

LES COMMUNICATIONS CHEZ LES ARAIGNEES

Les Modes de Communication

Marie TRABALON

Les araignées offrent une gamme étendue d'organisations sociales, différant par la complexité des interactions entre congénères ainsi que par leur durée. Cette gamme va des espèces solitaires, où les interactions entre les individus sont limitées au comportement reproducteur, jusqu'aux espèces sociales où un nombre important d'individus de tout âge coexistent au sein de sociétés permanentes. Entre ces deux extrêmes, on rencontre des formes intermédiaires d'organisation chez lesquelles la vie sociale est limitée à une période plus ou moins longue de la vie juvénile (extension temporelle du groupement mère-jeunes, espèces subsociales), ou bien ne se manifeste que dans certaines conditions écologiques (agrégation d'individus adultes favorisée par l'abondance des ressources alimentaires, espèces parasociales).

Toutes les espèces sociales permanentes (environ 12 genres) appartiennent au groupe des araignées fileuses. Cette aptitude à construire et à exploiter des structures soyeuses semble jouer un rôle dans l'émergence de ces sociétés. Effectivement, en construisant ces structures soyeuses, les araignées modifient leur environnement. Le réseau soyeux élaboré correspond à un système apte à la transmission d'informations sensorielles (informations vibratoires et chimiques) élargissant ainsi le champ perceptif des individus et susceptible d'assurer un lien entre les individus puisque les araignées ne quittent jamais leur environnement soyeux et ne capturent que les proies qui tombent dans leur piège. Ainsi, *Stegodyphus sarasinorum* peut réunir 500 à 900 individus dans la toile tissée en commun avec une soie si visqueuse que les plus gros insectes ne peuvent en sortir, bien qu'ils soient généralement plus grands que les araignées. Dès qu'une proie est prise, une horde d'araignées se précipite, l'encercler, la tue et la porte dans le nid pour s'en nourrir. Il n'y a jamais morsure entre les araignées. Quels sont les mécanismes responsables de cette distinction entre congénère et proie ?

On peut penser que parmi les mécanismes qui assurent les régulations sociales figurent au premier chef les modes de communication. Les araignées utilisent des signaux visuels, sonores ou vibratoires, tactiles et chimiques, mais elles exploitent également les fils de soie qu'elles sécrètent en tant que moyen de communication, soit comme vecteur de signaux vibratoires, soit en y associant des phéromones.

La communication visuelle

Seules certaines espèces d'araignées comme les Salticides et les Lycosides utilisent la communication visuelle dans les relations intraspécifiques. Ces espèces ont un mode de vie solitaire. Les mâles des araignées sauteuses (*Salticidae*) sont parés de poils bariolés aux splendides nuances qui forment des franges et des motifs contrastés. Ces araignées ont

d'énormes yeux : deux paires pointées vers l'avant et deux autres regardant de côté. Leurs yeux latéraux dont le très grand angle visuel (130° et 60° respectivement) englobe presque tout l'environnement, permettent de percevoir et de localiser les mouvements. C'est seulement après qu'elles pivotent et fixent leurs yeux frontaux sur le stimulus. Les yeux frontaux évoquent une caméra dotée d'un téléobjectif. Leur lentille a un très long foyer et la rétine leur confère une acuité visuelle trois fois plus grande que celle de l'œil composé des insectes. Cette supériorité est associée à un petit angle de vision (10°), compensé par la mobilité de la rétine et de la partie antérieure du corps. L'araignée utilise ces yeux pour identifier les objets dont elle fixe l'image dans la partie centrale de la rétine avant de « l'effacer » en bougeant la rétine. On sait que les Salticides reconnaissent les formes mais restent insensibles aux rayonnements infrarouges ; de nuit ces animaux ne peuvent pas voir.

Pour les araignées tisseuses, la vision est beaucoup moins développée et donc intervient peu. Beaucoup d'araignées (comme les Lycoses et les Agélènes) sont sensibles à la polarisation de la lumière et s'orientent d'après celle-ci grâce à leurs yeux médians seulement.

La communication acoustique - vibratoire

La plupart des araignées voient mal, aussi s'expriment-elles par des « sons ». Ce sont peut-être les seuls animaux, les insectes mis à part, qui ait un éventail de moyens de communication acoustico-vibratoire aussi vaste. Les phénomènes vibratoires peuvent être transmis en milieu liquide, gazeux ou solide et les araignées utilisent à des degrés divers ces différents canaux de transmission. Nous connaissons deux méthodes de production sonore : la stridulation et la percussion.

La stridulation

Les organes stridulants sont de formes variées et se situent en divers endroits du corps, là où il peut y avoir frottement de deux pièces chitineuses. Ces organes peuvent être présents chez les femelles mais on les rencontre surtout chez les mâles de nombreuses espèces. Une araignée peut émettre des sons en frottant soit son abdomen contre son céphalothorax, soit un appendice contre un autre (patte contre patte, pédipalpe contre patte, chélicère contre pédipalpe ou chélicère contre chélicère), soit un appendice contre son abdomen.

