

Spécificité d'organisation des comportements de cour des mâles de trois espèces d'*Amaurobius* (Araneae, Dictynidae)

par Raymond LEBORGNE*

Résumé

Les comportements de cour des mâles de trois espèces d'*Amaurobius* (*A. ferox*, *A. fenestralis*, *A. similis*) sont comparés à partir d'oscillogrammes obtenus par enregistrement des phénomènes vibratoires résultant au niveau de la toile. Si certains actes des comportements de cour sont communs aux trois espèces (vibrations d'abdomen, tambourinage de la toile avec les pédipalpes), d'autres sont particuliers à chacune (coups de pédipalpes sur la toile chez *A. ferox*, secousse de l'ensemble du corps chez *A. similis*). Ces actes s'organisent en motifs spécifiques émis de façon répétitive. La discussion aborde l'originalité de ce moyen de communication, les aspects fonctionnels et l'intérêt en systématique de ces motifs.

Summary

Courtships of the male in three *Amaurobius* species (*A. ferox*, *A. fenestralis*, *A. similis*) are compared thanks to oscillogramms of vibratory phenomena recorded on the web. Some acts are the same for the three species (abdomen twitching, drumming on the web with pedipalps) but some other are peculiar to each one (knocking the web with the pedipalps to *A. ferox*, shaking to *A. similis*). These acts are organized in specific "motifs" that are repeatedly emitted. The originality of this means of communication, the functional aspect and the taxonomic value of these motifs are discussed.

* Adresse de l'auteur: Laboratoire de Biologie du comportement, Université de Nancy I, B.P. n°239, 54506 Vandœuvre-les-Nancy.

Introduction

La transmission d'informations vibratoires par un substrat est un moyen de communication qui joue un rôle non négligeable dans certains groupes animaux, entre autre chez les Arachnides (WEYGOLDT, 1977) et en particulier chez les araignées fileuses, où l'importance des phénomènes vibratoires dans l'ensemble de leur comportement ne fait aucun doute (KRAFFT et LEBORGNE, 1979; BARTH, 1982; KRAFFT, 1982).

Ces araignées, qui utilisent la soie comme moyen de communication (WITT, 1975; LEBORGNE, 1981), construisent des structures soyeuses (toiles) sur et par lesquelles se réalise l'ensemble des échanges avec le milieu (BURGESS et WITT, 1976).

L'utilisation de ces toiles en tant que support de transmission d'informations vibratoires est manifeste dans les comportements de cour, pour lesquels il ne manque pas de descriptions faisant état de secousses, tiraillements, tambourinages... de la part de l'un ou des deux partenaires. Pourtant, peu d'auteurs ont tenté l'analyse de ces phénomènes vibratoires au niveau de la toile (TRETZEL, 1963; KRAFFT, 1978; LEBORGNE et al., 1980), et il manque essentiellement d'études en terme de signaux structurés, comme sont décrits certains signaux électriques, lumineux et surtout sonores (LEROY, 1979; nombreux auteurs dans SEBOK, 1977). Ce type d'approche est pourtant essentiel, dans la mesure où «un caractère important du message signifiant est son organisation, cette organisation même le rend improbable au sens mathématique mais lui donne une valeur d'information élevée» (RICHARD 1969).

C'est dans cette optique que nous abordons l'étude de la communication vibratoire chez les araignées fileuses.

Matériel et méthode

Trois espèces d'*Amaurobius* (Araneae, Dictynidae) sont étudiées: *Amaurobius ferox* (Walckennaer), *A. fenestralis* (Stroem) et *A. similis* (Blackwall).

Ces araignées cribellates, qui peuvent être sympatriques, vivent sous les pierres, dans les anfractuosités des murs, où elles construisent une retraite qui se prolonge à l'extérieur par un tapis soyeux. Les animaux récoltés sont conservés à une température de 20-22°C, dans des boîtes en plastique pourvues d'une aération et d'un coton régulièrement imbibé d'eau. Ils sont nourris à satiété avec des larves de grillon de taille inférieure ou égale à la leur.

Les tests consistent en des confrontations mâle-femelle, le mâle étant déposé délicatement sur la toile de la femelle. Pendant ces rencontres, nous enregistrons, grâce à une technique précédemment décrite (LEBORGNE et KRAFFT, 1979), d'une part les commentaires correspondant aux comportements exprimés, d'autre part, les phénomènes vibratoires engendrés au niveau de la toile par ces comportements. Les enregistrements permettent la visualisation et l'analyse des vibrations, en tant que phénomène physique, mais révèlent aussi l'organisation temporelle des comportements exprimés, ce à quoi nous nous intéresserons plus particulièrement dans cet article. Pour ce faire, nous ne prendrons en considération, ici, que les comportements exprimés par le mâle, en dehors des manifestations agonistiques et copulatoires.

