

BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL
d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

écologie générale

37

N° 462 MAI-JUIN 1977

**Recherches écologiques sur les araignées
de la Savane de Lamto (Côte d'Ivoire).
Aspects qualitatifs et quantitatifs du cycle biologique
de *Anahita aculeata* (Simon, 1897)
(Araneae, Ctenidae)**

par Marie-Louise CÉLÉRIER et Patrick BLANDIN *

Abstract. — The life cycle of the tropical spider *Anahita aculeata* is studied under laboratory conditions and an attempt is made to compare the results with field data. The number of moults until maturity, the average time course of each instar are given for male and female. Adult life is described, with special attention to mating and eggs-laying activities. The average cephalothoracic length is given for each instar. A linear relation is established with field-collected specimens between the cephalothoracic length and the cubic root of fresh weight, allowing to estimate the ponderal growth in the field, which is compared with laboratory results. The laboratory weight is found to be larger than the field one for the same linear cephalothoracic size : this observation is explained, with reference to MIYASHITA results (1969), by a difference in locomotory activity.

Le présent travail s'appuie sur des élevages et sur le matériel récolté à la Station d'Écologie Tropicale de Lamto. Une série représentative du développement de *Anahita aculeata* est déposée dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle, dont fait partie l'ensemble des récoltes de Lamto.

Les recherches entreprises sur les araignées de Lamto ont pour but de préciser leur place dans l'écosystème de la savane, travail qui s'inscrit dans le cadre d'un projet d'étude biocénétique antérieurement défini (LAMOTTE, 1967).

S'il ne paraît pas possible pour l'instant d'approfondir l'écologie de toutes les araignées savaniques de Lamto, il est en revanche indispensable de caractériser avec précision quelques espèces choisies parmi les plus représentatives, pour en connaître les dynamiques de populations, en établir les bilans énergétiques avec estimation des productions. De telles recherches impliquent l'association de travaux de terrain et de laboratoire.

L'élevage de quelques espèces a donc été entrepris, dont celui de la Ctenidae *Anahita aculeata* (Simon, 1897), antérieurement désignée comme *Ctenus* sp. (CÉLÉRIER, 1974).

* Laboratoire de Zoologie, Université P. et M. Curie, 7, quai Saint-Bernard, 75005 Paris. Laboratoire des Arthropodes, MNHN, 61, rue de Buffon, 75005 Paris et Laboratoire de Zoologie, ENS, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cédex 05. (L. A. du CNRS n° 258 : « Structure et bioénergétique des écosystèmes continentaux ».)

Nous devons la détermination de cette espèce à M. le Pr. P. L. G. BENOIT, du Musée royal d'Afrique centrale de Tervuren ; nous l'en remercions très sincèrement.

La famille des Ctenidae constitue l'un des éléments caractéristiques des peuplements d'araignées de savane à Lamto. D'après les récoltes faites par quadrats de 100 m², les représentants de cette famille viennent au deuxième rang derrière les Lycosidae par leur nombre, du moins en savane protégée des feux ; en savane brûlée, ils passent au cinquième rang (BLANDIN, 1971).

Les Ctenidae sont essentiellement des habitants de la surface du sol et de la partie inférieure de la strate herbacée (BLANDIN, 1974). *Anahita aculeata* et une autre espèce du même genre (qui n'a pu être encore déterminée avec précision) sont communes à peu près partout dans la savane de Lamto.

L'élevage complet de *A. aculeata* a été réalisé au laboratoire, ce qui a permis de définir son cycle biologique et de réunir de nombreuses données sur son développement postembryonnaire. Nous présentons ici l'ensemble des résultats qui permettront ultérieurement l'exploitation des récoltes faites sur le terrain en vue d'une étude de dynamique de population et d'une estimation de la production de *A. aculeata*.

I. PRÉSENTATION DE L'ESPÈCE

A. aculeata est une espèce de taille moyenne à l'état adulte : le corps peut atteindre près de 15 mm de long chez les femelles les plus grandes. Le tableau I fournit des données relatives à la longueur du céphalotorax chez les adultes des deux sexes, d'après des animaux récoltés sur le terrain.

TABLEAU I. — Longueur (L) du céphalotorax chez les adultes de *Anahita aculeata*.

