

Quelques remarques au sujet de la communication chimique chez les araignées

B. KRAFFT¹ — CH. ROLAND¹

Résumé

L'analyse bibliographique de plusieurs articles concernant le comportement sexuel, parental et social des Araignées permet de dégager une image de la communication chimique chez ces animaux. Le comportement sexuel fait intervenir, selon les espèces, trois phéromones émises par la femelle: une phéromone tégumentaire, une phéromone volatile et une phéromone liée à la soie. Ces phéromones ont pour fonction d'orienter les déplacements des mâles, de réduire le cannibalisme et de contribuer à la barrière interspécifique. Certains travaux suggèrent également l'émission de phéromones par les mâles. Chez les Araignées sociales, la fonction la plus importante de la communication chimique concerne la tolérance réciproque.

Resumen

El análisis bibliográfico de varios artículos referentes al comportamiento sexual, parental y social de las arañas, permite obtener una imagen de la comunicación química en estos animales.

El comportamiento social hace intervenir, según las especies, tres feromonas emitidas por la hembra: una tegumentaria, otra volátil y otra unida a la seda. La función de estas feromonas, es la de orientar los desplazamientos de los machos, reducir el canibalismo y contribuir a la barrera interespecífica.

Algunos trabajos sugieren igualmente la emisión de feromonas por los machos. En las arañas sociales, la función más importante de la comunicación química, es la que concierne a la tolerancia recíproca.

Summary

An analysis of a number of papers dealing with the sexual, parental and social behaviour of spiders has made it possible to draw a picture of the chemical communication in these animals.

In sexual behaviour, the females may emit, depending on the species, three pheromones: a tegumentary pheromone, a volatile pheromone and a silk bound pheromone. The functions of these pheromones are to direct the male's movements, to reduce cannibalism and to contribute to the interspecific barrier.

Some works suggest that the males can also emit pheromones.

In social spiders, the main function of chemical communication is related to reciprocal tolerance.

La nécessité de communication est évidente chez les animaux sociaux, mais elle l'est également chez les animaux solitaires, au moins pendant la période de reproduction. La communication implique l'émission d'un message, sa

(1) Laboratoire de Biologie du Comportement. Université de Nancy. Case Officielle 140. 54037 Nancy Cedex.

transmission et sa réception. Les signaux vecteurs de l'information peuvent être chimiques, visuels, sonores, vibratoires ou tactiles. Lorsque le message est de nature chimique, il correspond à une phéromone. La communication chimique représente un système primitif répandu chez la plupart des espèces animales. C'est en recherchant les stimulus susceptibles de déclencher le comportement de cour des mâles que les phéromones sexuelles femelles ont été mises en évidence chez les Araignés. Des signaux chimiques interviennent également dans les relations parentales et sociales. Les phéromones peuvent être volatiles, répandues à la surface des téguments, mais aussi contenues dans la soie.

I. PHÉROMONES TÉGUMENTAIRES

Le déclenchement du comportement de cour du mâle nécessite au préalable un contact direct avec la femelle chez certaines Théraphosides, Clubionides, Thomisides (PLATNICK, 1971). Ce contact direct joue également un rôle important chez de nombreuses espèces dont les femelles incorporent pourtant une phéromone dans la soie (Lycosides et Pisaurides). Par exemple, si le fait de placer un mâle sur un substrat sur lequel a séjourné une femelle est souvent suffisant pour faire apparaître des manifestations sexuelles, la proportion de mâles réagissant à ce type de substrat est plus élevée lorsque la femelle est présente (KASTON, 1936). On observe également des modifications qualitatives du comportement de cour. Ainsi, un substrat de femelle déclenche certaines séquences du comportement de cour chez différentes espèces de *Pardosa*, mais ce comportement n'est complet que lorsque la femelle est présente (HOLLANDER et al. 1973). Le contact direct peut aussi déclencher un comportement de cour même en l'absence de substrat femelle. Les mâles de *Pardosa lapidicina* manifestent un comportement de cour après un bref contact avec une femelle dont les filières ont été obturées (DONDALE et HEDGEKAR, 1973). Plusieurs Lycosides et *Dolomedes scriptus* (Pisaurides) réagissent positivement à une patte autotomisée de femelle; une patte lavée à l'alcool et à l'éther ne provoque plus aucune réaction (KASTON, 1936). Ces diverses observations montrent que le facteur en cause est de nature chimique, c'est-à-dire qu'il correspond à une phéromone répandue à la surface des téguments de la femelle et perçue par chémoréception de contact. Cette phéromone peut déclencher le comportement de cour du mâle ou jouer le rôle de déclencheur secondaire en présence d'autres stimulus.

