographique, les individus issus de populations solitaires et eusociales présentent également des différences de densité en sensilles (Wittwer et al. 2017). Cette étude chez les abeilles illustre clairement l'importance de caractériser les changements dans les processus de communication associés aux transitions sociales.

Il est regrettable qu'encore peu de travaux aient caractérisé les modifications des modalités de communication associées aux transitions sociales chez les araignées. Elles offrent pourtant de nombreux atouts, largement inexploités, pour aborder l'étude du lien entre communication et socialité dans une perspective évolutive. Elles sont idéales pour initier des études comparatives en raison de la coexistence d'espèces sociales et solitaires phylogénétiquement proches. Mais aussi parce que les individus des espèces solitaires présentent une vie sociale avant la dispersion. Un autre aspect appréciable est que les changements des processus de communication associés à la perte de tolérance conduisent au développement de comportements agressifs non ambigus et facilement quantifiables. En s'engageant dans la continuité des travaux de cette thèse, les futures études consacrées au fait social chez les araignées pourraient significativement accroître notre compréhension du lien entre communication et socialité et offrir des avancées conceptuelles majeures, généralisables à d'autres taxons.

RÉFÉRENCES

Agnarsson, I. et al., 2006. Sociality in Theridiid spiders: repeated origins of an evolutionary dead end. *Evolution*, 60, pp.2342–2351.

Alberch, P. et al., 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology*, 5, pp.296–317.

Amir, N., Whitehouse, M.E. A. & Lubin, Y., 2000. Food consumption rates and competition in a communally feeding social spider, *Stegodyphus dumicola* (Eresidae). *American Arachnological Society*, 28, pp.195–200.

Anthony, C.D., 2003. Kinship influences cannibalism in the wolf spider *Pardosa milvina*. *Journal of Insect Behavior*, 16, pp.23–26.

Arcese, P., 1989. Intrasexual competition, mating system and natal dispersal in song-sparrows. *Animal Behaviour*, 38, pp.958–979.

Asher, L. & Collins, L.M., 2012. Assessing synchrony in groups: Are you measuring what you think you are measuring? *Applied Animal Behaviour Science*, 138, pp.162–169.

Assi-Bessekon, D., Horel, A. & Gundermann, J.L., 1992. Onset and maintenance of maternal prey-supply activity in the spider *Coelotes terrestris* (Araneae, Agelenidae). *Behaviour*, 120, pp.1–10.

Assi Bessékon, D., 1997. Intraspecific identification and tolerance in the social-maternal behaviour of *Coelotes terrestris* (Araneae, Agelenidae). *Behavioural Processes*, 39, pp.231–239.

Avilés, L., 1997. Causes and consequences of cooperation and permanent-sociality in spiders. In C. Crespi, eds. *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 476–498.

Avilés, L., 1993. Interdemic selection and the sex ratio: a social spider perspective. *The American Naturalist*, 142, pp.320–345.

Avilés, L. & Gelsey, G., 1998. Natal dispersal and demography of a subsocial *Anelosimus* species and its implications for the evolution of sociality in spiders. *Canadian Journal of Zoology*, 76, pp.2137–2147.

Avilés, L. & Harwood, G., 2012. A quantitative index of sociality and its application to group-living spiders and other social organisms. *Ethology*, 118, pp.1219–1229.

Backwell, P.R.Y. et al., 1999. Female choice in the synchronously waving fiddler crab *Uca annulipes*. *Ethology*, 105, pp.415–421.

Barth, F.G. et al., 1988. Spiders of the genus *Cupiennius* Simon 1891 (Araneae, Ctenidae) II. On the vibratory environment of a wandering spider. *Oecologia*, 77, pp.194–201.

Baurecht, D. & Barth, F.G., 1993. Vibratory communication in spiders. *Journal of Comparative Physiology A*, 173, pp.309–319.

Bernard, A. & Kraff, B., 2002. L'attraction pour la soie : base de la cohésion du groupe et des comportements collectifs chez les araignées sociales. *Comptes Rendus Biologies*, 325, pp.1153–1157.

Blomquist, G.J. & Bagnères, A.G., 2010. Insect hydrocarbons: biology, biochemistry, and chemical ecology, Cambridge: Cambridge University Press.

Boesch, C., 2002. Cooperative hunting roles among Taï chimpanzees. *Human Nature*, 13, pp.27–46.

Boesch, C. & Boesch, H., 1989. Hunting behavior of wild chimpanzees in the Taï national park. *American Journal of Physical Anthropology*, 78, pp.547–573.

Bonte, D. et al., 2008. Thermal conditions during juvenile development affect adult dispersal in a spider. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, pp.17000–17005.

Bonte, D. & Saastamoinen, M., 2012. Dispersal syndromes in butterflies and spiders. In Clobert et al., ed. *Dispersal ecology and evolution*. Oxford: Oxford University Press, pp. 161–170.

Boulay, R. et al., 2000. Octopamine reverses the isolation-induced increase in trophallaxis in the carpenter ant *Camponotus fellah*. *The Journal of Experimental Biology*, 203, pp.513–520.

Boulay, R. & Lenoir, A., 2001. Social isolation of mature workers affects nestmate recognition in the ant *Camponotus fellah*. *Behavioural Processes*, 55, pp.67–73.