Les comportements décrits ont été observés au cours de 8 rencontres pour *A. ferox* (8 mâles différents), 8 rencontres pour *A. fenestralis* (3 mâles différents) et 5 rencontres pour *A. similis* (4 mâles différents).

Résultats

Dans la situation expérimentale, les mâles exécutent, sur place, à distance par rapport à la femelle, des comportements particuliers correspondant à des enchaînements d'actes organisés de manière caractéristique et spécifique.

a. Les actes exprimés

Parmi l'ensemble des actes exprimés, certains sont de même type pour les trois espèces alors que d'autres sont particuliers à chacune.

Actes communs aux trois espèces :

— Vibration de l'abdomen (A) : l'abdomen, animé d'un mouvement tremblé de faible amplitude, est élevé et abaissé.

— Tambourinage de la toile avec les pédipalpes (T) : les pédipalpes sont alternativement élevés et abaissés.

Actes particuliers à chaque espèce :

— Coups de pédipalpes sur la toile (P) : ils correspondent chez *A. ferox* à un mouvement unique, vertical, des deux pédipalpes simultanément. A l'origine de ce mouvement, les pédipalpes sont au contact de la toile. Cet acte peut s'accompagner d'un léger mouvement tremblé de l'abdomen et parfois aussi des pattes, ceci semblant résulter d'une contraction qui affecterait l'ensemble du corps.

— Secousse de l'ensemble du corps (S) : durant cet acte qui apparaît chez *A. similis*, l'ensemble du corps est animé de mouvements saccadés relativement amples, l'araignée trépide.

b. Organisation temporelle des actes

L'organisation temporelle des actes peut être appréciée sur les oscillogrammes obtenus par enregistrement des phénomènes vibratoires au niveau de la toile. Ces derniers reflètent à la fois l'enchaînement des actes exprimés par les mâles et l'organisation des signaux vibratoires qui en résultent et qui seront transmis à la femelle.

A partir de ces oscillogrammes, nous constatons, pour les trois espèces étudiées, que les actes exprimés s'organisent en successions caractéristiques, émises de façon répétitive (fig. 1), parfois pendant plusieurs heures. Comme pour *Tegenaria pagana* et *T. domestica* (LEBORGNE et al., 1980), nous utilisons la notion de motif pour désigner ces successions.

Qualitativement, tous les mâles d'une même espèce présentent les mêmes motifs mais ceux-ci sont différents de ceux des deux autres espèces, ce qui confère un caractère spécifique à ces motifs.

Chez *Amaurobius ferox*, les motifs sont constitués de successions de coups de pédipalpes précédées et suivies de l'association tambourinage-vibration de l'abdomen (fig. 1, 2a).

Chez *Amaurobius fenestralis*, les motifs ne sont composés que de deux types d'actes : les tambourinages précèdent et suivent des successions de vibrations d'abdomen (fig. 2b).

Chez *Amaurobius similis*, comme chez *A. ferox*, trois types d'actes entrent dans la composition des motifs. Des successions de vibrations d'abdomen sont précédées et suivies de l'association tambourinage-secousse (fig. 2c).

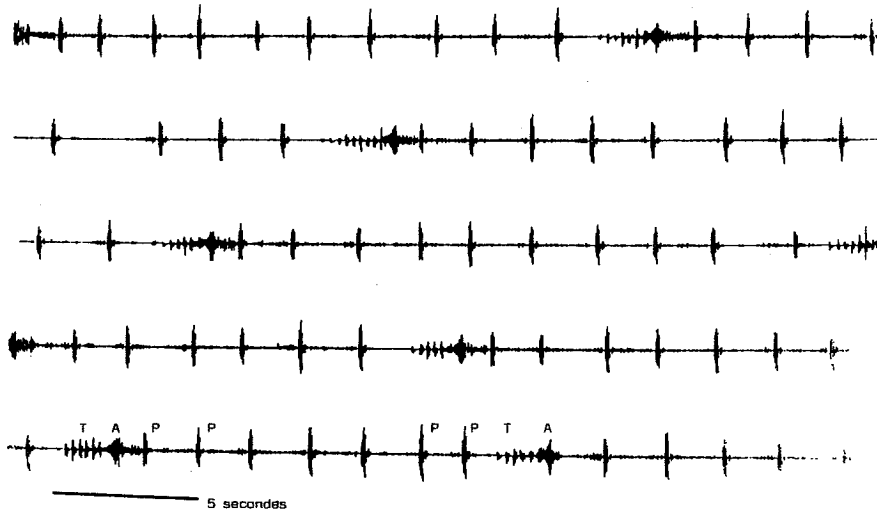


Figure 1. Oscillogramme des vibrations engendrées, au niveau de la toile, par 2 minutes 30 secondes de comportement de cour d'un mâle d'*Amaurobius ferox*. — A: Vibration d'abdomen. — P: Coups de pédipalpes. — T: Tambourinage avec les pédipalpes.