Par exemple *Saitis michaelsoni* (Salticide) est capable de produire un son d'une intensité comparable aux crécelles du grillon. Cette araignée porte deux « râpes » sur la surface postérieure du céphalothorax, alors que la face opposée de son abdomen possède de petits poils à la base en forme de bulbe ; ce dispositif ne se rencontre que chez les mâles, qui s'en servent en frottant les poils abdominaux contre les « râpes » de leur céphalothorax. Le mâle ne se sert de cette communication qu'après avoir trouvé une femelle. Au cours de la parade, qui se déroule au sol sur un tapis de feuilles sèches, le mâle commence par adresser des signaux visuels à la femelle qu'il trouve toujours dissimulée sous une feuille. Le mâle agite sa première paire de pattes dont les extrémités sont blanches, de bas en haut. Il repasse ensuite sur la feuille et vient se placer exactement au-dessus de la femelle avant d'émettre des sons rapides à intervalles réguliers de quelques secondes. Cette première phase est suivie d'une seconde, composée de sons plus longs et plus espacés. Lors de cette phase, il repasse sous la feuille et combine deux sons, l'un frotté et l'autre frappé, ainsi que des signaux visuels avant d'entreprendre le premier contact physique préliminaire à l'accouplement.

La percussion

L'araignée tapote de son pédipalpe ou de son abdomen la surface sur laquelle elle se tient. Selon la résonance du substrat, en particulier lorsqu'il s'agit de feuilles sèches, des tambourinages avec les pédipalpes, des coups d'abdomen peuvent être audibles. Ce type d'émission sonore est signalé surtout pour les espèces qui ne font pas de toile comme les *Pisauridae*, *Salticidae* et *Lycosidae*. Ainsi, le mâle de *Lycosa gulosa* produit des sons en frappant rapidement le sol de ses pédipalpes. Ces « sons » sont perçus par la femelle grâce aux vibrations transmises par le sol.

Lorsque le mâle de *Cupiennius salei* (*Ctenidae*), araignée vagabonde nocturne qui vit dans les bananiers et les agaves, perçoit un substrat (fils de soie) de femelle adulte, il tambourine des palpes et oscille de l'abdomen, ce qui produit des vibrations transmises par la plante et auxquelles la femelle répond, même si elle se trouve sur une feuille différente. Il s'établit alors une communication vibratoire entre mâle et femelle, cette dernière répondant pendant les silences de son partenaire. Le mâle descend le long du pétiole de sa feuille, reste un moment au point de convergence des feuilles sur le tronc, tâte les différents pétioles avant de monter sur la feuille supportant la femelle.

Il est important de remarquer que la production de sons chez les araignées inclut toujours une composante vibratoire au niveau du substrat, aussi bien lorsqu'il s'agit de stridulation que de percussion. Ce type de communication à distance peut-être qualifié de tactile car dans la majorité des cas les vibrations sont véhiculées par la soie déposée par les individus. Ainsi, les araignées fileuses sont capables de différencier divers ébranlements affectant leur construction soyeuse. Les vibrations engendrées par une proie (entre 5 et 500 Hz) suscitent le comportement prédateur alors que celles dues à l'arrivée d'un congénère (entre 4 et 200 Hz) sont à l'origine de comportements d'agression ou sexuels. Cette communication est aussi utilisée dans les relations mère-jeunes. Presque toutes les araignées déposent leurs œufs dans des cocons qu'elles surveillent ou, comme les araignées-loups (*Lycosidae*), qu'elles transportent partout avec elles. La femelle sait que l'éclosion est proche en percevant les vibrations à l'intérieur du cocon. Elle l'ouvre alors et les jeunes lui sautent sur l'abdomen où ils s'accrochent à des poils spéciaux. Quand elle reste immobile, les jeunes peuvent se laisser glisser au sol, explorer les alentours ou boire. Ils restent cependant attachés aux poils de l'abdomen maternel par des fils de soie. Si un danger menace, la mère tire sur ces fils en raidissant ses poils, signifiant ainsi à ses jeunes qu'ils doivent se rassembler rapidement. Par ailleurs, l'excitation d'autres poils de l'abdomen par les jeunes inhibe le cannibalisme pendant la période où la femelle les porte.

Les araignées n'ont pas d'organe purement auditif comme les Insectes. Deux types d'organes ont incontestablement un rôle dans la perception des phénomènes vibratoires. Les araignées perçoivent les sons aériens avec leurs trichobothries et les vibrations diffuses par des fentes sensorielles disséminées en grand nombre sur tout le corps.

Les trichobothries sont constituées d'un poil très fin inséré par une articulation souple dans une cupule, perpendiculairement à l'axe des pattes, sur leur surface supérieure. Elles réagissent essentiellement à des déplacements d'air de basses fréquences, produits à courte distance. Les cellules réceptrices déchargent, quand le poil est déplacé ; ces décharges dépendent de la vitesse angulaire et de la direction des déplacements. Les vibrations de l'air perçues par les trichobothries jouent un rôle dans la détection et la localisation des proies. La perception de tels phénomènes aériens permet aux araignées tisseuses de sélectionner des sites favorables pour la construction de la toile. En effet, il semble que certaines espèces sont capables de percevoir les vibrations aériennes produites par les insectes en vol, et ainsi de mesurer la densité en proies du milieu.

Les organes en fente, comme leur nom l'indique, se présentent sous la forme de fente correspondant à un amincissement de la cuticule. Selon qu'ils sont isolés ou groupés, ils sont appelés organes en fente simple ou organes lyriformes. Ils sont répartis sur tout le

corps et les appendices. Certains organes fonctionnent comme des jauges de contrainte, ils peuvent avoir un rôle proprioceptif. Par contre les organes du métatarse sont sensibles aux phénomènes vibratoires transmis par les milieux solides ou gazeux (air). La sensibilité des différentes fentes des organes lyriformes est proportionnelle à leur longueur. Une augmentation d'amplitude de la stimulation entraîne une augmentation de la fréquence des décharges des neurones et un recrutement de fentes. Ceci rend ces organes particulièrement aptes à mesurer les variations d'intensité d'un stimulus. En revanche, ils ne semblent pas permettre la discrimination des fréquences.