SEXE	NOMBRE DE MESURES	MOYENNE DE L (mm)	ERREUR-STANDARD DE LA MOYENNE
♀	181	4,78	0,04
♂	74	4,32	0,05

Ces longueurs moyennes du céphalotorax correspondent à des individus ayant une longueur totale du corps de l'ordre de 9 à 11 mm. L'abdomen est proportionnellement plus petit chez le mâle que chez la femelle ; son volume, chez celle-ci, est très variable, en fonction des périodes d'élaboration des pontes.

La figure 1 représente en vue dorsale le corps d'une femelle d'assez grande taille ; elle montre l'ornementation caractéristique de l'espèce, qui permet de la reconnaître facilement sur le terrain. La teinte générale est grise, variant du clair au foncé. Les zones sombres correspondent à des plages pigmentées du tégument, qui sont en plus recouvertes de poils couchés foncés. Cette ornementation se constitue progressivement à partir du stade 1

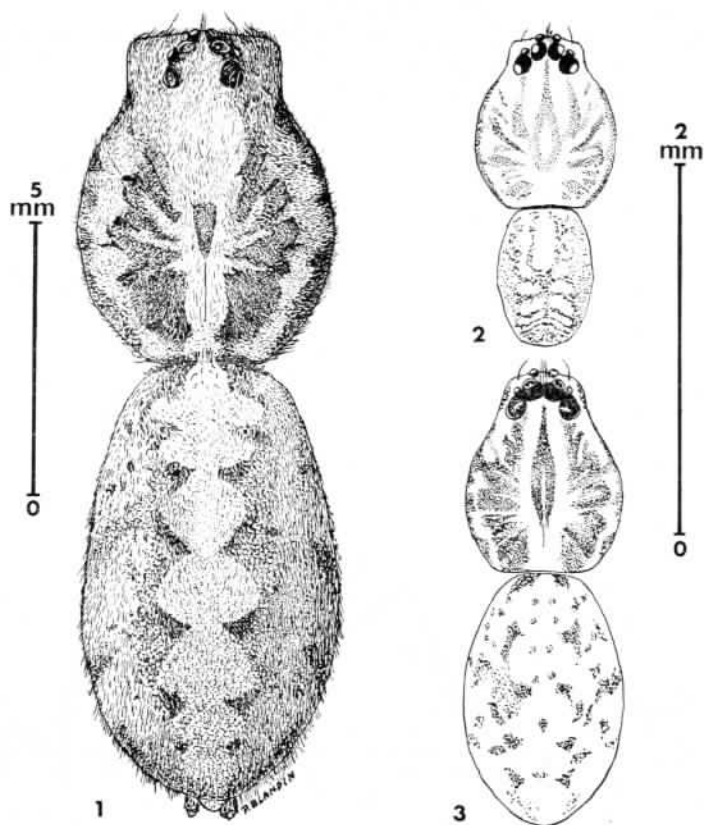


FIG. 1-3. — *A. aculeata* : 1, ♀ adulte, vue dorsale ;
2, individu de stade 1, vue dorsale ; 3, individu de stade 3, vue dorsale.

(fig. 2), les poils couchés ne se surajoutant aux dessins pigmentaires qu'à partir du stade 5. La figure 3 montre en vue dorsale le corps d'un individu de stade 3 : l'ornementation abdominale est déjà très nettement ébauchée (elle apparaît, en fait, dès le stade 2) de sorte qu'aucune confusion n'est possible avec l'autre espèce du genre *Anahita* présente dans le même milieu ; celle-ci, de teinte générale plus jaune, possède une bande abdominale dorsale claire à bords linéaires très marqués.

A. aculeata vit essentiellement au sol et à la base de la strate herbacée. On en trouve facilement des individus en particulier dans l'épaisse litière qui s'est constituée dans les zones protégées des feux pendant plusieurs années successives. L'espèce est également très abondante dans les zones de bas-fonds, en bordure des forêts-galeries. *A. aculeata* peut utiliser des abris divers : elle a notamment été récoltée assez abondamment par R. VUATTOUX dans les troncs de palmiers morts (*Borassus aethiopicum*) tombés au sol, et c'est à peu près la seule araignée que J.-Y. BERTRAND ait récoltée dans les terriers de Crabe terrestre, où il s'en trouve assez souvent un ou deux individus.