Bourjot, C., Chevrier, V. & Thomas, V., 2003. A new swarm mechanism based on social spiders colonies: from web weaving to region detection. *Web Intelligence and Agent Systems: An international journal*, 1, pp.47–64.

Brach, V., 1976. Development of the whipscorpion *Schizomus floridanus*, with notes on behavior and laboratory culture. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*, 74, pp.97–100.

Bradley, R.A., 1993. The influence of prey availability and habitat on activity patterns and abundance of *Argiope keyserlingi* (Araneae: Araneidae). *The Journal of Arachnology*, 21, pp.91–106.

Brosnan, S.F., Salwiczek, L. & Bshary, R., 2010. The interplay of cognition and cooperation. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 365, pp.2699–2710.

Buck, J. et al., 1981. Control of flashing in fireflies - V. Pacemaker synchronization in *Pteroptyx cribellata*. *Journal of Comparative Physiology A*, 144, pp.287–298.

Buddle, C.M., Walker, S.E. & Rypstra, A.L., 2003. Cannibalism and density-dependent mortality in the wolf spider *Pardosa milvina* (Araneae: Lycosidae). *Canadian Journal of Zoology*, 81, pp.1293–1297.

Bulmer, M.G. & Taylor, P.D., 1980. Sex ratio under the Haystack model. *Journal of Theoretical Biology*, 86, pp.83–89.

Burch, T.L., 1979. The importance of communal experience to survival for spiderlings of *Araneus diadematus* (Araneae: Araneidae). *The Journal of Arachnology*, 7, pp.1–18.

Burgess, J., 1976. Social Spiders. *Scientific American*, 234, pp.100–107.

Burgess, J., 1979. Web-signal processing for tolerance and group predation in the social spider *Mallos gregalis* Simon. *Animal Behaviour*, 27, pp.157–164.

Buskirks, R.E., 1981. *Sociality in the Arachnida*. In Henry Hermani, ed. Social Insects II. New York: Academic Press, pp. 281–359.

Cacioppo, J.T. et al., 2015. The neuroendocrinology of social isolation. *Annual Review of Psychology*, 66, pp.733–767.

Cangialosi, K.R., 1990. Social spider defense against kleptoparasitism. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27, pp.49–54.

Chapman, T.W. et al., 2000. High relatedness and inbreeding at the origin of eusociality in gall-inducing thrips. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97, pp.1648–1650.

Chiara, V., Ramon Portugal, F. & Jeanson, R., 2019. Social intolerance is a consequence, not a cause, of dispersal in spiders. *PLoS Biology*, 17, p.e3000319.

Chittka, L., Skorupski, P. & Raine, N.E., 2009. Speed – accuracy tradeoffs in animal decision making. *Trends in Ecology and Evolution*, 24, pp.400–407.

Clark, B.R. & Faeth, S.H., 1998. The evolution of egg clustering in butterflies: A test of the egg desiccation hypothesis. *Evolutionary Ecology*, 12, pp.543–552.

Clark, D.L. & Uetz, G.W., 1990. Video image recognition by the jumping spider, *Maevia inclemens* (Araneae : Salticidae). *Animal Behaviour*, 40, pp.884–890.

Clobert, J. et al. eds., 2012. *Dispersal ecology and evolution*, Oxford: Oxford University Press.

Cole, B.J., 1991. Short-term activity cycles in ants: generation of periodicity by worker interaction. *The American Naturalist*, 137, pp.244–259.

Coolen, I., 2002. Increasing foraging group size increases scrounger use and reduces searching efficiency in nutmeg manikins (*Lonchura punctulata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52, pp.232–238.

Cornell, J.C., Stamp, N.E. & Bowers, M.D., 1987. Developmental change in aggregation, defense and escape behavior of buckmoth caterpillars, *Hemileuca lucina* (Saturniidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 20, pp.383–388.

Costa, J., 2006. *The other insect societies*, USA: Harvard University Press.

Cuevas, E. & Cienfuegos, M., 2014. A new algorithm inspired in the behavior of the social-spider for constrained optimization. *Expert Systems with Applications*, 41, pp.412–425.

D'Andrea, M., 1987. Social behaviour in spiders (Arachnida Araneae). Vol 3, *Monitore zoologico italiano*.

Darwin, C., 1859. *On the origin of species by means of natural selection*, London: J. Murray.

Despland, E. & Hamzeh, S., 2004. Ontogenetic changes in social behaviour in the forest tent caterpillar, *Malacosoma disstria*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56, pp.177–184.

Despland, E. & Le Huu, A., 2007. Pros and cons of group living in the forest tent caterpillar: separating the roles of silk and of grouping. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 122, pp.181–189.

Dumke, M., Herberstein, M.E. & Schneider, J.M., 2016. Producers and scroungers: feeding-type composition changes with group size in a socially foraging spider. *Proceedings of the Royal Society B*, 283, p.20160114.

Ebert, D., 1998. Behavioral asymmetry in relation to body weight and hunger in the tropical social spider *Anelosimus eximius* (Araneae, Theridiidae). *The Journal of Arachnology*, 26, pp.70–80.

Fénéron, R. & Jaisson, P., 1995. Ontogeny of nestmate brood recognition in a primitive ant, *Ectatomma tubercalutum* Olivier (Ponerinae). *Animal Behaviour*, 50, pp.9–14.

Fisher, R.A., 1930. *The genetical theory of natural selection*, Oxford: Clarendon Press.