La communication tactochimique

De nombreuses observations montrent que des substances chimiques ou phéromones interviennent dans la communication intraspécifique. Cette communication chimique à distance ou olfactive est surtout connue dans le cadre du rapprochement des sexes. De nombreux travaux éthologiques montrent que les araignées produisent des phéromones volatiles, des phéromones de contact déposées sur la soie et sur la cuticule. L'étude chimique de ces phéromones est encore fragmentaire, elle ne concerne pour l'instant que les phéromones sexuelles et l'étude des substances chimiques de contact vient de commencer. Elle a débuté, comme pour les insectes, par l'étude des lipides présents sur la soie et la cuticule des individus.

La *communication tactochimique*, observée lors des interactions sexuelle, parentale et agonistique, est réalisée chez les araignées au moyen de deux types de substrat : les fils de soie et la cuticule. Le mâle de *Tegenaria atrica* développe un comportement distinct lorsqu'il est en présence d'une femelle réceptive et de sa toile ou en présence d'une femelle non réceptive et de sa toile. Ce comportement est principalement composé d'une augmentation de la fréquence et de la durée des vibrations de la toile à l'aide du tambourinement avec les pédipalpes. Les femelles réceptives se différencient des non-réceptives au niveau de 6 composés chimiques présents à la fois sur la toile et la cuticule : l'acide hexadécanoïque, l'acide octadécadiénoïque, l'acide octadécénoïque, le palmitate de méthyle, l'octadécanoate de méthyle et le *n*-tricosane. Il semble probable que ces produits soient utilisés par le mâle comme phéromones de contact pour la reconnaissance sexuelle.

En ce qui concerne les *phéromones volatiles liées à la soie*, les travaux réalisés pour l'instant concernent des espèces solitaires comme les Linyphides et des Agelenides. Les femelles Linyphides, en particulier *Linyphia triangularis*, construisent des toiles horizontales. Sur le bord de la nappe, elles déposent des bornes chimiques lorsqu'elles sont en période de réceptivité sexuelle. Lorsqu'un mâle arrive, il découpe et détruit la toile de la femelle pendant environ 15 mn et ce n'est qu'après qu'il fait sa cour. Le comportement sexuel finit 5 h après. La femelle reconstruit alors sa toile, mais ne dépose plus de bornes olfactives. On a montré que le comportement de destruction de la toile par le mâle est provoqué par la présence de trois composés chimiques : l'acide (R)-3-hydroxybutyrique, l'acide (R)-3-(R)-3-hydroxybutyryloxybutyrique et le diméthylester d'acide citrique. La destruction de la toile permet de réduire la concentration de ces produits et donc diminue les chances de faire découvrir la femelle par d'autres mâles. Il y a ainsi diminution de la compétition intraspécifique.

L'observation de la vie grégaire avec tolérance mutuelle (mère-jeunes et jeunes-jeunes) constitue actuellement une base de travail pour rechercher les facteurs capables d'inciter les jeunes à rester groupés et à se tolérer jusqu'à l'âge adulte. L'étude de l'évolution du comportement de tolérance des femelles de *Tegenaria atrica* vis-à-vis de leurs jeunes montre que le passage de la vie grégaire à la vie solitaire est accompagné par un changement du comportement d'agression mais aussi des profils chimiques cuticulaires. L'apparition du cannibalisme entre les jeunes et leur dispersion hors de la toile maternelle

coïncide avec l'apparition de 3 alcanes (du *n*-hénéicosane, du 3-méthylpentacosane et du 14-+12-+10-méthyltriacontane) et des changements dans la synthèse/libération de trois composés : le *n*-heptadécane, le méthyltétradécanoate et le *n*-octadécane.

On ne possède pas de données précises sur les *phéromones sociales* des araignées. Dans une étude comportementale et chimique sur des araignées sociales *Anelosimus eximius*, on a observé des différences quantitatives chimiques entre les individus issus de colonies différentes. Elles sont liées à des variations génétiques et écologiques. Les composés chimiques cuticulaires identifiés sur *Anelosimus eximius* sont des hydrocarbures, des acides gras, des méthylesters et en particulier des propylesters à très longue chaîne carbonée.

La soie des araignées contient de nombreux composés différents : des lipides, des composés provenant des plantes, des composés provenant des proies et des composés volatiles provenant de l'environnement. Si la reconnaissance intraspécifique est basée sur la composition en hydrocarbures, la pollution inévitable de la composition va provoquer des erreurs car certains composés vont se voir augmenter. Cette erreur doit être réduite avec des composés spécifiques aux araignées. Il semble que les méthylesters et les propylesters sont utilisés pour la reconnaissance intra-spécifique chez les araignées sociales.

La littérature concernant la localisation des émetteurs phéromonaux ne met pas en évidence un site précis d'émission. Les phéromones déposées sur un substrat ou la soie sont issues soit du même canal sécréteur que celui de la soie, soit de glandes cuticulaires. Des études histologiques ont mis en évidence quatre catégories de glandes situées autour des organes génitaux des femelles. Il est possible qu'il existe aussi une glande tibiale susceptible d'émettre une phéromone aphrodisiaque.