Certaines expériences suggèrent que la phéromone tégumentaire peut imprégner le substrat sur lequel a séjourné une femelle. Ainsi le comportement de cour des mâles de *Tarentula barbipes* et *Trochosa ruricola* peut être déclenché en plaçant ceux-ci sur un substrat ayant été parcouru par une femelle dont les filières ont été obturées (BRISTOWE et LOCKET, 1926). Dans les mêmes conditions, les mâles de *Pardosa amentata* manifestent un comportement d'exploration caractéristique (RICHTER et al. 1971). Ce n'est toutefois pas le cas chez *Lycosa rabida* (TIETJEN, 1979 b).

Les mécanismes régulant les comportements de soins au cocon et aux

oeufs chez les Araignées sont complexes (KRAFFT et HOREL, 1979). Les interactions chimiques sont encore mal connues, tout au plus BUCKLE (1971) a-t-il montré, chez une Clubionide, que le maintien du comportement maternel dépend d'un stimulus chimique: en effet, si on lave les oeufs à l'alcool, la femelle refuse de s'en occuper par la suite. Les signaux vibratoires semblent jouer le rôle essentiel dans les relations mère-jeunes (HIGASHI et ROVNER 1975, NORGAARD 1956, HIRSCHBERG 1969, TRETZEL 1961, aucun signal chimique n'a encore été mis en évidence. Pourtant les mécanismes de tolérance entre la mère et les jeunes, ou entre les jeunes, pourraient faire intervenir un stimulus chimique, comme c'est le cas chez les Araignées sociales (KRAFFT 1979).

Les Araignées sociales manifestent une interattraction, une tolérance réciproque et une coopération (KRAFFT 1971 et 1979, SHEAR 1970, KULLMANN 1972). La tolérance chez *Agelena consociata* dépend de plusieurs stimulus, entre autres d'un stimulus chimique. Les expériences montrent que la tolérance dépend partiellement d'une phéromone répandue à la surface des téguments des Araignées. Cette phéromone ne serait pas produite par une glande spécialisée mais secrétée par les cellules de l'hypoderme (KRAFFT 1975).

II. PHÉROMONES VOLATILES

Divers auteurs ont suggéré l'existence de phéromones volatiles émises par les femelles et attirant les mâles (BRISTOWE et LOCKET 1926, MILLOT 1946). L'odeur de la femelle est un déclencheur secondaire du comportement de cour chez certaines Salticides (CRANE 1949). Les femelles adultes de *Cyrtophora cicatrosa* émettent une substance volatile attirant les mâles à plus d'un mètre de distance et susceptible, à forte concentration, de déclencher le comportement de cour (BLANKE 1972, 1974 et 1975). Une telle phéromone facilite également le rapprochement des sexes chez *Schizocosa saltatrix* et *S. ocreata* en modifiant les comportements locomoteur ou d'exploration des mâles (TIETJEN 1979 a).

III. PHÉROMONES LIÉES À LA SOIE

L'existence d'un facteur susceptible de déclencher le comportement de cour des mâles d'espèces vagabondes a été démontrée en plaçant ceux-ci sur des substrats sur lesquels avaient séjourné des femelles. Les mâles de Pisaurides (BRISTOWE 1958), de Salticides (CRANE 1949, LEGENDRE et LLINEARES 1970) et ceux de nombreuses Lycosides (DIETLEIN 1967, DIJKSTRA 1976, RICHTER et al. 1971, HEGDEKAR et DONGALE 1969, TIETJEN 1977) répondent positivement à un substrat de femelle intacte. Par contre un substrat de femelle aux filières obturées ne provoque pas cette réponse. Le facteur responsable est donc lié à la soie.

Des observations comparables ont été faites chez les espèces fileuses. La toile tissée par la femelle renferme un facteur susceptible de déclencher le comportement de cour du mâle, même en l'absence de celle-ci (BERLAND 1912, BLANKE 1973, LOCKET 1926, JACKSON 1978, KRAFFT 1978, ROSS et SMITH 1979). La

nature sexuelle de ce facteur ne fait aucun doute car la soie de congénère de même sexe ne provoque jamais de comportement de cour chez les mâles (DIJKSTRA 1976, JACKSON 1978). De nombreux faits sont en faveur de sa nature chimique. Il ne semble pas y avoir de différence fondamentale de structure entre la soie tissée par les mâles et les femelles et, de plus l'efficacité d'une toile de femelle de *Theridionides* peut être supprimée par lavage à l'eau et à l'éther (GWINNER-HANKE 1970).