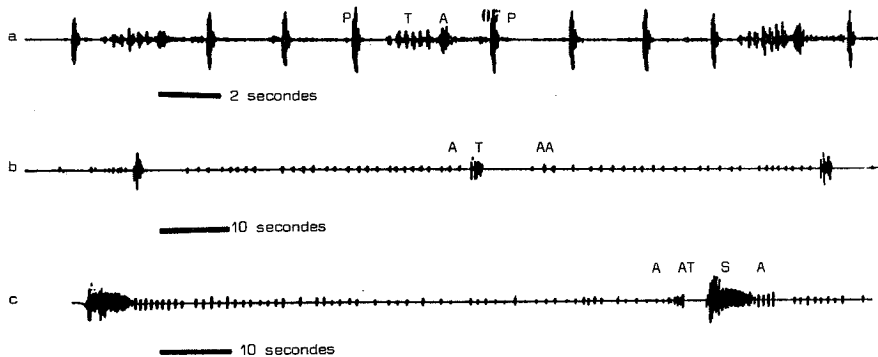


Figure 2. Oscillogrammes des motifs des 3 espèces d'*Amaurobius*. — a: *Amaurobius ferox*. — b: *Amaurobius fenestralis*. — c: *Amaurobius similis*. — A: Vibration d'abdomen. — P: Coups de pédipalpes. — S: Secousse d'ensemble du corps. — T: Tambourinage avec les pédipalpes.

Discussion

Les actes exprimés par les mâles d'*Amaurobius* déposés sur des toiles de femelles engendrent des signaux vibratoires qui, transmis par la toile, atteindront la femelle. Ces actes ou ces phénomènes vibratoires sont organisés en enchaînements caractéristiques ou motifs, répétés semblables à eux-mêmes. L'organisation de ces motifs et leur comparaison pour les trois espèces étudiées permet d'évoquer trois thèmes de réflexion.

a. Ces motifs présentent une spécificité d'organisation qui résulte de l'utilisation, pour les différentes espèces, d'actes du même type (qui n'engendrent pas forcément les mêmes phénomènes vibratoires), agencés différemment ou auxquels s'ajoutent d'autres actes.

Ainsi, les vibrations d'abdomen qui sont émises sous forme de successions chez *Amaurobius fenestralis* et *A. similis*, apparaissent moins fréquemment et associées à un autre acte (tambourinage) chez *A. ferox*.

Les motifs d'*A. fenestralis* et *A. similis* présentent tous deux des successions de vibrations d'abdomen et des tambourinages mais chez *A. similis*, en plus, une secousse de l'ensemble du corps est associée au tambourinage.

De cette façon, en utilisant le fait que la soie transforme un comportement en phénomène vibratoire qu'elle transmet, des répertoires spécifiques sont obtenus sans nécessité de développement d'organe d'émission spécialisé.

De plus, ceci fournit aux araignées fileuses un système de communication riche, basé sur le «principe de la succession de notes non semblables» (LEROY, 1977), qui permet une grande variété de signaux et favorise la spécificité.

b. Bien que la spécificité des motifs soit clairement définie par les actes utilisés et leur organisation temporelle, on remarquera la présence de points communs aux trois espèces.

Tout d'abord, ils constituent des signaux de structure nette, «stéréotypée», émis de façon répétitive, soutenue. Ils possèdent ainsi les caractéristiques des signaux de prise de contact entre partenaires et des signaux destinés à amener le partenaire à la coopération, permettant le repérage du partenaire et la synchronisation des états physiologiques (LEROY, 1977).

Ensuite, ces motifs, en tant que phénomènes vibratoires, présentent une certaine unité de structure dans la mesure où, pour les trois espèces, se retrouvent des vibrations complexes, soutenues, relativement amples (tambourinage chez *A. fenestralis*, association tambourinage-secousse chez *A. similis*, association tambourinage-vibration d'abdomen chez *A. ferox*) séparées par des vibrations brèves, simples (vibrations d'abdomen chez *A. fenestralis* et *A. similis*, coups de pédipalpes chez *A. ferox*).

Nous pouvons formuler des hypothèses quant au rôle de ces deux types de composantes des motifs. La première concerne la répétition de phénomènes brefs. Cette stimulation répétée pourrait être à l'origine d'un phénomène d'habituation chez la femelle, phénomène susceptible d'atténuer ou d'éteindre le comportement prédateur. Cette hypothèse, déjà évoquée par ROBINSON et ROBINSON (1980) pour les Araignées tropicales, peut s'appuyer sur les expériences de SZLEP (1964) qui montrent qu'il est possible d'obtenir chez des araignées à toile géométrique une extinction du comportement prédateur par répétition d'un stimulus initialement efficace.

