

REMARQUES SUR LES MODALITÉS ET LA REGULATION DE LA
COMMUNICATION CHEZ LES ARAIGNÉES

BERTRAND KRAFFT - THIERRY ROBERT

Laboratoire de Biologie du Comportement
Université de Nancy I - Faculté des Sciences
B.P. 239 - 54 506 - VANDOEUVRE-LES-NANCY Cedex-France

Mots-clés: communication multicanaux, comportement sexuel,
Araignées.

RESUME

Comme chez les Insectes sociaux, on retrouve chez les Araignées sociales et solitaires, les grands principes de la communication, tels que l'aspect multicanaux, la complémentarité des signaux, l'aspect probabiliste de la réponse du receveur et la dimension ontogénétique. Dans le cadre de leur comportement reproducteur les Araignées utilisent, simultanément ou successivement plusieurs signaux, empruntant des canaux sensoriels différents. De plus de nombreuses espèces utilisent la soie en tant que support de phéromones ou vecteur de signaux vibratoires.

La réactivité aux signaux des partenaires se développe parallèlement à la possibilité d'émission des signaux sexuels.

L'étude des systèmes de communication des espèces solitaires contribue à une meilleure connaissance de la communication des espèces sociales.

SUMMARY

Like in social Insects, the main principles of animal communication, such as multichannels communication, signal's synergy, the more or less efficiency of signal and the ontogenetic aspects can be studied in social and solitary Spiders. During sexual behavior, Spiders use simultaneously or in succession several signals through different sensorial channels. In addition, numerous species use the silk as a means of communication. Pheromones can be bound to the silk and the silk can transmit vibratory signals.

The ability to respond to sexual signals and the ability to emit such signals are developed in parallel manners.

The study of communication in solitary species can help us to understand communication in social species.

L'étude de la communication chez les Arthropodes et en particulier chez les Insectes Sociaux ne se satisfait plus d'une simple mise en évidence des signaux chimique, visuel, tactile ou vibratoire ayant chacun une fonction spécifique simple. Les échanges d'informations nécessaires à la coordination des activités de deux ou plusieurs individus impliquent le plus souvent des ensembles complexes de signaux empruntant parfois des canaux sensoriels différents et qui peuvent provoquer des réponses plus ou moins variables suivant le contexte de leur émission ou l'expérience passée des individus. Il est donc nécessaire de développer des études multicanaux et séquentielles des interactions, qui prennent également en compte la dimension ontogénétique et le contexte dans lequel s'établit la communication (MONTAGNER 1980, PASTEELS, 1980).

Cette même problématique de la communication peut être développée chez les Araignées sociales mais aussi chez les Araignées solitaires. En effet, la répartition de celles-ci dans le biotope (RIECHERT 1978) et leur comportement sexuel font intervenir des interactions complexes. L'originalité des Araignées est également en faveur d'une telle étude. Elles exploitent les fils de soie qu'elles sécrètent en tant que moyens de communi-

cation, soit en y associant des phéromones, soit comme vecteur de signaux vibratoires (KRAFFT et ROLAND 1979, KRAFFT et LEBORNE 1979). La soie peut transmettre aussi bien des informations liées à la capture de proies que des informations provenant de congénères, que celles-ci soient de nature sexuelle, sociale ou parentale. De nombreux travaux révèlent l'intérêt des Araignées en tant que modèle d'étude de la communication (WITT et ROVNER 1982).