Les organes de perception des phéromones sont des sensilles chémorécepteurs localisés en particulier au niveau des pièces buccales, des pattes (prétarses en particulier) et des pédipalpes. On distingue deux types de sensilles : les olfactifs et les gustatifs. Les olfactifs sont des récepteurs de contact situés dans la partie distale des appendices. Ces sensilles sont courbes et présentent une perforation cuticulaire. Les gustatifs ont un pore terminal et sont sensibles aux sels et aux acides aminés. Ces sensilles chez *Tegenaria atrica* (*Agelenidae*) sont capables de coder cinq niveaux de concentration s'étalant de 0,01 à 1 mole. Ces sensilles sont fonctionnels dès la sortie du cocon et leur nombre augmente au cours des mues successives.

Le Fil de la Communication

Bertrand KRAFFT

Les interactions territoriales, sexuelles, parentales et sociales dépendent d'échanges d'informations qui permettent l'ajustement réciproque des comportements des partenaires en modifiant les probabilités d'apparition de leurs comportements.

On réduit souvent la communication à un échange de signaux spécifiques entre deux ou plusieurs individus au sein d'une même espèce, excluant ainsi certaines interactions

interspécifiques. Cette définition descriptive doit être complétée par une vision plus fonctionnelle qui considère que la communication n'est qu'un moyen utilisé par l'individu pour exploiter une fraction particulière de son environnement : ses congénères.

Les araignées furent longtemps négligées en tant qu'objet d'étude de la communication au profit des insectes et des vertébrés. Seuls les comportements de cour spectaculaires des Salticides et des Lycosides, basés sur une communication visuelle, ont suscité des travaux suivis, complétés récemment par des études sur la communication vibratoire. Exploitant les milieux les plus divers, des cercles polaires à l'équateur et de la cime des arbres jusqu'au fond des grottes, farouchement solitaires (35 000 espèces solitaires connues pour une quinzaine d'espèces sociales), elles constituent pourtant un modèle biologique intéressant en raison de leurs diversités écologique et éthologique.

La communication chimique par l'intermédiaire de phéromones est la forme la plus primitive d'échanges d'informations. Présente chez toutes les espèces animales, il n'est donc pas surprenant de la trouver également chez les araignées. Mais des développements partiellement divergents de l'organisation sensorielle des araignées et de leurs modes d'exploitation du milieu ont fait apparaître deux formes de communications prédominantes en fonction du mode de vie des araignées, les communications visuelles et vibratoires.

Comme tous les Arachnides, les araignées sont dotées d'une panoplie impressionnante de détecteurs de vibrations de toutes natures, qu'il s'agisse de vibrations sonores ou transmises par le substrat, en particulier par un matériau produit et largement utilisé par ces animaux, la soie.

Chez les araignées vagabondes, cette organisation sensorielle est mise au service de la détection des proies. Les mouvements de l'air provoqués par le déplacement de la victime ou les vibrations transmises par le sol permettent sa détection et sa capture. Si par la suite certaines espèces ont développé une perception visuelle comme les Lycosides et surtout les Salticides, d'autres ont tiré partie de leur sensibilité aux vibrations de toutes natures en exploitant la soie qu'elles produisent. Toutes les araignées sécrètent de la soie à l'aide de leurs filières et l'utilisent pour produire un fil de cheminement lors des déplacements, construire leur cocon ou éventuellement un abri. Certaines espèces, dites fileuses, exploitent également ce matériau pour élaborer des pièges plus ou moins complexes destinés à la capture des proies. La toile correspond à un véritable prolongement des organes sensoriels de l'araignée, permettant ainsi une meilleure maîtrise de l'environnement par ses capacités de transmission de toutes sortes d'informations vibratoires. En effet, sur sa structure soyeuse, l'araignée ne perçoit pas uniquement ce qu'elle touche ou ce qui passe à proximité immédiate, mais aussi tout ce qui effleure la toile. Celle-ci peut être comparée à un réseau de surveillance, un système d'alarme et même à un réseau téléphonique. C'est donc aussi un moyen de communication.

La vie communautaire des jeunes araignées

Lors de la ponte, les araignées enferment leurs œufs dans un cocon de soie qui est le plus souvent abandonné. Certaines espèces vagabondes transportent leurs cocons jusqu'à l'émergence des jeunes. Chez les Lycosides, ceux-ci grimpent sur le dos de la femelle après leur émergence et se laissent transporter pendant quelques jours avant de se disperser. Nul doute que ce comportement maternel, même limité, nécessite un minimum d'échanges d'informations dont les mécanismes sont encore mal connus.

De nombreuses espèces pondent à l'automne. Les jeunes, qui éclosent au bout d'un mois, passent l'hiver à l'intérieur du cocon et n'en sortent qu'au printemps. Dès leur sortie du cocon ils se regroupent dans une structure soyeuse commune qui correspond à un réseau tridimensionnel tissé collectivement. Après quelques jours les jeunes se séparent pour

mener une vie solitaire caractérisée par une intolérance notoire à l'égard de leurs congénères. Bien qu'elle ait peu attiré l'attention des chercheurs, cette phase grégaire soulève trois types de questions qui suggèrent l'intervention de systèmes de communication. Comme le groupe perdure pendant plusieurs jours en dépit des capacités locomotrices bien développées des jeunes, il doit exister un mécanisme de cohésion du groupe. Il est en effet important de souligner qu'un groupe ne peut exister qu'à partir du moment où les déplacements des différents individus qui le composent ne sont pas indépendants. D'autre part, ces jeunes araignées sont parfaitement capables de capturer de petites proies et pourtant ils ne se mangent pas entre eux, ce qui indique l'existence d'un mécanisme de tolérance. Enfin, personne ne s'est jamais intéressé à la construction collective de la structure soyeuse qui est le produit d'une coopération entre les individus. Peut-être sommes nous en présence de mécanismes fondamentaux ayant permis l'apparition des rares espèces sociales connues.