Foelix, R.F., 2011. *Biology of spiders*, Oxford: Oxford university press.

Forster, L., 1995. The behavioral ecology of *Latrodectus hasselti* (Thorell), the Australian redback spider (Araneae: Theridiidae): a review. *Records of the Western Australia Museum*, 52, pp.13–24.

Fowler, H.G. & Gobbi, N., 1988. Cooperative prey capture by an orb-web spider. *Naturwissenschaften*, 75, pp.208–209.

Furrer, S. & Ward, P.I., 1995. Differential nutrient extraction in the funnel web spider A*gelena labyrinthica*. *Physiological Entomology*, 20, pp.18–22.

Gautrais, J. et al., 2007. Allelomimetic synchronization in Merino sheep. *Animal Behaviour*, 74, pp.1443–1454.

Giraldeau, L.A. & Caraco, T., 2000. *Social foraging theory*, Princeton University Press.

Le Goff, G.J. et al., 2012. Impact of starvation on the silk attractiveness in a weaving mite, *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae). *Journal of Ethology*, 30, pp.125–132.

Gonzáles, M., Costa, F.G. & Peretti, A. V., 2015. Funnel-web construction and estimated immune costs in *Aglaoctenus lagotis* (Araneae: Lycosidae). *The Journal of Arachnology*, 43(2), pp.158–167.

Goss, S. & Deneubourg, J.L., 1988. Autocatalysis as a source of synchronised rhythmical activity in social insects. *Insectes Sociaux*, 35, pp.310–315.

Greenfield, M.D., 1994. Synchronous and alternating choruses in insects and anurans: Common mechanisms and diverse functions. *American Naturalist*, 34, pp.605–615.

Greenfield, M.D. & Roizen, I., 1993. Katydid synchronous chorusing is an evolutionarily stable outcome of female choice. *Nature*, 364, pp.618–620.

Grimm, V. & Railsback, S.F., 2012. Designing, formulating, and communicating agent-based models. In *Agent-based models of geographical systems*. Dordrecht: Springer, pp. 361–377.

Grinsted, L., Bilde, T. & D'Ettorre, P., 2011. Cuticular hydrocarbons as potential kin recognition cues in a subsocial spider. *Behavioral Ecology*, 22, pp.1187–1194.

Gundermann, J.L., Horel, A. & Krafft, B., 1993. Experimental manipulations of social tendencies in the subsocial spider *Coelotes terrestris*. *Insectes Sociaux*, 40, pp.219–229.

Haccou, P. & Meelis, E., 1992. *Statistical analysis of behavioural data: an approach based on time-structured models*, Oxford: Oxford university press.

Hamilton, W.D., 1964. The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of Theoretical Biology*, 7, pp.17–52.

Hawkley, L.C. et al., 2012. Effects of social isolation on glucocorticoid regulation in social mammals. *Hormones and Behavior*, 62, pp.314–323.

Hemsworth, R. et al., 2007. Crustacean social behavioral changes in response to isolation. *Biological Bulletin*, 213, pp.187–195.

Henschel, J.R.., 1998. Predation on social and solitary individuals of the spider *Stegodyphus dumicola* (Araneae, Eresidae). *The Journal of Arachnology*, 26, pp.61–69.

Hervé, M., 2018. RVAideMemoire: Testing and plotting procedures for biostatistics. R package version 0.9-69-3.

Hill, E.M. & Christenson, T.E., 1981. Effects of prey characteristics and web structure on feeding and predatory responses of *Nephila clavipes* spiderlings. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8, pp.1–5.

Hoffman, E.A. & Pfennig, D.W., 1999. Proximate causes of cannibalistic polyphenism in larval tiger salamanders. *Ecology*, 80, pp.1076–1080.

Holbrook, G.L. & Schal, C., 1998. Social influences on nymphal development in the cockroach, *Diploptera punctata*. *Physiological Entomology*, 23, pp.121–130.

Horel, A., Krafft, B. & Aron, S., 1996. Processus de socialisation et préadaptations comportementales chez les araignées. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 121, pp.31–37.

Hvam, A., Mayntz, D. & Nielsen, R.K., 2005. Factors affecting cannibalism among newly hatched wolf spiders (Lycosidae, *Pardosa amentata*). *Journal of Arachnology*, 33, pp.377–383.

Iida, H., 2003. Small within-clutch variance in spiderling body size as a mechanism for avoiding sibling cannibalism in the wolf spider *Pardosa pseudoannulata* (Araneae: Lycosidae). *Population Ecology*, 45, pp.1–6.

Jackson, R., 1980. Comparative studies of *Dictyna* and *Mallos*: V. Tolerance and resistance to starvation. *Psyche*, 87, pp.211–220.

Jakob, E.M., 1991. Costs and benefits of group living for pholcid spiderlings: losing food, saving silk. *Animal Behaviour*, 41, pp.711–722.

Jarvis, J.U.M. et al., 1994. Mammalian eusociality: a family affair. *Trends in Ecology and Evolution*, 9, pp.47–51.

Jeanson, R. et al., 2003. A model of animal movements in a bounded space. *Journal of Theoretical Biology*, 225, pp.443–451.

Jeanson, R. et al., 2005. Self-organized aggregation in cockroaches. *Animal Behaviour*, 69, pp.169–180.

Jeanson, R. & Deneubourg, J., 2007. Conspecific attraction and shelter selection. *The American Naturalist*, 170, pp.47–58.