Il existe, par exemple, une variabilité intraspécifique de l'émission et de l'intégration des signaux en fonction de différences morphologiques et physiologiques. Les comportements de cour des mâles de Lycosides varient quantitativement et qualitativement d'un individu à l'autre et pour un même individu. Un même signal peut provoquer des réponses différentes suivant le sexe de l'individu receveur. Le comportement de cour d'un mâle de *Lycosa rabida* entraîne une réponse sexuelle des femelles et une menace de la part des autres mâles. Inversement, deux signaux différents peuvent provoquer la même réponse. Le comportement de cour d'un mâle tout comme son comportement de menace évoquent tous deux la menace chez les autres mâles (ROVNER 1967). L'émission et l'intégration des signaux dépendent également de la situation. Lors de la compétition intraspécifique pour la possession d'une toile chez *Agelenopsis aperta*, le propriétaire est habituellement vainqueur si la différence de taille entre les deux individus n'excède pas 10 % (RIECHERT 1978a, 1978b). D'autre part, les interactions sont plus longues et plus complexes lorsque le propriétaire est vaincu. L'Araignée Salticide *Phidippus johnsoni* courtise la femelle à l'aide de signaux visuels ou vibratoires suivant qu'il la rencontre en milieu éclairé ou à l'obscurité dans sa retraite de soie (JACKSON 1977). L'expérience des individus a également une influence. Lorsque deux mâles de *Schizocosa crassipalpis* élevés isolément se rencontrent pour la première fois, il adoptent tous deux une posture de menace en maintenant les pattes antérieures dressées obliquement. Par la suite, les individus dominés dressent leurs pattes à la verticale tandis que les dominants menacent en tendant leurs pattes horizontalement, animées de vibrations (ASPEY 1974). Chez *Pardosa amentata*, la fréquence des comportements de cour

des mâles face aux femelles, diminue chez les perdants par rapport aux vainqueurs (DIJKSTRA 1969).

Les exemples de ce type sont nombreux (KRAFFT 1982, WITT et ROVNER 1982). Nous nous limiterons ici à quelques aspects de la complexité, de la spécificité, de l'ontogenèse et de la fonction des signaux intervenant dans la communication chez les Araignées.

Complexité et complémentarité des signaux.

Si l'on tient compte de l'ensemble des situations faisant intervenir un échange d'informations, on constate que les Araignées utilisent les canaux de communication visuels, sonores, vibratoires (signaux transmis par la soie ou le substrat), tactiles et chimiques (phéromones volatiles et phéromones de contact). Selon les espèces et leur mode de vie, l'un ou l'autre de ces canaux peut être privilégié. Très peu de travaux décrivent l'ensemble de la chaîne des événements conduisant à un échange d'informations, c'est-à-dire l'émission, la transmission, la réception et l'intégration du signal par le récepteur. Les travaux décrivant la manière dont les différents signaux s'intègrent sont encore plus rares. Or dans le cadre d'un comportement donné, les Araignées utilisent successivement ou simultanément plusieurs catégories de signaux, eux-mêmes plus ou moins complexes. Le message sexuel de la femelle de *Cyrtophora cicatrosa* correspond à une phéromone volatile et deux signaux vibratoires différents, auxquels s'ajoutent sans doute des stimulations tactiles et chimiques lors du contact (BLANKE 1975). Ces signaux sont généralement complémentaires. C'est la raison pour laquelle il est souvent impossible de déclencher un comportement de cour complet et prolongé chez un mâle en n'utilisant qu'une seule catégorie de stimulus.

Le comportement sexuel des Tégénaires fait intervenir au moins une phéromone sexuelle, associée au fil de cheminement et à la toile de la femelle, des signaux vibratoires complexes émis par le mâle (KRAFFT et LEBORGNE 1979) et chez *Tegenaria domestica*, une phéromone mâle et une réponse vibratoire de la femelle (LEBORGNE et al. 1980). Il apparaît dans ce cas un dialo-

que vibratoire. Ces signaux vibratoires correspondent à une succession d'éléments caractérisés par leur fréquence, leur amplitude, leur forme et leur organisation séquentielle en motifs (LEBORGNE 1981). Tout en conservant des caractéristiques spécifiques, ces motifs peuvent varier d'un individu à l'autre et en cours d'émission.

