

B. KRAFFT, M. MACEL, C. ROLAND

Laboratoire de Biologie du Comportement Université de NANCY 1  
B.P. 239 54506 VANDEOEUVRE -les- NANCY Cedex. FRANCE

COMPLEMENTARITE DES SIGNAUX INTERVENANT DANS LE RAPPROCHEMENT DES SEXES  
CHEZ Tegecaria domestica (Agelenidae).

## INTRODUCTION

Le comportement reproducteur chez les araignées dites solitaires, peut être divisé en trois phases qui se succèdent chronologiquement : la découverte du partenaire sexuel, les interactions entre mâles et femelles qui aboutissent à l'accouplement et la production d'une descendance par la femelle. Ces trois étapes font appel à des mécanismes différents liés à des fonctions particulières dans le cadre des stratégies reproductrices.

La production d'une descendance par la femelle implique, suivant les espèces, toute une série de comportements, depuis la construction d'un cocon placé dans un endroit propice, jusqu'au nourrissage des jeunes (KRAFFT, HOREL 1980). Les stratégies reproductrices impliquent également une sélection des partenaires qui peut s'effectuer à divers niveaux. Dans le cas où il existerait effectivement des mécanismes facilitant la rencontre des sexes, en particulier des signaux émis par la femelle, on peut envisager soit que seuls les mâles les plus réactifs sont attirés par les femelles, soit que les mâles ne réagissent qu'aux femelles émettant les signaux les plus attractifs. Cette hypothèse implique un système de communication modulable par l'intermédiaire d'une réponse de type probabiliste chez le receveur (PASTEELS, 1980), en l'occurrence le mâle, et d'une possibilité de variation quantitative ou qualitative de l'émission des signaux par la femelle.

Des rassemblements de mâles autour de toiles de femelles d'Argiopides, observés par divers auteurs, ont suggéré l'existence de mécanismes facilitant le rapprochement des sexes, ce qui a permis la mise en évidence de phéromones volatiles (BLANKE, 1973, 1975; MERTENS and COSENS, 1980; OLIVE, 1982; TIETJEN, 1979). Il s'agit là de mécanismes voisins de ceux mis en évidence chez de nombreux insectes. Divers travaux suggèrent l'intervention d'autres processus liés à l'utilisation de la soie en tant que moyen de communication (WITT, 1975). Dès 1926, BRISTOWE and LOCKET avaient remarqué qu'un mâle placé sur un substrat soyeux de femelle manifestait un comportement de cour, observation confirmée par KASTON (1936); ce résultat est en faveur d'une phéromone associée à la soie. Considérée alors comme un signal déclenchant le comportement de cour du mâle à proximité de la femelle et réduisant de ce fait le cannibalisme, la fonction de cette phéromone de contact n'a été envisagée qu'en 1976 par DIJKSTRA qui a montré, chez des Lycosides, qu'un mâle pouvait orienter ses déplacements par rapport à des substrats soyeux de femelle. Par la suite TIETJEN (1977), STRATTON et UETZ (1981) chez les Lycosides, puis ROLAND (1984) chez les Agélénides ont constaté qu'un mâle pouvait suivre le fil de cheminement d'une femelle. Il semble donc qu'il existe deux mécanismes susceptibles de faciliter le rapprochement des sexes chez les araignées, une phéromone volatile et une phéromone de contact associée à la soie de la femelle.

La vérification d'une telle hypothèse nécessite de choisir une espèce dont les conditions naturelles de vie puissent être facilement reproduites au laboratoire. C'est le cas de Tegegnaria domestica qui s'installe spontanément dans les habitations humaines et dont les signaux de communication sexuelle ont déjà été partiellement étudiés (ROLAND, 1984) sans que l'on sache si la capacité pour le mâle de suivre une piste femelle facilite la rencontre des partenaires, s'il existe un balisage du milieu par la femelle ou même si une phéromone volatile intervient.

## MATERIEL ET METHODE

Les femelles et les mâles testés ont tous été élevés au laboratoire. Seules les femelles vierges sont utilisées et chaque expérience fait intervenir des couples différents.

Le principe de l'étude consiste à filmer et à analyser le déplacement de mâles dans un open-field à l'aide d'un système vidéo en fonction de la présence ou de l'absence de différents stimulus femelles. Ceux-ci peuvent correspondre à une piste laissée par une femelle ou à la présence d'un support dans lequel est installée ou non une femelle.

## RESULTATS

### 1 - Mise en évidence d'un mécanisme facilitant la rencontre des partenaires.

Des mâles sont testés dans un open-field renfermant, en son centre, soit un dièdre de carton dans lequel s'est installée une femelle, soit un dièdre de carton vide : 100 % des mâles atteignent le dièdre renfermant une femelle en l'espace de 15 mn, seuls 14 % des mâles atteignent le dièdre de carton vide. La rencontre des partenaires ne dépend donc pas du hasard. Ces résultats pourraient s'expliquer, soit par l'intervention d'une phéromone volatile, soit par la présence de pistes mises éventuellement en place par la femelle dans le milieu, au cours de ses déplacements nocturnes, les femelles étant placées dans l'open-field la veille de l'expérience.