Jeanson, R., Deneubourg, J.L. & Theraulaz, G., 2004. Discrete dragline attachment induces aggregation in spiderlings of a solitary species. *Animal Behaviour*, 67, pp.531–537.

Johnson, J.C. et al., 2015. Individual variation in ballooning dispersal by black widow spiderlings: The effects of family and social rearing. *Current Zoology*, 61, pp.520–528.

Johnson, J.C., Kitchen, K. & Andrade, M.C.B., 2010. Family affects sibling cannibalism in the black widow spider, *Latrodectus hesperus*. *Ethology*, 116, pp.770–777.

Jones, T. & Parker, P., 2000. Costs and benefits of foraging associated with delayed dispersal in the spider *Anelosimus studiosus* (Araneae, Theridiidae). *Journal of Arachnology*, 28, pp.61–69.

Kaston, B.J., 1965. Some little known aspects of spider behavior. *The American Midland Naturalist*, 73, pp.336–356.

Keiser, C.N. et al., 2014. Exploring the effects of individual traits and within-colony variation on task differentiation and collective behavior in a desert social spider. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68, pp.839–850.

Kim, K.W., 2000. Dispersal behaviour in a subsocial spider: group conflict and the effect of food availability. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48, pp.182–187.

Kim, K.W., Krafft, B. & Choe, J.C., 2005. Cooperative prey capture by young subsocial spiders: II. Behavioral mechanism. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59, pp.92–100.

Krafft, B., 1970. Contribution à la biologie et à l'éthologie d'*Agelena consociata* Denis (araignée sociale du Gabon). *Biologica Gabonica*, 6, pp.197-301.

Krafft, B. & Cookson, L.J., 2012. The role of silk in the behaviour and sociality of spiders. *Psyche*, 2012, pp.1-25.

Krafft, B., Horel, A. & Julita, J., 1986. Influence of food supply on the duration of the gregarious phase of a maternal-social spider, *Coelotes Terrestris* (Araneae, Agelenidae). *The Journal of Arachnology*, 14, pp.219–226.

Krafft, B. & Pasquet, A., 1991. Synchronized and rhythmical activity during the prey capture in the social spider *Anelosimus eximius* (Araneae, Theridiidae). *Insectes Sociaux*, 38, pp.83–90.

Kraus, O. & Kraus, M., 1990. The genus *Stegodyphus*: systematics, biogeography, and sociality (Araneida, Eresidae). *Acta Zoologica Fennica*, 190, pp.223–228.

Krause, J. & Ruxton, G., 2002. *Living in groups*, Oxford: Oxford University Press.

Kreiter, N.A. & Wise, D.H., 2001. Prey availability limits fecundity and influences the movement pattern of female fishing spiders. *Oecologia*, 127, pp.417–424.

Kruuk, H., 1976. Feeding and social behaviour of the striped hyaena (*Hyaena vulgaris* Desmarest). *East African Wildlife Journal*, 14, pp.91-111.

Kullmann, J., 1972. Evolution of social behavior in spiders (Araneae; Eresidae and Theridiidae). *American Zoologist*, 12, pp.419–426.

Kuriwada, T., 2016. Social isolation increases male aggression toward females in the field cricket *Gryllus bimaculatus*. *Population Ecology*, 58, pp.147–153.

Lesne, P., Cazalé-Debat, L., et al., 2016. Early experience and social performance in spiderlings. *Animal Behaviour*, 122, pp.9–16.

Lesne, P., 2015. *Plasticité phénotypique et déterminants physiologiques de la socialité chez les araignées*. Université de Toulouse 3, Paul Sabatier.

Lesne, P. & Jeanson, R., 2015. Influence of social interactions on the response to social cues in spiderlings. *Behavioural Processes*, 111, pp.60–66.

Lesne, P., Trabalon, M. & Jeanson, R., 2016. Cannibalism in spiderlings is not only about starvation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70, pp.1669–1678.

Lihoreau, M., Brepson, L. & Rivault, C., 2009. The weight of the clan: Even in insects, social isolation can induce a behavioural syndrome. *Behavioural Processes*, 82, pp.81–84.

Lihoreau, M. & Rivault, C., 2008. Tactile stimuli trigger group effects in cockroach aggregations. *Animal Behaviour*, 75, pp.1965–1972.

Lin, N. & Michener, C.D., 1972. Evolution of sociality in insects. *The Quarterly Review of Biology*, 47(2), pp.131–159.

Loftus-Hills, J.J., 1974. Analysis of an acoustic pacemaker in Strecker's chorus frog, *Pseudacris streckeri* (Anura: Hylidae). *Journal of Comparative Physiology*, 90, pp.75–87.

Lubin, Y. & Bilde, T., 2007. The evolution of sociality in spiders. *Advances in the Study of Behavior*, 37.

MacNulty, D.R. et al., 2014. Influence of group size on the success of wolves hunting bison. *PLoS ONE*, 9(11), p.e112884.

MacNulty, D.R. et al., 2011. Nonlinear effects of group size on the success of wolves hunting elk. *Behavioral Ecology*, 23, pp.75–82.

Mayntz, D. & Toft, S., 2006. Nutritional value of cannibalism and the role of starvation and nutrient imbalance for cannibalistic tendencies in a generalist predator. *Journal of Animal Ecology*, 75, pp.288–297.