La soie intervient également dans les mécanismes de l'interattraction des Araignées sociales, d'une part en transmettant les vibrations qui révèlent la position des congénères et d'autre part en exerçant un effet attractif. Une femelle de *Stegodyphus sarasinorum* est capable de suivre la piste d'une congénère de même sexe en utilisant son fil de cheminement. Dans la mesure où *Stegodyphus sarasinorum* fait une distinction entre les fils d'Araignées Cribellates d'espèces différentes, il est vraisemblable que cette orientation dépend d'un facteur chimique (KRAFFT et ROLAND 1979).

IV. PHÉROMONES ÉMISES PAR LE MÂLE

Jusqu'à ces dernières années, on n'a considéré que les signaux visuels et vibratoires émis par le mâle. Cependant divers faits suggèrent que le mâle peut également être à l'origine de signaux chimiques agissant soit sur la femelle soit sur d'autres mâles. Chez *Latrodectus hesperus*, la toile de mâle est susceptible de déclencher des manifestations sexuelles chez la femelle alors que la toile de femelle ne provoque qu'un comportement d'exploration. La toile de mâle renferme donc un stimulus sexuel, probablement une phéromone (ROSS et SMITH 1979).

Les mâles peuvent également être à l'origine d'un composé volatil agissant sur leurs congénères de même sexe. L'odeur de mâle réduit le comportement explorateur des congénères de même sexe chez *Lycosa rabida* (TIETJEN 1979 a).

Il est possible que des mâles d'autres espèces émettent également des phéromones sexuelles. Les glandes gnathocoxales des Argiopides (LEGENDRE et LÓPEZ 1974 a), les glandes épigastriques des Dysdérides et des Clubionides (LÓPEZ 1972 et 1974) et les glandes clypéales des Argyrodes (LEGENDRE et LÓPEZ 1974 b et 1975, MEIJER 1976) correspondent à des caractères sexuels secondaires et pourraient être liées à la sécrétion de phéromones.

V. DISCUSSION ET CONCLUSION

Quoique moins développée que chez les insectes, la communication chimique intervient dans les relations sexuelles et sociales chez les Araignées.

L'une des fonctions des phéromones sexuelles femelles est d'orienter les déplacements du mâle. Peu de travaux mentionnent cette orientation. DIJKSTRA (1976) fut le premier à montrer chez *Pardosa amentata* que les mâles sont capables de s'orienter préférentiellement vers un substrat femelle par rapport à un substrat mâle. Une technique voisine a permis de démontrer que les mâles de *Coelotes terrestris* suivent une piste de femelle à travers un laby-

rinthe. Cette orientation est liée au fil de cheminement (KRAFT, ROLAND 1979). TIETJEN (1977) a fait la même observation sur *Lycosa rabida*. Une fonction identique est assurée par la phéromone volatile de *Cyrtophora cicatrosa* (BLANKE 1975).

La deuxième fonction de la phéromone sexuelle femelle est de permettre au mâle de s'approcher de celle-ci en manifestant un comportement de cour le distinguant nettement d'une éventuelle proie. Dans la mesure où les phéromones déclenchent le comportement de cour avant le contact entre les partenaires, elles contribuent à réduire le cannibalisme aussi bien chez les espèces vagabondes que chez les espèces fileuses (KRAFFT 1975).

La troisième fonction de ces phéromones est de contribuer à la barrière interspécifique (HOLLANDER 1971, HOLLANDER et LOF 1972).

Les phéromones sexuelles mâles, moins bien connues, pourraient avoir pour effet de modifier l'état réactionnel de la femelle contribuant ainsi à la synchronisation des activités des partenaires.

Peu développée chez les Araignées sociales, la communication chimique intervient néanmoins dans les mécanismes de tolérance réciproque et probablement dans ceux responsables de la cohésion du groupe.

Ces différents exemples permettent d'imaginer un processus évolutif de la communication chimique au moins dans le cadre du comportement reproducteur. Les espèces les plus primitives posséderaient une phéromone sexuelle tégumentaire perçue par le mâle lors d'un contact direct avec la femelle. Secondairement, l'émission d'une phéromone volatile ou l'incorporation d'une phéromone dans la soie des femelles a augmenté l'étendue de la cible que représente la femelle pour le mâle. Ce moyen de communication chimique a été complété par l'utilisation de signaux visuels ou vibratoires selon le mode de vie des différences espèces.