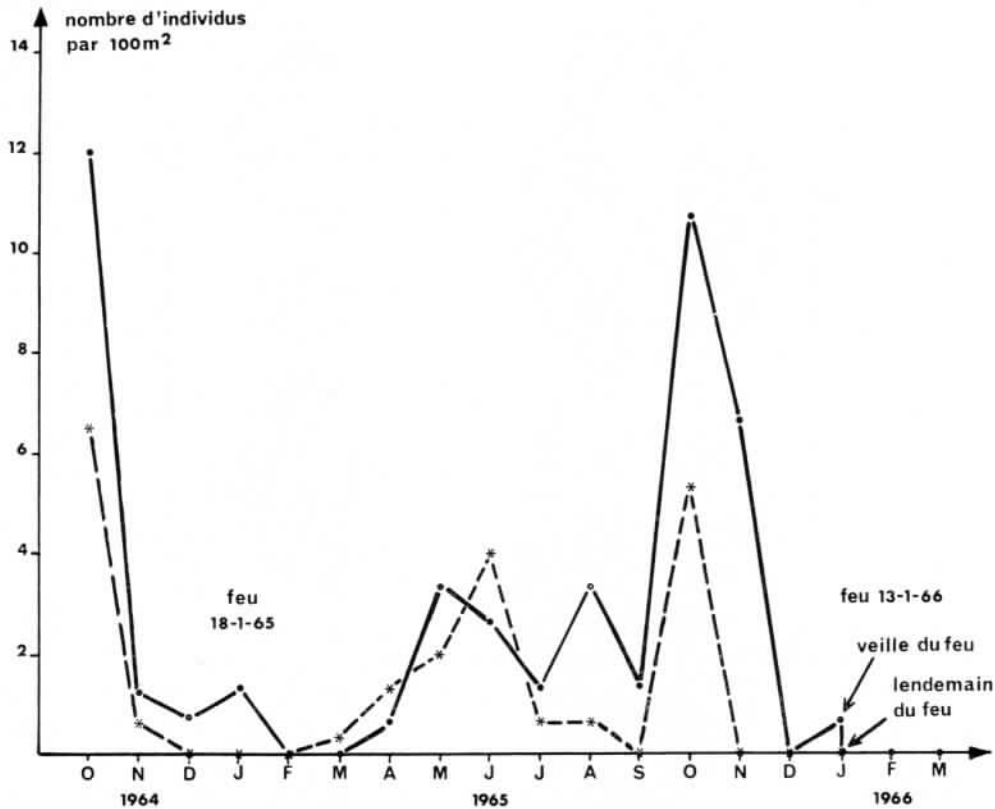


FIG. 4. — Évolution des densités d'adultes de *A. aculeata* dans une savane brûlée chaque année en janvier. Traits pleins : femelles ; traits interrompus : mâles.

Les figures 4 et 5 représentent l'évolution des densités des adultes de *A. aculeata*, d'une part dans une savane brûlée en janvier, d'autre part dans une savane protégée des feux (matériel récolté par Y. et D. GILLON). Dans les deux cas il s'agit de savanes de plateau à *Loudetia simplex*. Les densités maximales d'adultes, de l'ordre de 18 à 19 individus par 100 m², s'observent en avril-mai-juin et octobre-novembre, ce qui suggère l'existence de deux générations par an, hypothèse à vérifier d'une part à l'aide d'élevages, d'autre part à l'aide d'une étude détaillée de dynamique de population ; c'est celle-ci qui permettra également d'analyser les différences observées entre les évolutions de densité en savane brûlée et en savane protégée des feux.