McCarthy, K. et al., 2015. The effect of social isolation on locomotor activity in the Houseflies (*Musca domestica*). *Journal of Insect Behavior*, 28, pp.288–296.

McCulloch, W.S. & Pitts, W., 1943. A logical calculus of the ideas immanent in nervous activity. *Bulletin of Mathematical Biophysics*, 5, pp.115–133.

McNett, B.J. & Rypstra, A.L.., 1997. Effects of prey supplementation on survival and web site tenacity of *Argiope Trifasciata* (Araneae, Araneidae): A field experiment. *The Journal of Arachnology*, 25, pp.352–360.

Miller, L., 1989. Subsocial organization and behavior in broods of the obligate burrowing wolf spider *Geolycosa turricola* (Treat). *Canadian Journal of Zoology*, 67, pp.819–824.

Modanu, M. et al., 2014. Sibling cannibalism in a web-building spider: Effects of density and shared environment. *Behavioural Processes*, 106, pp.12–16.

Moller, P. & Görner, P., 1994. Homing by path integration in the spider *Agelena labyrinthica* Clerck. *Journal of Comparative Physiology* A, 174, pp.221–229.

Moore, D.F., 2016. Applied survival analysis using R., Switzerland: Springer.

Morse, D.H., 1993. Some determinants of dispersal by crab spiderlings. *Ecology*, 74, pp.427–432.

Mougenot, F., Combe, M. & Jeanson, R., 2012. Ontogenesis and dynamics of aggregation in a solitary spider. *Animal Behaviour*, 84, pp.391–398.

Muller, F. & Clerck, P., 1970. Prey, cannibalism and microhabitat selection in the wolf spiders *Pardosa chelata*. *Oikos*, 21, pp.337–340.

Noguchi, K. et al., 2012. nparLD: An R software package for the nonparametric analysis of longitudinal data in factorial experiments. *Journal of Statistical Software*, 50.

Nyffeler, M. & Birkhofer, K., 2017. An estimated 400 – 800 million tons of prey are annually killed by the global spider community. *The Science of Nature*, 104.

Oksanen, J. et al., 2018. vegan: Community ecology package. R package version 2.5-2.

Olive, C.W., 1982. Sex pheromones in two orbweaving spiders, (Araneae, Araneidae): an experimental field study. *Journal of Arachnology*, 10, pp.241–245.

Packer, C. & Ruttan, L., 1988. The evolution of cooperative hunting. *The American Naturalist*, 132, pp.159–198.

Pasquet, A. & Krafft, B., 1992. Cooperation and prey capture efficiency in a social spider, *Anelosimus eximius* (Araneae, Theridiidae). *Ethology*, 90, pp.121–133.

Pedetta, S., Kaczer, L. & Maldonado, H., 2010. Individual aggressiveness in the crab *Chasmagnathus*: Influence in fight outcome and modulation by serotonin and octopamine. *Physiology & Behavior*, 101, pp.438–445.

Peer, K. & Taborsky, M., 2007. Delayed dispersal as a potential route to cooperative breeding in ambrosia beetles. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61, pp.729–739.

Pekár, S., Hrusková, M. & Lubin, Y., 2005. Can solitary spiders (Araneae) cooperate in prey capture? *Journal of Animal Ecology*, 74, pp.63–70.

Petersen, A. et al., 2010. The advantage of starving: success in cannibalistic encounters among wolf spiders. *Behavioral Ecology*, 21, pp.1112–1117.

Philippe, A.S. et al., 2016. Genetic variation in aggregation behaviour and interacting phenotypes in *Drosophila*. *Proceedings of the Royal Society B*, 283, p.20152967.

Planas-Sitjà, I. et al., 2015. Group personality during decision-making: a multi-level approach. *Proceedings of the Royal Society B*, 282, p.20142515.

Polis, G. & Lourenço, W., 1986. Sociality among scorpions. *Actas X Congreso Internacional de Arachologia Jaca/Espana*.

Pourié, G. & Trabalon, M., 1999. Agonistic behaviour of female *Tegenaria atrica* in the presence of different aged spiderlings. *Physiological Entomology*, 24, pp.143–149.

Powers, K.S. & Avilés, L., 2007. The role of prey size and abundance in the geographical distribution of spider sociality. *Journal of Animal Ecology*, 76, pp.995–1003.

Pruitt, J.N. & Avilés, L., 2018. Social spiders: mildly successful social animals with much untapped research potential. *Animal Behaviour*, 143, pp.155–165.

Pruitt, J.N. & Riechert, S.E., 2009. Frequency-dependent success of cheaters during foraging bouts might limit their spread within colonies of a socially polymorphic spider. *Evolution*, 63, pp.2966–2973.

Pruitt, J.N. & Riechert, S.E., 2011. Within-group behavioral variation promotes biased task performance and the emergence of a defensive caste in a social spider. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65, pp.1055–1060.

Purcell, J. & Avilés, L., 2007. Smaller colonies and more solitary living mark higher elevation populations of a social spider. *Journal of Animal Ecology*, 76, pp.590–597.

Queller, D.C. & Strassmann, J.E., 1998. Kin selection and social insects. *BioScience*, 48(3), pp.165–175.

R Core Team, 2018. R: A Language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.

Ramette, A., 2007. Multivariate analyses in microbial ecology. *FEMS Microbiology and Ecology*, 62, pp.142–160.