Le partage de l'espace et la capture des proies

Qu'elles soient vagabondes ou fileuses, toutes les araignées sont confrontées à un même problème, capturer des proies qui sont essentiellement des insectes et dont la répartition dans l'environnement est hétérogène et la disponibilité limitée. Dès lors que plusieurs araignées solitaires exploitent une même zone, une compétition apparaît car toute proie capturée par un individu est forcément perdue pour les autres.

Le canal visuel est utilisé lors de rencontres fortuites entre deux individus de la même espèce chez les Lycosides, dont la densité peut atteindre 150 individus au m². Ces araignées émettent alors des signaux de menace en dressant leurs pattes antérieures en forme de V, les animant de mouvements verticaux alternatifs. Ces signaux de menace ont pour effet d'entraîner le retrait de l'un des protagonistes et assurent ainsi une répartition des individus dans l'espace, favorable à la capture des proies. Contrairement aux signaux de cour, les signaux de menace sont très voisins entre individus d'espèces proches, donc peu spécifiques. Ils interviennent également lors de rencontres entre individus d'espèces différentes, ce qui correspond à une forme de communication interspécifique.

Les araignées fileuses capturent leurs proies à l'aide de pièges soyeux d'une impressionnante diversité. Déficiences sur le plan visuel, ces araignées ont tiré profit de leurs capacités à percevoir les vibrations et à produire de la soie. La proie est détectée par l'intermédiaire des ébranlements qu'elle produit dans la structure soyeuse. Ces vibrations transmises jusqu'à l'araignée par les fils de soie, entraînent le plus souvent un comportement de capture. Mais diverses expériences ont montré que l'araignée peut apprendre à cesser de répondre à des vibrations associées à des proies immangeables ou à celles produites par un diapason, donc non associées à la présence de proies. Chez les Orbitèles, si la proie reste immobile l'araignée imprime une secousse aux rayons de sa toile, ce qui provoque un balancement de celle-ci et permet sa localisation par un processus proche de l'écholocation des chauve-souris.

Capter des proies à l'aide d'un piège fonctionnant comme un filet impose certaines contraintes. Il est impératif que le piège soit placé dans un endroit riche en proies mobiles tout en évitant la proximité d'un piège identique et concurrent. Des travaux sur des araignées tissant des pièges en nappe (Agelenides) ont montré que celles-ci changent de site environ une fois par mois. L'araignée à la recherche d'un nouveau site de construction tente parfois de s'approprier la toile d'un congénère, ce qui provoque des interactions agonistiques fréquentes qui sont gérées par des signaux vibratoires. Dès l'arrivée de l'intruse, la propriétaire émet des signaux vibratoires, en tirillant les fils de sa toile, auxquels l'étrangère répond par des signaux de même nature. Le plus souvent ce dialogue suffit à faire fuir l'une des adversaires si les différences de taille sont importantes. Mais si les deux

individus sont de taille équivalente, on assiste à un crescendo des signaux de menace qui aboutit le plus souvent à la fuite de l'intruse. La propriétaire est également plus tenace et a plus de chances de gagner si l'emplacement de sa toile est particulièrement rentable.

Dans certaines situations, cette répartition territoriale s'observe également chez les araignées orbitèles. Les Néphiles des régions équatoriales forment parfois des associations de toiles individuelles qui se touchent. Une diminution de la quantité de proies disponibles entraîne une augmentation de la fréquence des comportements de menace vibratoires, qui conduisent à la dissolution du groupe.

La recherche du partenaire sexuel

La recherche du partenaire sexuel pose un problème épineux pour des animaux solitaires comme les araignées. Mâles et femelles ayant vécu isolément en se partageant l'espace dans un environnement complexe, les distances qui séparent les deux sexes sont souvent importantes, du moins à l'échelle des araignées.

Dans la plupart des espèces, le mâle recherche activement la femelle, sédentarisée par le site de prédation qu'elle a sélectionné. Car contrairement au mâle, il lui faudra continuer à s'alimenter après l'accouplement pour charger ses œufs en réserves vitellines.

L'intervention de phéromones sexuelles volatiles chez les araignées a été suggérée par l'observation de regroupements de mâles autour des toiles de femelles. Leur existence a été confirmée depuis par des expériences de laboratoire plus rigoureuses. Mais leur action n'entraîne souvent qu'une modification de la vitesse de déplacement ou de la sinuosité du trajet du mâle.

Ces moyens de communication sont communs à de nombreuses espèces animales. L'originalité des araignées réside dans l'utilisation qu'elles font de la soie qui est à la fois un vecteur de signaux vibratoires et un support de signaux chimiques.

Toute araignée qui se déplace laisse un fil de cheminement derrière elle, attaché de place en place au substrat, et matérialisant son passage. Il était tentant de supposer que cette trace soyeuse pouvait être utilisée par les mâles à la recherche de femelles. Il a d'abord été montré, chez les Lycosides, mais aussi chez les araignées fileuses, qu'un mâle est capable de suivre la trace d'une femelle dans un labyrinthe. Cette orientation devient impossible si l'on enlève le fil de cheminement de la femelle. On peut en déduire que le fil sert de guide au mâle, hypothèse confirmée par le fait que celui-ci suit sans difficulté un fil de femelle placé artificiellement dans le labyrinthe. Diverses expériences ont montré que ce fil est le support d'une phéromone de contact femelle et que le mâle le suit en s'en servant comme d'un fil d'Ariane.