La seconde serait d'envisager pour les vibrations complexes, longues, un effet alertant sur les femelles qui permettrait au mâle de tester la réactivité de ces dernières et qui pourrait favoriser l'orientation des partenaires l'un vers l'autre.

Ainsi, ces motifs résulteraient de la mise en place d'un ensemble de signaux réalisant un compromis entre la nécessité d'éviter l'expression du comportement prédateur femelle, et la nécessité d'alerter celle-ci pour obtenir la coopération indispensable à l'accouplement.

c. Enfin, grâce à la spécificité des motifs décrits, il est possible d'identifier les mâles de ces trois espèces d'*Amaurobius* sur les bases des comportements qu'ils expriment. De plus, ces critères éthologiques permettent de séparer *A. ferox* des deux autres espèces. En effet, alors que chez *A. ferox* les vibrations brèves et répétées sont dues à des coups de pédipalpes, chez les deux autres espèces, elles résultent de vibrations d'abdomen. L'architecture des motifs pour ces dernières ne diffère que par la présence, chez *A. similis*, d'une secousse de l'ensemble du corps associée au tambourinage. Ceci suggère que *A. similis* et *A. fenestralis* sont, phylogénétiquement, plus proches l'un de l'autre que d'*A. ferox*. Cette hypothèse s'appuie aussi sur la systématique classique dans la mesure où si *A. ferox* se reconnaît aisément, pour les femelles d'*A. fenestralis* et *A. similis*, les épigynes parfois variables peuvent être occasionnellement semblables (LOCKET et MILLIDGE, 1975).

La notion de motif spécifique qui se dégage de cette étude peut donc servir à compléter les critères de la systématique classique et peut apporter sa contribution à l'étude des problèmes de phylogénèse.

Bibliographie

- BARTH, F.G., 1982. — Spiders and vibratory signals: sensory reception and behavioral significance, in: P.N. WITT & J.S. ROVNER (editors), Spider communication, pp. 67-122. Princeton University Press.
- BURGESS, J. & WITT, P.N., 1976. — Spider webs: Design and Engineering. — *Interdisciplinary Science Reviews*, 1 (4) : 322-335.
- KRAFFT, B., 1978. — The recording of vibratory signals performed by Spiders during courtship. — *Symp. Zool. Soc. London*, 2 : 59-67.
- KRAFFT, B., 1982. — The significance and complexity of communication in Spiders, in: P.N. WITT & J.S. ROVNER (editors), Spider communication, pp. 15-65. Princeton University Press.
- KRAFFT, B. & LEBORGNE, R., 1979. — Perception sensorielle et importance des phénomènes vibratoires chez les Araignées. — *J. Psychol.*, 3 : 299-334.
- LEBORGNE, R., 1981. — Soie et communication chez les Araignées (le rapprochement des sexes). — *Atti Soc. Tosc. Sci. nat., Mem.*, ser. B, 88, suppl. : 132-142.
- LEBORGNE, R. & KRAFFT, B., 1979. — Technique d'enregistrement et d'analyse des signaux vibratoires intervenant dans les comportements des araignées sédentaires. — *Revue Arachnologique*, 2 (4) : 173-182.
- LEBORGNE, R., ROLAND, Ch. & HOREL, A., 1980. — Quelques aspects de la communication chimique et vibratoire chez certaines Agelenidae. — *8th Int. Arachn. Congr., Wien*, pp. 215-220.

- LEROY, Y., 1977. — Evolution de la structure temporelle des émissions sonores animales. — *C.R. Acad. Sci. Paris*, **284** : 2265-2268.
- LEROY, Y., 1979. — L'univers sonore animal. *Gauthier-Villars Bordas, Paris*.
- LOCKET, G.H. & MILLIDGE, A.F., 1975. — British spiders. *Ray Society, London*.
- RICHARD, G., 1969. — Cybernétique et Biologie. — *Raison Présente*, **8** : 97-106.
- ROBINSON, M.H. & ROBINSON, B., 1980. — Comparative studies of the courtship and mating behavior of Tropical Araneid Spiders. — *Pacific Insects Monograph*, **36**, Allen Press, Kansas.
- SEBEOK, T.A. (editor), 1977. — How animals communicate. *Indiana University Press, Bloomington and London*.
- SZLEP, R., 1964. — Change in the response of spider to repeated web vibrations. — *Behaviour*, **23** (3-4) : 203-239.
- TRETZEL, E., 1963. — Die Sprache bei Spinnen. — *Umschau*, **13** : 403-407.
- WEYGOLDT, P., 1977. — Communication in crustaceans and arachnids, in: T.A. SEBEOK (editor), How animals communicate, pp. 303-333. *Indiana University Press, Bloomington and London*.
- WITT, P.N., 1975. — The web as a means of communication. — *Biosci. Commun.*, **1** : 7-23.