Ratchford, S.G. & Eggleston, D.B., 1998. Size- and scale-dependent chemical attraction contribute to an ontogenetic shift in sociality. *Animal Behaviour*, 56, pp.1027–1034.

Rayor, L.S. & Taylor, L.A., 2006. Social behavior in Amblypygids, and a reassessment of Arachnid social patterns. *Journal of Arachnology*, 34, pp.399–421.

Reader, T. & Hochuli, D.F., 2003. Understanding gregariousness in a larval Lepidopteran: the roles of host plant, predation, and microclimate. *Ecological Entomology*, 28, pp.729–737.

Reeve, H.K. et al., 1990. DNA “fingerprinting” reveals high levels of inbreeding in colonies of the eusocial naked mole-rat. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 87, pp.2496–2500.

Riechert, S.E.., 1985. Why do some spiders cooperate? *Agelena consociata*, a case study. *The Florida Entomologist*, 68, pp.105–116.

Rillich, J. & Stevenson, P.A., 2011. Winning fights induces hyperaggression via the action of the biogenic amine octopamine in crickets. *PLoS ONE*, 6, p.e28891.

Roberts, J.A., Taylor, P.W. & Uetz, G.W., 2006. Consequences of complex signaling: predator detection of multimodal cues. *Behavioral Ecology*, 18, pp.236–240.

Roberts, J.A., Taylor, P.W. & Uetz, G.W., 2003. Kinship and food availability influence cannibalism tendency in early-instar wolf spiders (Araneae: Lycosidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54, pp.416–422.

Rook, A.J. & Penning, P.D., 1991. Synchronisation of eating, ruminating and idling activity by grazing sheep. *Applied Animal Behaviour Science*, 32, pp.157–166.

Rowe, C., 1999. Receiver psychology and the evolution of multicomponent signals. *Animal Behaviour*, 58, pp.921–931.

Rowland, J.M., 1972. The brooding habits and early development of *Trithyreus pentapeltis* (Cook), (Arachnida: Schizomida). *Entomological News*, 83, pp.69–74.

Ruch, J., Herberstein, M.E. & Schneider, J.M., 2014. Families hunt more successfully: effect of group composition on hunting and communal feeding. *Animal Behaviour*, 91, pp.171–178.

Ruttan, L.M., 1990. Experimental manipulations of dispersal in the subsocial spider, *Theridion pictum*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27, pp.169–173.

Ryer, C.H. & Olla, B.L., 1991. Information transfer and the facilitation and inhibition of feeding in a schooling fish. *Environmental Biology of Fishes*, 30, pp.317–323.

Rypstra, A.L., 1985. Aggregations of *Nephila clavipes* (L.) (Araneae, Araneidae) in relation to prey availability. *The Journal of Arachnology*, 13, pp.71–78.

Rypstra, A.L., 1986. High prey abundance and a reduction in cannibalism: The first step to sociality in spiders (Arachnida). *American Arachnological Society*, 14, pp.193–200.

Rypstra, A.L., 1993. Prey size, social competition, and the development of reproductive division of labor in social spider groups. *The American Naturalist*, 142, pp.868–880.

Rypstra, A.L. & Tirey, R.S., 1991. Prey size, prey perishability and group foraging in a social spider. *Oecologia*, 86, pp.25–30.

Schaefer, M., 1987. Life cycles and diapause. In W. Nentwig, ed. *Ecophysiology of spiders*. Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 331–347.

Scharf, I., 2016. The multifaceted effects of starvation on Arthropod behaviour. *Animal Behaviour*, 119, pp.37–48.

Schausberger, P., Gratzer, M. & Strodl, M.A., 2017. Early social isolation impairs development, mate choice and grouping behaviour of predatory mites. *Animal Behaviour*, 127, pp.15–21.

Schneider, J.M., 1995. Survival and growth in groups of a subsocial spider (*Stegodyphus lineatus*). *Insectes Sociaux*, 42, pp.237–248.

Schneider, J.M. & Bilde, T., 2008. Benefits of cooperation with genetic kin in a subsocial spider. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, pp.10843–10846.

Schwarz, M.P., Richards, M.H. & Danforth, B.N., 2007. Changing paradigms in insect social evolution: insights from Halictine and Allodapine bees. *Annual Review of Entomology*, 52, pp.127–150.

Seibt, U., Wickler, I. & Wickler, W., 1998. Dispersal in the solitary *Stegodyphus africanus* and heterospecific grouping with the social *Stegodyphus dumicola* (Araneae, Eresidae). *The Journal of Arachnology*, 26, pp.97–100.

Shear, W.A., 1970. The evolution of social phenomena in spiders. *Bulletin of the British Arachnological Society*, 1, pp.65–76.

Shearer, T.A. & Pruitt, J.N., 2014. Individual differences in boldness positively correlate with heart rate in orb-weaving spiders of genus *Larinioides*. *Current Zoology*, 60, pp.387–391.

Signorotti, L., Cervo, R. & D'Ettorre, P., 2015. Ontogeny of nestmate recognition in social hymenoptera. In L. Aquiloni & E. Tricarico, eds. *Social recognition in invertebrates: the knowns and the unknowns*. Switzerland: Springer International Publishing, pp. 165–191.

Simpson, S.J., McCaffery, A.R. & Hägele, B.F., 1999. A behavioural analysis of phase change in the desert locust. *Biological Reviews*, 74, pp.461–480.