Bibliographie

- BERLAND L., 1912. Observations sur l'accouplement des Araignées. *Arch. Zool. exp. et gen.*, 5, IX, Notes et Revues, XLVII-LIIL.
- BLANKE, R., 1972. Untersuchungen zur Ökophysiologie und Ökethologie von *Cyrtophora citricola* Forskal (Araneae, Araneidae) in Andalusien. *Forma et functio*, 5: 126-206.
- 1973. Neue Ergebnisse zum Sexualverhalten von *Araneus cucurbitinus* Cl. (Araneae, Araneidae), *Forma et Functio*, 6: 279-290.
- 1974. Das Sexualverhalten der Gattung *Cyrtophora* als Hilfsmittel für Phylogenetische Aussagen. *Proc. 6 th Int. Arachn. Congr.*: 116-119.
- 1975. Untersuchungen zum Sexualverhalten von *Cyrtophora cicatrosa* (Stoliczka) (Araneae, Araneidae). *Z. Tierpsychol.*, 37: 62-74.
- BRISTOWE W. S. et LOCKET G. H., 1926. The Courtship of British Lycosid Spiders and its probable significance. *Proc. Zool. Soc. Lond.* n° XXII: 317-347.
- 1958. *The World of Spiders*. Collins, St. Jame's Place, London, 304.
- BUCKLE, D. J., 1971. Social behavior in Spiders with special reference to maternal behavior in *Clubiona Kulezinskii* (Lessert). *Proceedings Nineteenth Ann. Meeting Entomol Society Saskatchewan*, 1.

- CRANE, J., 1949. Comparative Biology of Salticid Spiders at Rancho Grande, Venezuela. IV An Analysis of Display. *Zoologica*, 34 (17): 159-215.
- DIETLEIN, W., 1967. Ein Beitrag zur Sexualbiologie und Brutfürsorge bei Lycosiden, mit besonderer Berücksichtigung von *Pirata piraticus* (Clerck). *These Nürnberg*.
- DIJKSTRA, H., 1976. Searching behaviour and tactochemical orientation in males of the Wolfspider *Pardosa amentata* (Cl.) (Araneae, Lycosidae). *Proc. Koninkl. Nederl. Akademie van Wetenschappen*, Amsterdam, C, 79 (3): 235-244.
- DONGALE ET HEGDEKAR, 1973. The contact sex pheromone of *Pardosa lapidicina* Emerton. *Can. J. Zool.* 51: 400-401.
- 1969. A contact sex pheromone and some response parameters in Lycosid spiders. *Can. J. Zool.*, 47: 1-4.
- GWINNER-HANKE, H., 1970. Zum Verhalten sweier stridulierender Spinnen *Steatoda bipunctata* (L.) und *Teutana grossa* (K.) (Theridiidae, Araneae), unter besonderer Berücksichtigung des Fortpflanzungsverhalten. *Z. für Tierpsych.* 2 (6): 649-678.
- HIGASHI, G. A., ROVNER, J. S., 1975. Post emergent behaviour of juvenile lycosid spiders. *Bull. Brit. Arach. Soc.*, 3 (5): 113-119.
- HIRSCHBERG, D., 1969. Beiträge zur Biologie, insbesondere zur Brutpflege einiger Theridiiden. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie*, 179 (3/4): 189-252.
- HOLLANDER, J. D. et LOF, H., 1972. Differential use of the habitat by *Pardosa pullata* (Clerck) and *Pardosa prativaga* (L. Koch) in a mixed population (Araneae, Lycosidae). *Tijdschrift Voor Entomologie* 115, 4: 205-215.
- HOLLANDER, J. D., DIJKSTRA, H., ALLEMAN, H. et VLIJM, L., 1973. Courtship behaviour as species barrier in *Pardosa pullata* group (Araneae, Lycosidae). *Tijdschrift voor Entomologie*, 116 (1): 1-22.
- JACKSON, R. R., 1978. Male mating strategies of Dictynid Spiders with Differing types of social organization. *Symp. Zool. Soc. Lond.* n.° 42: 79-88.
- KASTON, B. J., 1936. The senses involved in the courtship of some vagabond spiders. *Entomologica Americana*, XVI (2): 97-167.
- KRAFFT, B., 1971. Les interactions entre les individus chez *Agelena consociata*, araignée sociale du Gabon. *Arachnologorum Congr. Intern.* V. BRNO: 159-164.
- 1975. La tolérance réciproque chez l'Araignée sociale *Agelena consociata* Denis. *Proc. 6 th Int. Arachn. Congr. Amsterdam*: 107-112.
- 1978. The recording of vibratory signals performed by spiders during courtship. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 42: 59-67.
- 1979. Organisation et évolution des sociétés d'Araignées. *Journal de Psychologie*, 1: 23-51.
- KRAFFT, B., HOREL, A., 1979. Le comportement maternel et les relations mères-jeunes chez les Araignées. *C. R. du Colloque International sur «La relation parentale» TOURS*, sous-presse.
- KRAFFT, B., ROLAND, Ch., 1979. Un labyrinthe appliqué à l'étude des attractions sociale et sexuelle et de leur spécificité chez les Araignées. *Revue Arachnologique*, Sous-presse.
- KRAFFT, B., 1979. Organisation et évolution des sociétés d'Araignées. *Journal de Psychologie*, 1: 23-51.
- KULLMANN, E., 1972. Evolution of social behavior in spiders (Araneae: Eresidae and Theridiidae). *Am. Zoologist.*, 12: 419-426.
- LEGENDRE, R., LLINARES, D., 1970. L'accouplement de l'Araignée salticide *Cyrrba algerina* (Lucas, 1846). *Annales Soc. Horticulture et Hist. Nat. de l'Hérault*, 110 (4): 169-174.