Ce mode de communication est bien adapté aux araignées vagabondes, mais aussi aux espèces fileuses car celles-ci quittent temporairement leurs toiles. Lors de ces escapades, elles laissent dans l'environnement des fils de cheminement, sorte de balisage du milieu, qui peuvent également intervenir dans la défense territoriale.

La rencontre des partenaires

Les mécanismes de communication qui président à la recherche du partenaire sont donc communs aux araignées vagabondes et fileuses. Par la suite, lors de la rencontre des partenaires, ils divergent en fonction du mode de vie et du canal sensoriel privilégiés par chaque espèce. Certaines Lycosides utilisent des signaux sonores en tambourinant sur les feuilles sèches. Quelques araignées possèdent des organes de stridulation, mais dans l'ensemble c'est la communication vibratoire qui prédomine.

Celle-ci joue probablement un rôle plus important qu'on ne le pense chez les araignées vagabondes autres que les Lycosides et Salticides, même si nos connaissances dans ce domaine sont limitées, sauf pour certaines espèces comme *Cupienius salei* (Cténide), dont le mâle et la femelle communiquent par l'intermédiaire de signaux vibratoires transmis par le support végétal.

Les araignées fileuses, dont la vision est rudimentaire, ont particulièrement développé ce mode de communication en exploitant les propriétés de transmission des phénomènes vibratoires par leurs structures soyeuses. Le mâle qui arrive au contact d'une toile de femelle doit traverser le piège de la femelle, véritable champ de mines qui n'a servi jusqu'à présent qu'à capturer des proies ou éventuellement chasser des intrus. Placé sur un fil ou sur le bord de la toile, il émet une série de signaux vibratoires en exerçant des tractions à l'aide de ses pattes, en tambourinant à l'aide de ses pédipalpes ou en vibrant de l'abdomen. Les signaux ainsi produits, propres à chaque espèce, sont véhiculés par la structure soyeuse jusqu'à la femelle. Celle-ci peut soit rester immobile, ce qui est une réponse encourageant le mâle à l'approcher progressivement en répétant son comportement de signalisation, soit répondre au mâle par des signaux vibratoires complémentaires. L'enregistrement de ces divers signaux révèle qu'ils ont une structure complexe, comparable aux chants des oiseaux, caractérisée par leur fréquence de base, par des modulations de fréquence et d'amplitude et par leur organisation temporelle. Ces signaux vibratoires sont le résultat de la mobilisation d'appendices qui ne sont nullement spécialisés. Leurs caractéristiques dépendent donc essentiellement de la programmation nerveuse en amont des actes moteur, ce qui explique leur richesse structurelle.

En raison de leur vision bien développée, les Lycosides et les Salticides utilisent des signaux visuels. Le mâle ayant détecté une femelle exécute une danse complexe en agitant ses pattes et pédipalpes, voire son abdomen, selon une chorégraphie strictement propre à l'espèce. Les différences sont tellement marquées qu'il est possible de les utiliser comme critère de reconnaissance des espèces. Les capacités visuelles des Salticides sont suffisantes pour détecter et identifier ces postures et ces mouvements, comme cela a été démontré en plaçant des femelles devant des écrans vidéo de petite taille.

Mais l'émission d'un signal est une chose, sa reconnaissance par le récepteur en est une autre. Il faut bien reconnaître que nous ignorons presque tout quant aux caractéristiques du signal permettant sa reconnaissance par la femelle. Certains résultats indiquent que la femelle est sensible à l'organisation temporelle du signal, mais la complexité de ces signaux, l'utilisation de fréquences différentes dans un même signal et les modulations de fréquences suggèrent que d'autres paramètres sont pris en compte par la femelle. Il en est de même pour les signaux visuels.

En dépit des différences liées au canal sensoriel utilisé, au type de substrat exploité et au fait de tisser ou non une toile, lors du contact entre les partenaires, interviennent de nouveau des signaux chimiques correspondant à des phéromones de contact présentes à la surface des téguments de la femelle, et peut être du mâle, ainsi que des signaux tactiles. Dans plusieurs espèces le simple contact du mâle avec une patte coupée de femelle suffit à déclencher son comportement de cour.

La complémentarité des signaux et leur rôle en tant que barrière interspécifique

Ce qui frappe avant tout dans ce bref survol de la communication sexuelle, c'est la multiplicité des signaux utilisés, quelle que soit l'espèce considérée. Tout système de rapprochement des sexes reposant sur un seul signal, aussi spécifique soit-il, serait soumis aux aléas climatiques. Les signaux sonores peuvent être altérés par le vent ou par la nature

du couvert végétal, les signaux chimiques sont sensibles au vent et à l'humidité, les signaux visuels ne peuvent être utilisés que sous un éclairage suffisant, la qualité de la transmission des signaux vibratoires dépend des caractéristiques du vecteur utilisé. Tous ces facteurs peuvent entraîner une mauvaise reconnaissance du signal par le récepteur.

Le meilleur moyen d'éviter ce risque est de multiplier les signaux de telle sorte qu'ils soient complémentaires et partiellement redondants. En diffusant une phéromone volatile, en disposant des fils de balisage, support d'une phéromone de contact, dans le milieu, en incorporant une phéromone à la soie de sa toile, l'araignée réduit considérablement les risques de ne pas être découverte par le mâle.

Ces différents signaux associés à la communication vibratoire ou visuelle et aux phéromones tégumentaires réduisent également les risques de croisements interspécifiques. On s'est souvent évertué à démontrer la spécificité de chaque signal pris isolément en se basant sur leur structure, ce qui est relativement aisé pour les signaux visuels et vibratoires. Mais cette spécificité n'est souvent que relative. Comparer la structure de signaux pris isolément n'est donc pas suffisante pour démontrer leur rôle dans la barrière interspécifique. Il faut prendre en compte les capacités de discrimination du récepteur et la chaîne des signaux conduisant à l'accouplement. Même si chaque signal comporte un certain risque d'erreur, leur intervention successive conduit finalement à une identification quasi parfaite du partenaire.