Il est connu depuis longtemps qu'un substrat parcouru par une femelle est susceptible d'évoquer un comportement de cour chez le mâle. Plus récemment on a découvert que certains mâles, en particulier chez les Lycosides et les Agélénides (ROLAND 1982), avaient la possibilité d'orienter leur déplacement par rapport à une piste femelle. Cette orientation était attribuée à la phéromone femelle associée au fil de cheminement. Le phénomène est toutefois plus complexe, au moins chez *Pardosa hortensis* (ROBERT et KRAFFT 1981). L'emploi de labyrinthe en T, technique parfois critiquée mais pourtant fort utile, a montré que les mâles naifs sont capables de suivre les pistes de femelles adultes mais pas celles de femelles subadultes. Un fil de cheminement étant présent dans les deux cas, la différence ne peut s'expliquer que par la présence d'une phéromone dans les pistes de femelles adultes. Un substrat parcouru par une femelle adulte, donc recouvert de soie et imprégné de phéromone, entraîne également l'apparition de comportements de cour chez les mâles, une augmentation de leur comportement d'exploration et des volte-face en cours de déplacement. Un substrat de femelle dont les filières sont obturées, ne permet plus l'orientation du mâle mais entraîne néanmoins des comportements d'exploration, des volte-face et l'apparition, à un degré moindre, de comportements de cour. Ces manifestations n'apparaissent pas sur un substrat de femelle subadulte. La femelle adulte est donc en mesure de déposer directement sur le substrat et indépendamment de la soie, un signal vraisemblablement chimique. Mais cette phéromone ne permet pas l'orientation du mâle. Ces résultats suggèrent plusieurs hypothèses. On peut par exemple supposer que l'orientation des mâles dépend de l'association d'un fil, fournissant des informations mécaniques directionnelles, et d'une phéromone sensibilisant les mâles à ces informa-

tions mécaniques. Un phénomène de ce type s'observe chez *Lycosa rabida* (TIETJEN et ROVNER 1982). Mais on peut également imaginer l'intervention de deux phéromones sexuelles femelles, l'une associée à la soie et l'autre déposée directement sur le substrat.

Fonctions et efficacité des signaux de communication.

L'une des difficultés dans l'étude de la communication animale réside dans le fait que les signaux ne provoquent pas obligatoirement une réponse immédiate et spectaculaire du receveur. Un stimulus peut simplement changer la réactivité de l'animal à un autre signal ou modifier son comportement de manière discrète. Les phéromones sexuelles peuvent jouer le rôle de "déclencheur secondaire" chez les Salticidés et les Lycosidés. Les mâles de *Lycosa rabida*, sensibilisés par un séjour sur un substrat parcouru par une femelle, suivent mieux les pistes de femelles que les mâles mis directement en leur contact. La phéromone sexuelle volatile des femelles de *Schizocosa saltatrix* ne fait que modifier le comportement locomoteur du mâle (TIETJEN 1979).

Les observations de ce type sont récentes car la plupart des auteurs ont jusqu'à présent concentré leur attention sur l'évocation du comportement de cour des mâles par des substrats de femelles, en négligeant les réponses comportementales plus discrètes et parfois fort importantes du point de vue adaptatif. Un autre point, négligé jusqu'à présent chez les Araignées par rapport aux Insectes sociaux, concerne l'efficacité de ces signaux et l'aspect probabiliste des réponses. Dans les tests utilisant le labyrinthe en T, tous les mâles ne s'orientent pas positivement par rapport à une piste de femelle, mais cette technique ne nous donne aucune information quant à l'efficacité de ce système de communication dans les conditions naturelles. L'emploi d'un open-field muni d'une porte d'entrée et de plusieurs portes de sortie, permet d'aborder cet aspect du problème. Les mâles de *Tegenaria domestica* sont testés par rapport à des pistes tracées librement par des femelles et mesurant en moyenne un mètre de longueur. L'enregistrement des déplacements des mâles par système vidéo permet de constater

que 70 % d'entre-eux suivent les pistes sur au moins 25 cm ; 65 % sur 50 cm et 50 % sur 1 m (ANTOINE 1981). Nous retrouvons ici un phénomène bien connu chez les Fourmis dans le cadre de leur comportement de récolte (PASTEELS 1980). Il reste à déterminer sa fonction éventuelle. Certaines pistes de femelle sont particulièrement complexes et décrivent des boucles fermées qui pourtant ne déroutent pas les mâles. On peut donc envisager l'existence d'un mécanisme limitant les risques de retour en arrière.

Spécificité des signaux.

Jouant incontestablement un rôle majeur dans la barrière interspécifique, il n'est pas étonnant de constater que les signaux sexuels des Araignées sont spécifiques. C'est le cas en particulier pour l'organisation des signaux vibratoires des mâles (LEBORGNE et al. 1980, KRAFFT et LEBORGNE 1979). Les différences sont particulièrement marquées entre plusieurs espèces voisines de Tégénaires et entre plusieurs espèces voisines d'*Amaurobius*. Mais on ne sait pas pour l'instant si ces différences sont perçues par les femelles.