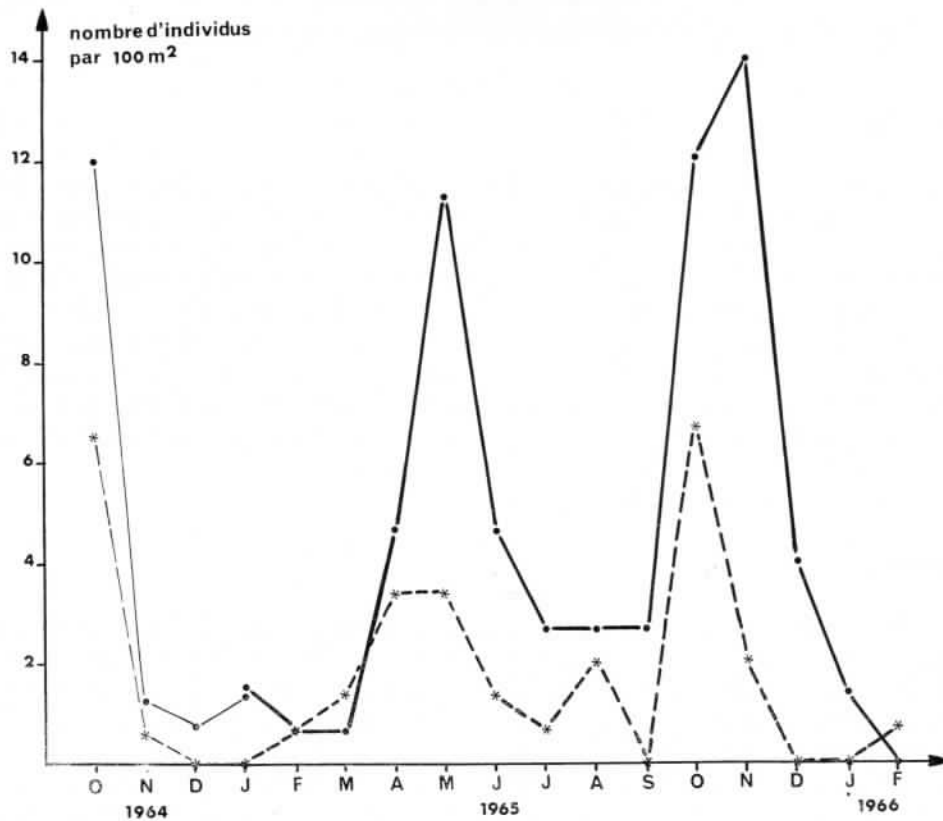


FIG. 5. — Évolution des densités d'adultes de *A. aculeata* dans une savane protégée des feux à partir de janvier 1965 (en traits fins, évolutions des densités d'octobre 1964 à janvier 1965 dans une savane brûlée en janvier 1964). Traits pleins : femelles ; traits interrompus : mâles.

II. LE CYCLE BIOLOGIQUE EN ÉLEVAGE

1. Méthode d'élevage

Après la première mue effectuée hors du cocon commence la période alimentaire : les jeunes *A. aculeata* sont alors élevées individuellement dans des cages en plastique transparent ($60 \times 45 \times 50$ mm au début, ces cages étant remplacées par de plus grandes au fur et à mesure de la croissance). Dans chaque cage est placée une capsule remplie de coton hydrophile toujours largement imbibé d'eau, de façon à assurer une humidité ambiante correcte (voisine de la saturation) ; le coton trempé permet en outre à l'araignée de s'abreuver.

Pour réaliser des conditions d'élevage proches de celles du milieu naturel, les cages sont placées dans des étuves où la température est de $26 \pm 2^\circ\text{C}$, avec une photopériode de 12 heures.

La nourriture est constituée de drosophiles, d'asticots, de mouches bleues et de grillons, la taille des proies étant choisie en fonction de celle des araignées.

2. L'accouplement

Chez *A. aculeata* l'accouplement survient en général quelques minutes après la mise en présence des partenaires : la parade, lorsqu'elle a lieu, est très brève : le mâle, face à la femelle, effectue quelques mouvements des palpes et de la première paire de pattes. Ce comportement est parfois escamoté, le mâle sautant rapidement sur la femelle et se plaçant en position « tête-bêche ». La copulation est également rapide (quelques secondes), le mâle utilisant une fois son palpe gauche, puis une fois son palpe droit. La séparation des partenaires est brutale, et suivie d'une « toilette » du mâle, qui se frotte les palpes l'un contre l'autre et contre les chélicères. La femelle, pendant ce temps, reste immobile, puis se frotte également les palpes ; ce n'est que plus tard qu'elle manifeste éventuellement de l'agressivité vis-à-vis du mâle qu'il lui arrive alors de dévorer.

3. La ponte

Dans la nature les pontes sont camouflées par les mères qui recouvrent leurs cocons, accrochés dans les herbes, avec des boulettes de terre ou des débris végétaux.