- LEGENDRE, R., LÓPEZ, A., 1974 a. Variations morphologiques sexuelles des glandes gnathocoxales chez les Araneidae (Araneae). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 279: 1769-1771.
- 1974 b. Étude histologique de quelques formations glandulaires chez les Araignées du genre *Argyrodes* (Theridiidae) et description d'un nouveau type de glande: la glande clypéale des mâles. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 99 (3): 453-460.
- 1975. Ultrastructure de la glande clypéale des mâles d'Araignées appartenant au genre *Argyrodes* (Theridiidae). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 281: 1101-1103.
- LOCKET, G. H., 1926. Observations on the mating habits of some Web-spinning Spiders. *Proc. Zool. Soc. London*: 1125-1146.
- LÓPEZ, A., 1972. Morphologie et rapports particuliers des glandes épigastriques dans deux familles d'Aranéides: les Dysderidae et les Clubionidae. *Bull. Soc. Zool. France*, 97 (2): 113-119.
- 1974. Les glandes hypodermiques monocellulaires et canaliculées des Aranéides. *Forma et Functio*, 7: 317-326.
- MELJER, J., 1976. A glandular secretion in the ocular area of certain erigonine spiders (Araneae Linyphiidae). *Bull. Br. Arachnol. Soc.*, 3 (9): 251-252.
- MILLOT, J., 1946. Sens chimique et sens visuel chez les Araignées. *Ann. Biol.*, 22 (1/3): 1-21.
- NORGAARD, E., 1956. Environnement and behaviour of *Theridion saxatile*. *Oikos*, 7: 159-192.
- PLATNICK, N., 1971. The evolution of courtship behaviour in spiders. *Bull. Brit. Arach. Soc.*, 2 (3): 40-47.
- RICHTER, C. J. J., STOLTING, H. C. J. and VLIJM, L., 1971. Silk production in adult females of the Wolf spider *Pardosa amentata* (Lycosidae, Araneae). *J. Zool. Lond.*, 165, 285-290.
- ROSS, K., et SMITH, R. L., 1979. Aspects of the courtship behavior of the Black Widow Spider, *Latrodectus hesperus* (Araneae: Theridiidae), with evidence for the existence of a contact sex pheromone. *J. Arachnol.*, 7, 69-77.
- SHEAR, W. A., 1970. The evolution of social phenomena in spiders. *Bull. Brit. Arach. Soc.* Vol. 1, n° 5, 65-76.
- TIETJEN, W. J., 1977. Dragline - following by male Lycosid spiders. *Psyche*, 84 (2): 165-178.
- 1979 a. Tests for olfactory communication in four species of Wolf Spiders (Araneae, Lycosidae). *J. Arachnology*, 6: 197-206.
- 1979 b. Is the sex pheromone of *Lycosa rabida* (Araneae, Lycosidae) deposited on a substratum? *J. Arachnol.* 6: 207-212.
- TRETZEL, E., 1961. Biologie, Ökologie und Brutpflege von *Coelotes terrestris* (Wider) (Araneae Agelenidae). *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 50: 375-542.