### 2 - Balisage du milieu par la femelle

Divers travaux ont déjà montré qu'un mâle est capable de suivre une piste de femelle (DIJKSTRA, 1976; TIETJEN, 1977, ROLAND, 1984). L'information utilisée par le mâle correspond au fil de cheminement déposé par la femelle, fil auquel serait associée une phéromone sexuelle. Mais un tel mécanisme ne peut être envisagé que si la femelle sédentaire quitte temporairement sa toile et se déplace dans l'environnement immédiat. Nous avons pu montrer que des femelles sédentarisées balisent effectivement l'environnement autour de leur toile à l'aide de fils de cheminement. Dans des terrarium de grandes dimensions, renfermant plusieurs sites

d'installation possibles, les femelles présentent une phase de mobilité intense qui dure quinze jours, suivie d'une phase de stabilité observée pendant plus de deux mois. Pendant cette phase de stabilité, les araignées quittent temporairement leur toile et déposent les fils de cheminement dans le milieu.

### 3 - Rôle des fils de cheminement femelles

Pour suivre une piste dans les conditions naturelles, le mâle doit corriger son orientation à chaque pas puisqu'il peut quitter la piste à tout moment, d'où la nécessité de vérifier si, dans un espace ouvert, un mâle est suffisamment lié à la piste femelle pour la suivre sur une certaine distance. En comparant les trajets effectués par les mâles à ceux effectués par les femelles, il apparaît que 90 % des mâles suivent totalement ou partiellement les pistes de femelles. Le fait que 50 % des mâles ne suivent que partiellement la piste et que 10 % ne la suivent pas du tout, montre que leur réponse est de type probabiliste. Ce résultat peut s'expliquer soit par l'intervention d'un signal tactochimique lié à la piste femelle soit par la présence d'une phéromone volatile femelle. Plusieurs arguments sont en faveur de la première hypothèse. Si on observe le comportement des mâles qui suivent une piste femelle, on constate qu'ils se déplacent en chevauchant le fil et gardent le contact avec celui-ci par l'intermédiaire de leurs pédipalpes. Par ailleurs, ils suivent tous les détours de la piste. De plus, leur comportement diffère selon qu'ils suivent ou non la piste. La vitesse de locomotion diminue quand le mâle rencontre un fil et le suit, elle augmente quand le mâle a perdu la piste femelle. Enfin, les mouvements alternatifs des pédipalpes, caractéristiques d'une réponse sexuelle du mâle, n'apparaissent que lorsqu'il suit le fil femelle. Ces modifications comportementales sont en faveur de l'existence d'une phéromone de contact associée au fil de cheminement de la femelle (ROLAND, 1984).

### 4 - Intervention d'une phéromone volatile

Toutes ces observations n'excluent pas l'intervention d'une éventuelle phéromone volatile. En effet, TIETJEN et ROVNER (1980) ont montré chez les Lycosides que les femelles émettent une phéromone volatile entraînant soit une augmentation de la fréquence des changements de direction des mâles soit une diminution de la vitesse de leurs déplacements. Pour tester une éventuelle orientation des mâles de Legearia domestica par rapport à une phéromone volatile, des femelles installées dans des dièdres de carton sont placées dans des open-field en l'absence de tout fil de cheminement dans l'environnement. Dans ces conditions, 50 % des mâles atteignent le dièdre de carton en l'espace de 15 mn. Ce résultat est significativement différent de celui obtenu pour des mâles placés face à des supports en carton vides. Il démontre l'intervention d'un système de communication indépendant des fils de cheminement et qui ne peut être qu'une phéromone sexuelle femelle volatile.

## 5 - Complémentarité des signaux permettant le rapprochement des partenaires

Si on compare les scores de mâles testés face à un dièdre de carton renfermant une femelle en présence de fils de cheminement, un dièdre de carton avec femelle sans fil et un dièdre de carton vide, on constate une différence statistiquement significative (100 %, 50 %, 14 %). Dans la première situation, le score élevé peut s'expliquer par une action simultanée de la phéromone de contact associée au fil de cheminement et de la phéromone volatile. La deuxième situation où seulement 50 % des mâles atteignent la femelle est le résultat de l'intervention unique de la phéromone volatile. A ces trois situations sont associés trois types de comportement des mâles. En présence de fils de cheminement, on constate l'apparition de mouvements alternatifs des pédipalpes, caractéristiques d'un mâle en train de suivre des fils de cheminement femelles. Dans la deuxième situation apparaissent des mouvements d'exploration de la première paire de pattes qui ne s'observent pas dans la troisième situation. Dans cette dernière, les mâles restent préférentiellement à la périphérie de l'open-field et ne quittent que rarement les parois.