Sneddon, L.U. et al., 2000. Agonistic behaviour and biogenic amines in shore crabs *Carcinus maenas*. *The Journal of Experimental Biology*, 203, pp.537–545.

Sokolowski, M.B., 2010. Review social interactions in "'Simple'" model systems. *Neuron*, 65, pp.780–794.

Stamp, E., 1986. Physical constraints of defense and response to invertebrate predators by pipevine caterpillars (*Battus philenor*: Papilionidae). *Journal of the Lepidopterists' Society*, 40, pp.191–205.

Stander, P.E., 1992. Cooperative hunting in lions: the role of the individual. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 29, pp.445–454.

Starfield, A.M., Smith, K.A. & Bleloch., A.L.., 1990. *How to model it: problem solving for the computer age*, Mc Graw-Hill.

Stevenson, P.A. et al., 2000. The fight and flight responses of crickets depleted of biogenic amines. *Journal of Neurobiology*, 43, pp.107–120.

Stevenson, P.A. & Rillich, J., 2013. Isolation associated aggression - a consequence of recovery from defeat in a territorial animal. *PLoS ONE*, 8, p.e74965.

Sumpter, D.J., 2010. Synchronization. In *Collective animal behavior*. Princeton University Press.

Svare, B.B., 1983. *Hormones and aggressive behavior*, New York: Plenum Press.

Szlep, R., 1964. Change in the response of spiders to repeated web vibrations. *Behaviour*, 23, pp.203–239.

Tanaka, K., 1989. Energetic cost of web construction and its effect on web relocation in the web-building spider *Agelena limbata*. *Oecologia*, 81, pp.459–464.

Theraulaz, G. & Bonabeau, E., 1999. A brief history of stigmergy. *Artificial Life*, pp.97–116.

Trabalon, M. et al., 1996. Changes in cuticular compounds composition during the gregarious period and after dispersal of the young in *Tegenaria atrica* (Araneae, Agelenidae). *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 26, pp.77–84.

Trabalon, M., 2013. Chemical communication and contact cuticular compounds in spiders. In W. Nentwig, ed. *Spider Ecophysiology*. Berlin, Heidelberg: Springer.

Trabalon, M. & Bagnères, A.-G., 2010. Contact recognition pheromones in spiders and scorpions. In *Insect Hydrocarbons*. Cambridge University Press, pp. 344–374.

Trabalon, M., Pourié, G. & Hartmann, N., 1998. Relationships among cannibalism, contact signals, ovarian development and ecdysteroid levels in *Tegenaria atrica* (Araneae, Agelenidae). *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 28, pp.751–758.

Turnbull, A.L., 1964. The search for prey by a web-building spider. *The Canadian Entomologist*, 96, pp.568–579.

Ueda, A. & Wu, C.F., 2009. Effects of social isolation on neuromuscular excitability and aggressive behaviors in *Drosophila*: altered responses by Hk and gsts1, two mutations implicated in redox regulation. *Journal of Neurogenetics*, 23, pp.378–94.

Uetz, G.W., 1992. Foraging strategies of spiders. *Trends in Cognitive Sciences*, 7, pp.155–159.

Vakanas, G. & Krafft, B., 2001. Coordination of behavioral sequences between individuals during prey capture in a social spider, *Anelosimus eximius*. *Journal of Insect Behavior*, 14, pp.777–798.

Vander Meer, R.K. & Morel, L., 1998. Nestmate recognition in ants. In R. K. Vander Meer et al., eds. *Pheromone communication in social insects*. Boulder: Westview Press, pp. 79–103.

Vanthournout, B. et al., 2018. Male spiders control offspring sex ratio through greater production of female determining sperm. *Proceedings of the Royal Society B*, 285, p.20172887.

Wada-katsumata, A., Yamaoka, R. & Aonuma, H., 2011. Social interactions influence dopamine and octopamine homeostasis in the brain of the ant *Formica japonica*. *The Journal of Experimental Biology*, 214, pp.1707–1713.

Walker, S.E. et al., 1999. The effects of hunger on locomotory behaviour in two species of wolf spider (Araneae, Lycosidae). *Animal Behaviour*, 58, pp.515–520.

Walker, T.J., 1969. Acoustic synchrony: Two mechanisms in the snowy tree cricket. *Science*, 166, pp.891–894.

Ward, P.I. & Enders, M.M., 1985. Conflict and cooperation in the group feeding of the social spider *Stegodyphus mimosarum*. *Behaviour*, 94, pp.167–182.

Weygoldt, P. & Huber, S., 2013. Sperm transfer and maternal care in *Thelyphonus* c. f. *caudatus* from Lombok, Indonesia (Arachnida, Uropygi, Thelyphonida). *Zoologischer Anzeiger*, 252, pp.348–349.

Weyman, G., 1993. A review of the possible causative factors and significance of ballooning in spiders. *Ethology Ecology and Evolution*, 5, pp.279–291.

Whitehouse, M.E.A. & Lubin, Y., 1999. Competitive foraging in the social spider *Stegodyphus dumicola*. *Animal Behaviour*, 58, pp.677–688.

Whitehouse, M.E. a & Lubin, Y., 2005. The functions of societies and the evolution of group living: spider societies as a test case. *Biological Reviews*, 80, pp.347–361.