Portia fimbriata est une Salticide qui peut aussi tisser une toile de capture, détecter les proies sur la base d'informations vibratoires et même envahir les toiles d'autres espèces d'araignées, manger la propriétaire et ses œufs tout comme les proies prises dans le piège. Lorsque *Portia* envahit une toile étrangère, elle émet une série complexe de signaux vibratoires qui déclenche chez la propriétaire un comportement prédateur analogue à celui manifesté en face d'une petite proie. Dès que la propriétaire s'approche, *Portia* la capture. Les signaux vibratoires sont produits par des mouvements des pattes ou de l'abdomen et extrêmement variables. Cette variabilité permet à *Portia* de s'attaquer à un large éventail d'araignées fileuses. Elle dispose certes d'un répertoire de signaux spécifiques apparemment adapté aux proies les plus communes, mais peut également utiliser des signaux plus variables et les ajuster à la réponse de la victime. Par une succession d'essais et d'erreurs, elle choisit alors le type de signal adéquat. C'est une forme de communication interspécifique si l'on considère que la communication est un des moyens d'exploitation de l'environnement.

Cette plasticité s'observe également lors du comportement de cour. Lorsqu'un mâle rencontre une femelle dépourvue de toile, il s'engage dans un comportement de cour visuel comme le font les autres espèces de Salticides. En revanche, si la femelle est dans un abri ou sur sa toile, il utilise une signalisation vibratoire comme les araignées fileuses.

L'identification du partenaire sexuel est d'une importance capitale pour éviter le gaspillage de matériel génétique ou la production d'hybrides stériles. Les signaux visuels et vibratoires révèlent une spécificité marquée de leur structure, suggérant une intervention déterminante dans les barrières interspécifiques. Mais tout signal, aussi complexe soit-il, peut être altéré par les conditions écologiques. De plus la réponse à la perception d'un signal doit être probabiliste afin de permettre un choix ou une sélection du partenaire.

Ces problèmes sont résolus chez les araignées par la succession et la complémentarité des signaux. Chez les araignées fileuses du genre *Tegenaria*, la rencontre des sexes fait intervenir une phéromone volatile, une phéromone associée au fil de cheminement de la femelle, une phéromone associée à sa toile (peut être la même), des signaux vibratoires émis par le mâle, éventuellement des signaux vibratoires complémentaires de la femelle et enfin des phéromones tégumentaires perçues lors du contact. La réponse à ces signaux pris isolément n'est ni systématique, ni toujours spécifique. Seuls 70 à 80 % des mâles testés dans un labyrinthe suivent un fil de femelle et

un mâle de *T. pagana* ou de *T. domestica* peut très bien suivre un fil de femelle de l'espèce voisine. On peut donc douter de l'efficacité de ces signaux en tant que barrière interspécifique. Mais si les mâles sont en présence des deux fils placés simultanément dans le labyrinthe, chacun suit celui correspondant à son espèce. Sans doute les phéromones associées à ces fils sont elles voisines, mais pourtant spécifiques. En revanche, c'est la réponse des mâles qui ne l'est pas en l'absence de possibilités de comparaisons. Inversement tous les signaux de la chaîne ne sont pas strictement nécessaires. L'absence de fils de cheminement en situation expérimentale ne réduit que de 50 % les chances pour le mâle de trouver la femelle. Mais un enchaînement de signaux imparfaits peut être plus efficace qu'un seul signal sophistiqué. Supposons qu'interviennent une phéromone volatile, une phéromone de piste associée au fil de cheminement et à la toile, un signal vibratoire émis par le mâle, un signal vibratoire de la femelle et enfin des phéromones tégumentaires lors du contact avec le partenaire, avec pour chaque signal un risque d'erreur (confusion avec un signal d'une autre espèce) de 20 %, comme les erreurs relatives se multiplient, il n'y a plus au bout de la chaîne que 0,032 % de risque de confusion possible, sans parler des barrières anatomiques liées à la structure des organes sexuels. La complémentarité et la redondance des signaux permet donc de compenser les aléas inhérents à toute transmission d'information.

Le comportement maternel

La plupart des araignées abandonnent leur cocon et meurent bien avant l'émergence des jeunes. Il existe cependant quelques espèces qui manifestent un comportement maternel plus ou moins élaboré allant d'une simple surveillance du cocon pendant quelques jours jusqu'à l'alimentation des jeunes pendant quelques semaines.

Les jeunes de *Coelotes terrestris* (Agélénide) restent dans le tube soyeux de leur mère qui les nourrit à l'aide de proies. Cette phase maternelle dure environ un mois, puis les jeunes se dispersent et mènent une vie strictement solitaire. L'absence de cannibalisme entre les jeunes démontre l'intervention d'un signal de tolérance, sans doute chimique comme chez les espèces sociales, et qui semble disparaître à un âge donné. La phase grégaire peut cependant être prolongée par une alimentation abondante et il est même possible de maintenir artificiellement les groupes jusqu'à l'âge adulte sans que le cannibalisme n'apparaisse. Les individus tissent alors une structure soyeuse commune qui présente plusieurs points communs avec les toiles des araignées sociales. L'expérience sociale prolongée des jeunes maintient donc la tolérance en modulant probablement les processus de traitement de l'information, c'est-à-dire la réactivité des individus au stimulus.