Des femelles fécondées dans la nature et mises en élevage manifestent de fait un tel comportement : elles mettent sur leurs cocons des boulettes de papier filtre ou de coton triturées, ou encore des débris alimentaires.

Fait curieux, les femelles élevées et accouplées en laboratoire ne camouflent pas leurs cocons, ou rarement ; nous manquons cependant d'observations pour affirmer la généralité de ce phénomène.

Les tableaux II et III réunissent les données quantitatives concernant la ponte. Nous n'avons pris en considération que les femelles accouplées, mais il convient de remarquer que des femelles non accouplées peuvent également fabriquer des cocons, souvent deux ou trois, qui contiennent des œufs stériles. Parmi les femelles accouplées, nous n'avons retenu que celles qui ont eu une descendance effective, pour éviter de prendre en compte des cas où le mâle aurait été stérile par exemple.

Par ailleurs des Acariens parasites de pontes se sont développés dans nos élevages. Nous avons cependant utilisé les données relatives aux femelles ayant eu au moins une fois une descendance, même si d'autres fois leurs cocons ont été parasités, mais nous avons éliminé des données correspondant à des femelles dont toutes les pontes ont été parasitées, leur viabilité n'étant pas certaine.

Le nombre de pontes par femelle, en élevage, varie de un à quatre, la moyenne étant de trois. La ponte est effectuée 14 jours après la fécondation, en moyenne. Comme le montre la 3^e colonne du tableau II, nous avons réalisé les accouplements dans des délais très variables après l'arrivée des femelles à l'état adulte ; que ces délais soient très courts ou très longs, le temps qui s'écoule entre la fécondation et la ponte est comparativement bien moins variable.

Après la première ponte, les autres interviennent dans des délais très divers suivant les individus, les intervalles moyens entre deux pontes successives étant de l'ordre de 40 jours ou un peu plus.

Comme nous l'avons précisé, de nombreux cocons ont été parasités dans nos élevages ; en conséquence nous n'avons qu'un petit nombre de données relatives à la réussite des pontes (tabl. III). Pour chaque cocon nous avons compté d'une part le nombre de jeunes effectivement éclos et d'autre part les œufs non éclos restant dans le cocon. Les erreurs-standard élevées soulignent combien la variabilité interindividuelle est grande. Les moyennes obtenues ne constituent donc que des ordres de grandeur.

Nous n'avons pas pris en considération les 3^e et 4^e pontes pour lesquelles nous disposons de trop peu de données. A titre d'exemple, signalons le cas d'une femelle dont la 1^{re} ponte a totalement réussi (211 jeunes éclos), la 2^e a été entièrement parasitée, la 3^e a donné 152 jeunes (3 œufs non éclos) et la 4^e 141 (pas d'œufs non éclos). On voit que les 3^e et 4^e pontes peuvent contenir des œufs en nombre équivalant aux moyennes obtenues pour les 1^{re} et 2^e pontes.

TABLEAU II. — La ponte chez *Anahita aculeata*.

N ^o DES FEMELLES	NOMBRE DE PONTES	mue imagi- nale et fécon- dation	DÉLAIS (en jours) entre :			
			fécond. et 1 ^{re} ponte	1 ^{re} et 2 ^e pontes	2 ^e et 3 ^e pontes	3 ^e et 4 ^e pontes
1	3	15	7	39	74	—
2	1	38	7	—	—	—
3	3	5	18	28	38	—
4	4	3	18	30	35	42
5	4	7	15	30	38	88
6	4	35	12	36	38	45
7	4	5	14	44	40	36
8	1	57	12	—	—	—
9	3	59	13	42	39	—
10	3	32	10	26	31	—
11	3	20	10	40	78	—
12	2	21	14	92	—	—
13	3	6	27	65	14	—
14	3	—	14	21	37	—
15	4	—	9	31	59	15
16	4	25	17	53	31	55
17	3	—	9	36	47	—
18	2	55	23	36	—	—
19	3	49	16	40	15	—
MOYENNE	3	—	13,9	40,5	40,9	46,8
ERREUR- STANDARD						
DE LA MOYENNE	0,2	—	1,2	4,2	4,8	10,8