Les phéromones sexuelles des femelles d'Araignées n'évoquent généralement pas de comportement de cour chez les mâles d'autres espèces. Mais ceux-ci peuvent orienter leur déplacement par rapport à des pistes de femelles hétérospécifiques. En l'absence d'autres éléments de références, les mâles de *Tegenaria domestica* et *Tegenaria pagana* suivent les pistes de femelles d'espèces sympatriques (LEBORGNE et al. 1980). Les phéromones de ces différentes espèces sont cependant spécifiques car si on propose un choix simultané aux mâles entre une piste hétérospécifique et homospécifique, ceux-ci s'orientent vers la piste femelle de leur espèce.

Cette spécificité relative de la réponse des mâles d'espèces sympatriques mérite d'être étudiée en détails, mais a peu de chances d'aboutir à des croisements interspécifiques en raison de la multiplicité des signaux (chimique, vibratoire, tactile) intervenant dans la sélection du partenaire.

Aspect ontogénétique.

Les phéromones sexuelles sont habituellement émises par les femelles adultes. C'est le cas des Lycosides. Il en serait de même pour les Araignées du genre *Araneus*. Dans certaines espèces où le mâle et la femelle cohabitent quelque temps avant l'accouplement, la phéromone sexuelle peut être émise par la femelle subadulte. On considère habituellement que la réactivité du mâle aux signaux femelle n'apparaît qu'au stade adulte. Les mâles subadultes de *Lycosa rabida* ne manifestent aucun comportement de cour face aux femelles adultes (ROVNER 1968). Il en est de même pour les mâles de *Pardosa hortensis* placés sur un substrat de femelle adulte (ROBERT et KRAFFT 1981). Mais cela ne signifie pas que ceux-ci ne sont pas réactifs à la phéromone femelle. En effet, placés sur un substrat de femelle adulte les mâles subadultes manifestent une augmentation significative de leur comportement d'exploration par rapport à un substrat neutre ou de femelle subadulte dépourvus de phéromone sexuelle. La réactivité des mâles aux signaux femelle commence donc à se développer dès le stade subadulte, même si ceux-ci ne manifestent pas encore de comportement de cour.

La plupart des expériences décrites ci-dessus ont été effectuées sur des animaux élevés isolément, c'est-à-dire dans un environnement appauvri en signaux de toute sorte, ce qui peut soit augmenter leur réactivité, soit au contraire ralentir la maturation des systèmes d'intégration. Il est donc nécessaire d'élaborer à présent des expériences dans ce domaine.

Les résultats exposés ci-dessus n'ont pas été obtenus sur des Arthropodes sociaux. Ils correspondent en fait à une étude des mécanismes de communication des Araignées solitaires qui sans aucun doute nous permettront de mieux comprendre la communication chez les Araignées sociales (KRAFFT 1980), tout comme les recherches sur le comportement maternel d'espèces solitaires permettent de mieux comprendre l'évolution du phénomène social (HOREL et al. 1982) peut-être les travaux futurs apporteront-ils des éclaircissements utiles aux recherches sur

les Insectes sociaux. On trouve en effet chez les Araignées et les Insectes des modèles identiques permettant l'étude de la complexité et de la complémentarité des signaux, de la spécificité, du rôle de l'expérience individuelle, de la dimension ontogénétique et de l'aspect probabiliste de la communication. Certains modèles sont même particulièrement intéressants pour des raisons pratiques, comme la phéromone associée à la soie et surtout les signaux vibratoires complexes dont l'enregistrement et la restitution sont aisés.