## CONCLUSION

Le rapprochement des partenaires chez Tegenaria domestica dépend d'au moins deux mécanismes. Le mâle a la possibilité de suivre des fils de cheminement placés dans l'environnement immédiat des toiles par les femelles. Il peut également s'orienter par rapport à une phéromone sexuelle volatile.

Les réponses des mâles aux signaux femelles ne sont pas systématiques mais probabilistes. La variabilité des réponses peut s'expliquer soit par la réactivité des mâles soit par la qualité et la densité des signaux émis par la femelle. Elle pourrait intervenir dans la sélection du partenaire.

## LITTERATURE

- BLANKE, R. 1973 - Neue Ergebnisse zum Sexualverhalten von *Araneus cucurbitinus* Cl. (Araneae, Araneidae). *Forma et Functio*, 6 : 279-290.
- BLANKE, R. 1975 - Untersuchungen zum Sexualverhalten von *Cyrtophora cicatrosa* (Stoliczka) (Araneae, Araneidae). *Z. Tierpsychol.*, 37 : 62-74.
- BRISTOWE, W.S. and LOCKET, G.H. 1926 - The Courtship of British Lycosid Spiders and its probable significance. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, XXII : 317-341.
- DIJKSTRA, H. 1976 - Searching behaviour and tactochemical orientation in males of the Wolfspider *Pardosa amentata* (Cl.) (Araneae, Lycosidae). *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet., Amst., C*, 79 (3) : 235-244.
- KASTON, B. J. 1936 - The senses involved in the courtship of some vagabond spiders. *Entomol. Am.*, XVI (2) : 97-167.

- KRAFFT, B., HOREL, A. 1980 - Comportement maternel et relations mère-jeunes chez les araignées. *Reprod. Nutr. Dévelop.*, 20 (3 B), 747-758.
- MERTENS, J. and COESSENS, R. 1980 - Sex pheromone in *Zygiella x-notata* (Araneidae). 8. *Int. Arach. Kongr. Wien*, 221-223.
- OLIVE, C.W. 1982 - Sex pheromones in two orbweaving spiders. (Araneae, Araneidae) : An experimental field study. *J. Arachnol.*, 10 : 241-245.
- PASTEELS, J.J. 1980 - Données récentes et perspectives dans l'étude des communications chimiques chez les Insectes sociaux. *Biol. Ecol. Med.*, VII (3), 137-142.
- ROLAND, C. 1984 - Chemical signals bound to the silk in spider communication (Arachnida, Araneae). *J. Arachnol.*, 11: 309-314.
- STRATTON, G. E. and UETZ, G. W. 1983 - Communication via substratum-coupled stridulation and reproductive isolation in Wolfspiders (Araneae : Lycosidae). *Anim. Behav.*, 31: 164-172.
- TIETJEN, W.J. 1977 - Dragline-following by male Lycosid spiders. *Psyche*, 84 (2) : 165-178.
- TIETJEN, W.J. 1979 - Test for olfactory communication in four species of Wolfspiders (Araneae, Lycosidae). *J. Arachn.*, 6 : 207-212.
- TIETJEN, W.J. and ROVNER, J.S. 1980 - Physicochemical trail following behaviour in two species of Wolfspiders : sensory and etho-ecological concomitants. *Anim. Behav.*, 28 : 734-741.
- WITT, P.N. 1975 - The web as means of communication. *Biosci. Commun.*, 1 : 7-23.

Barth: Does a male follow the dragline of a conspecific or heterospecific male?

Krafft: Chez les Agelenides, les mâles ne suivent pas les pistes ou fils d'autres mâles. Mais chez *Pardosa hortensis* les mâles suivent aussi bien les fils de femelle que les fils de mâle.

Barth: Does the volatile pheromone necessarily come from the dragline or may it also be left on the trail by the tarsi?

Krafft: Nous ne savons pas si la phéromone volatile est émise uniquement par la soie ou aussi par la femelle. Mais nous savons qu'une toile de femelle sans femelle émet une phéromone volatile.

Haupt: Y-a-t-il un changement d'attractivité des fils après la fécondation?

Krafft: Une femelle fécondée d'Agelenide reste attractive. Cependant nous ne savons pas s'il y a des variations quantitatives d'attractivité. Cette expérience pose des problèmes méthodologiques car pour mettre en évidence une variation d'attractivité des femelles, il faudrait utiliser des mâles standards. Or les mâles présentent des variations interindividuelles et des variations intraindividuelles.

J. Kovoort: Avez-vous fait des tests sur la valeur de signal des toiles de femelles vierges en l'absence des fils conducteurs?

Krafft: Les toiles de femelles vierges adultes sont réactogènes pour les mâles adultes. Ces toiles restent réactogènes pendant un an. Les mâles au contact d'une toile, manifestent un comportement de cour.

Schmidt: Avez-vous des résultats avec des mâles sans pédipalpes?

Krafft: La lésion provoquée par la suppression des pédipalpes est tellement importante, que nous évitons cette technique dans la mesure du possible. Cependant, l'abondance des chémorécepteurs sur les pédipalpes permet de penser qu'ils jouent un rôle essentiel.