Wickler, W. & Seibt, U., 1993. Pedogenetic sociogenesis via the "sibling-route" and some consequences for *Stegodyphus* spiders. *Ethology*, 95, pp.1–18.

Wignall, A.E. & Herberstein, M.E., 2013. Male courtship vibrations delay predatory behaviour in female spiders. *Scientific Reports*, 3, p.3557.

Wilcox, R.S., Jackson, R.R. & Gentile, K., 1996. Spiderweb smokescreens: spider trickster uses background noise to mask stalking movements. *Animal Behaviour*, 51, pp.313–326.

Willey, B. & Jackson, R., 1993. Predatory behavior of a social spider, *Stegodyphus sarasinorum* (Araneae: Eresidae): why attack first ? *Canadian Journal of Zoology*, 71, pp.2220–2223.

Wilson, E.O., 1971. *The insect societies*, The insect societies.

Wise, D.H., 2006. Cannibalism, food limitation, intraspecific competition, and the regulation of spider populations. *Annual Review of Entomology*, 51, pp.441–465.

Wise, D.H., 1995. *Spiders in ecological webs*, Cambridge: Cambridge University Press.

Wittwer, B. et al., 2017. Solitary bees reduce investment in communication compared with their social relatives. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114, pp.6569–6574.

Yip, E.C. & Rayor, L.S., 2014. Maternal care and subsocial behaviour in spiders. *Biological Reviews*, 89, pp.427–449.

Yip, E.C. & Rayor, L.S., 2013. The influence of siblings on body condition in a social spider: is prey sharing cooperation or competition? *Animal Behaviour*, 85, pp.1161–1168.

Yu, J.J.Q. & Li, V.O.K., 2015. A social spider algorithm for global optimization. *Applied Soft Computing*, 30, pp.614–627.

Abstract :
Among the major evolutionary transitions, the transition from a solitary lifestyle to sociality has occurred independently in many taxa. Spiders offer a wide range of social organizations, differing in the complexity and duration of interactions between congeners. Among the 48,000 species of spiders, less than 30 have developed an elaborate social life characterized by the construction of a common web, the existence of cooperative brood care and the presence of collective hunting. However, even in solitary spiders, a gregarious phase is observed during the juvenile stage following the emergence of the cocoon. This gregarious phase is then followed by the development of agonistic interactions and the initiation of dispersal. This thesis integrates behavioural approaches, chemical analyses and computer modelling to address two questions of sociality in spiders. The first two chapters aim to provide information on the mechanisms inhibiting the expression of agonistic behaviours and dispersal in juveniles of the solitary species Agelena labyrinthica. In the last part we discuss the issue of cooperative hunting among social spiders. This cooperative hunt is considered one of the major advantages of social life because it allows the capture of prey unreachable to solitary species. The third chapter of this thesis aims to understand the mechanisms allowing the synchronization of the movements of individuals during collective hunt in the social spider *Anelosimus eximius*. Our results provide arguments in favour of a social transition induced by a retention of the cohesion of juveniles. They also point out that juveniles of solitary species already have all the prerequisites for social behaviours, even for behaviours that seems to require a high level of coordination such as synchronized hunting.

Key words:

Aggression, Behavioral plasticity, Communication, Dispersal, Social tolerance, Synchronization.

Auteur : Violette CHIARA

Titre : Ontogenèse et socialité chez les araignées

Directeur de thèse : Raphaël JEANSON

Résumé :

La transition entre vie solitaire et vie sociale est une transition évolutive majeure, apparue indépendamment dans de nombreux taxons. Les araignées offrent une gamme étendue d'organisations sociales, différant par la complexité et la durée des interactions entre congénères. Parmi les 48 000 espèces d'araignées, une trentaine a développé une vie sociale élaborée caractérisée par la construction d'une toile commune, l'existence de soins coopératifs aux juvéniles et la présence de chasses collectives. Cependant, les juvéniles de toutes les espèces d'araignées solitaires présentent une phase grégaire temporaire suite à leur émergence du cocon maternel. Cette phase grégaire, dont la durée est variable entre les espèces, aboutit à la dispersion des juvéniles et l'initiation d'interactions agonistiques. La caractérisation de cette transition est cruciale pour identifier les mécanismes ayant présidé au développement d'une vie sociale permanente chez les araignées.

Une première partie est consacrée à la caractérisation des mécanismes impliqués dans l'initiation de la dispersion chez les juvéniles de l'espèce solitaire Agelena labyrinthica. Nos résultats indiquent que l'agressivité est une conséquence, non la cause, de la dispersion. Dans une seconde partie, nous montrons l'influence du contexte social sur les comportements de prédation des juvéniles au cours de leur phase grégaire. Finalement, la troisième partie de cette thèse aborde les chasses collectives chez l'araignée sociale *Anelosimus eximius*. Nos résultats montrent que l'émergence d'une synchronisation dans les déplacements des araignées repose sur une modulation des comportements individuels dépendante de l'activité des congénères.

En combinant approches expérimentales et théoriques, cette thèse suggère que la communication joue un rôle déterminant dans le maintien de la cohésion sociale et l'expression de formes sophistiquées de coopération chez les araignées.

Mots clés :
Agression, Communication, Dispersion, Plasticité comportementale, Synchronisation, Tolérance sociale.

Discipline : Éthologie

Laboratoire : Centre de Recherches sur la Cognition Animale – UMR 5169 – Université Paul Sabatier (Toulouse III)