BIBLIOGRAPHIE

- ANTOINE M., 1981 - Contribution à l'étude de la communication chimique chez *Tegenaria domestica*. DEA Neuro-Sciences Nancy.
- ASPEY W.P. 1974. - Agonistic behavior and dominance-subordination relationships in the wolf Spider *Schizocosa crassipes*.
Proc. 6 th Int. Arach. Congr., 102-106
- BLANKE R., 1975. - Untersuchungen zum sexualverhalten von *Cyrtophora cicatrosa* (Stoliczka) (Araneae, Araneidae). *Z. Tierpsychol.* 37, 62-74
- DIJKSTRA H., 1969. - Comparative research of the courtship behaviour in the genus *Pardosa*. III - Agonistic behaviour in *Pardosa amentata*. *Bull. Mus. Nat. d'Hist. Nat.*, 41, 91-97
- HOREL A., LEBORGNE R. et ROLAND C., 1982. - Effet du groupement et de la présence de la mère sur le développement des jeunes de l'Araignée *Coelotes terrestris* (Agelenidae).
Congrès UIEIS - Section Française - Barcelone - sous presse
- JACKSON R., 1977. - Courtship versatility in the jumping spider *Phidippus johnsoni*. *Animal Behaviour*, 25, 953-957.
- KRAFFT B., LEBORGNE R., 1979. - Perception sensorielle et importance des phénomènes vibratoires chez les Araignées.
Journal de Psychologie, n° 3, 299-334

- KRAFFT B., ROLAND C. , 1979. - Quelques remarques au sujet de la communication chimique chez les Araignées.
C.R. 5^{ème} Coll. Arachn. Expres. Fr. Barcelone IX, 129-135.
- KRAFFT B., 1980. - Eco-ethology and evolution of social spiders. Symp. intern. Ins. Soc. Trop. Mexico UIEIS ; in *Social Insects in the tropics* ; Ed. P. JAISSON (sous presse).
- KRAFFT B., 1982. - The importance and complexity of communication among spiders. in *Spider communication mechanisms and ecological significance*. Ed. P.N. Witt and J.S. Rovner, Princeton University Press.
- LEBORGNE R., ROLAND C., HOREL A., 1980. - Quelques aspects de la communication chimique et vibratoire chez certaines Agelenidae. Proc. 8th Int. Arach. Congr. VIENNE, 215-220.
- LEBORGNE R., 1981. - Soie et communication chez les Araignées : le rapprochement des sexes. *Atti. Soc. tosc. Sci. nat.* 132 - 142.
- MONTAGNER H., 1980. - Point de vue à propos des recherches actuelles sur les systèmes de communication des Hyménoptères sociaux. *Bio. Eco. Med.*, t. VII, n° 3, 143-148.
- PASTEELS J.M., 1980. - Données récentes et perspectives dans l'étude des communications chimiques chez les Insectes sociaux. *Bio. Eco. Med.*, t. VII, n° 3, 137-142.
- RIECHERT S.E., 1978. a- Energy-based territoriality in populations of the desert spider *Agelenopsis aperta*. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, n° 42, 211 - 222.

- RIECHERT S.E., 1978.b- Games spiders play : behavioural variability in territorial disputes. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 3, 135 - 162.
- ROBERT Th., KRAFFT B., 1981. - Contribution à l'étude des mécanismes de la communication tacto-chimique intervenant dans le rapprochement des sexes chez *Pardosa hortensis*. Thorell (Araneae, Lycosidae). *Atti. Soc. Tosc. Sci. nat.*, . 143 - 153.
- ROLAND C., 1982. - Chemical signals bound to the silk in spider communication. *J. Arachn.* (sous presse).
- ROVNER J.C., 1967. - Acoustic communication in a Lycosid spider (*Lycosa rabida*) Walckenaer. *Anim. Behav.*, 15, 273-281.
- ROVNER J.S., 1968. - An analysis of display in the Lycosid spider *Lycosa rabida* Walckenaer. *Anim. Behav.*, 16, 358-369.
- TIETJEN W.J., 1979. - Test for olfactory communication in four species of wolf spiders (Araneae, Lycosidae). *J. Arachnology*, 6, 197 - 206.
- TIETJEN W.J., ROVNER J.C., 1982. - Chemical communication in Lycosids and other spiders. In *Spider communication : Mechanisms and Ecological significance*. Ed. WITT P.N. and ROVNER J.S. ; Princeton University Press, 249 - 279.
- WITT P.N., ROVNER J.C., 1982. - *Spider communication : mechanisms and ecological significance*. Ed. WITT P.N. and ROVNER J.S. ; Princeton University Press.