Un comportement maternel similaire s'observe chez *Amaurobius ferox*, si ce n'est que la mère ne nourrit pas ses jeunes à l'aide de proies, mais qu'elle est systématiquement dévorée par ces derniers. Lorsque les jeunes ont atteint un certain stade de développement, la mère tiraille les fils de la toile. En réponse à ce signal vibratoire ils grimpent sur son corps et la tuent en quelques secondes. Ils restent ensuite groupés sur la toile de la mère et coopèrent dans la capture des proies comme le font les araignées sociales, raison pour laquelle divers auteurs ont supposé que les sociétés d'araignées dérivent de ces structures maternelles.

Une société qui ne tient qu'à un fil

Seules 17 espèces d'araignées vivent en société. Les plus connues sont *Agelena consociata* (Agélénide), *Mallos gregalis* (Dyctinide), *Stegodyphus sarasinorum* (Erésidé) et *Anelosimus eximius* (Thérédionide). A une exception près, *Diaea socialis* (Thomisidé), les araignées sociales appartiennent toutes au groupe des fileuses. Ces espèces sociales

présentent des formes de coopération spectaculaires qui valent bien celles des insectes sociaux. Le piège commun est construit collectivement, les individus coopèrent lors de la capture des proies et les jeunes profitent des proies capturées par les membres de la colonie.

La construction collective du piège permet l'édification de structures soyeuses volumineuses dépassant souvent 100 m² chez *Anelosimus eximius*. Schématiquement ces colonies sont constituées d'une ou de plusieurs toiles en hamac surmontées d'un réseau tridimensionnel destiné à arrêter les insectes volants. Ces araignées qui ne mesurent que 6 mm sont capables de capturer des proies qui pèsent 700 fois le poids sec d'un individu. Lorsqu'une proie tombe dans le piège, les vibrations qu'elle produit en se débattant peuvent attirer plus d'une centaine d'araignées. Une fois paralysée, elle est transportée par plusieurs individus en direction d'un des abris occupés par les araignées et dévorée par un grand nombre d'individus ayant ou non participé à la capture.

Cette efficacité dans la coopération suggère l'existence d'un système de communication très élaboré permettant la tolérance entre les individus, la cohésion du groupe et la coordination des activités des individus. Mais l'origine polyphylétique des araignées, le passage du solitaire au social s'est effectué au moins douze fois dans des lignées différentes, pose un problème crucial. Soit l'apparition de ces comportements coopératifs a nécessité un grand nombre de modifications des systèmes de communication de ces espèces par rapport à leurs ancêtres solitaires, dans ce cas il est difficile d'imaginer que de tels changements aient pu se produire 12 fois pour seulement 17 espèces sociales connues, soit des modifications mineures ont été suffisantes, ce qui semble en contradiction avec l'efficacité de la coopération des araignées sociales dans la résolution des problèmes liés à la construction du piège (adaptation de la forme du piège aux supports disponibles, ajustement de la taille du piège aux besoins de la colonie) et à la capture des proies (lieu d'interception de la proie dans la structure, ajustement du nombre d'individus à la nature et la vigueur de la proie).

Une analyse détaillée des processus de coordination permettant la coopération lors de l'édification du piège commun et de la capture des proies a cependant montré que le recours à une communication directe entre les individus par l'intermédiaire de signaux spécifiques à chaque type d'action n'était pas strictement nécessaire. En effet, la soie semble jouer le rôle essentiel en tant que support et vecteur d'informations. Toute structure soyeuse préexistante a un effet directeur sur le comportement constructeur des individus et les informations vibratoires véhiculées par la soie expliquent le recrutement et l'ajustement du nombre d'individus requis et de leurs comportements en fonction des caractéristiques de la proie prise dans le piège. Ces deux formes de coopération ne sont donc que des produits émergents provenant de phénomènes d'auto-organisation qui reposent sur l'utilisation de la soie. Dans ces conditions il est légitime de se poser la question de la différence comportementale entre les espèces solitaires et sociales. Peut-on trouver chez les araignées solitaires les mécanismes fondamentaux responsables de l'émergence des activités collectives chez les espèces sociales ? Il semble bien que la seule différence réside dans la tolérance interindividuelle des araignées sociales, basée sur la présence d'une phéromone tégumentaire inhibant les morsures réciproques. Encore faut-il rappeler que cette tolérance existe chez toutes les espèces pendant la brève phase grégaire qui suit l'émergence des jeunes.

Le rôle prédominant de la soie

Les araignées utilisent des signaux chimiques volatiles et parfois des signaux sonores comme de nombreux insectes. Elles peuvent également communiquer par l'intermédiaire de signaux vibratoires transmis par le substrat ou par des signaux visuels. Mais la rencontre

des partenaires chez toutes les espèces étudiées, les comportements de menace et de cour chez les araignées fileuses et le comportement social, sont en grande partie basés sur l'utilisation de la soie qui sert à la fois de support de signaux chimiques et de vecteur de signaux vibratoires. En détournant la soie de sa fonction primaire, qui était vraisemblablement la construction d'un cocon ou d'un abri, certaines espèces d'araignées ont élaboré un véritable moyen de communication en produisant des structures soyeuses allant d'un simple fil, support de signaux chimiques, à des réseaux complexes de transmission d'informations vibratoires capables d'assurer le fonctionnement harmonieux de sociétés.

Références

Krafft, B., 2002. Le fil de la communication chez les araignées. *Sciences et Avenir* Hors Série, N°131.

Trabalon, M., 2000. Les modes de communication des araignées. *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 13 : 1-11.