4. Estimation de la durée du développement embryonnaire

La durée du développement embryonnaire peut être estimée en première approximation par le temps écoulé entre la date de la ponte et la date de l'éclosion ; il s'agit évidemment d'une estimation maximale, car il n'est pas certain que le développement des œufs commence dès la ponte. Le tableau IV présente les résultats obtenus. Nous avons distingué *a priori* le cas des premières pontes de celui des deuxièmes, mais les ordres de grandeur sont les mêmes. Plus précisément, la comparaison des moyennes observées par le test *t* montre qu'elles ne sont pas significativement différentes. Nous obtiendrons donc une meilleure estimation du délai moyen entre la ponte et l'éclosion en la calculant d'après l'ensemble des observations, ce qui donne 22,6 jours.

TABLEAU III. — La ponte chez *Anahita aculeata*.

	1 ^{re} PONTE	2 ^e PONTE
Nombre d'observations	13	9
Nombre moyen de jeunes éclos	137	114
Erreur-standard	15,2	18,0
Nombre moyen de jeunes non éclos	17	33
Erreur-standard	12,8	12,0
Œufs : nombre total moyen	154	147

TABLEAU IV. — Délai entre la ponte et l'éclosion chez *Anahita aculeata*.

	NOMBRE D'OBSER- VATIONS	DÉLAI MOYEN (en jours)	ERREUR- STANDARD DE LA MOYENNE	t DE STUDENT	VALEUR LIMITE DE t (95 %)	HYPOTHÈSE NULLE (délais moyens non différents)
1 ^{re} ponte	13	21,7	1,4	1,03	2,08	non rejetée
2 ^e ponte	9	23,9	1,6			

5. Le développement postembryonnaire

Étant donné le but de notre travail, nous n'avons pour le moment pas cherché à décrire les phénomènes se déroulant à l'intérieur du cocon : le matériel vivant restant difficile à se procurer, nous n'avons pas pris le risque d'ouvrir des cocons et de manipuler leur contenu, ce qui aurait pu constituer une cause de mortalité supplémentaire.

Les jeunes, une fois sortis du cocon, tissent à son voisinage une toile commune où ils séjournent un certain temps sans s'alimenter. Au bout de quelques jours ils effectuent une mue après laquelle commence la période alimentaire : les individus se dispersent et manifestent une activité exploratrice avec recherche de proies.

Dans le présent travail, nous désignons les périodes correspondant aux intermues sous le terme de *stade*, nous réservant d'utiliser une nomenclature précise des jeunes après étude de la période larvaire (voir VACHON, 1957 ; CANARD, 1973 ; CHRISTOPHE, 1974).

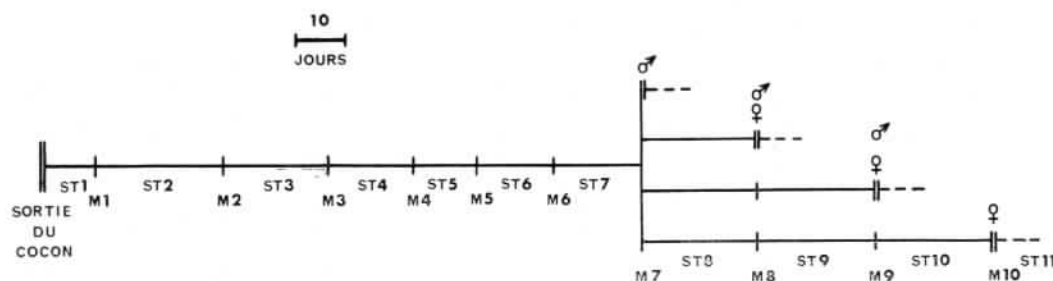


FIG. 6. — Déroulement du développement postembryonnaire de *A. aculeata* en élevage.

Entre la sortie du cocon et la mue qui suit il s'écoule de 2 à 13 jours, ce temps variant d'un individu à l'autre au sein d'une même ponte. N'ayant pas isolé les jeunes avant cette première mue, afin de ne pas troubler la période grégaire, nous n'avons pas d'estimation de la durée moyenne de ce premier stade ; c'est pourquoi, dans les tableaux V, VI et VII, nous indiquons la durée moyenne globale des stades 1 et 2. Disons simplement que la durée du stade 1 nous paraît être habituellement de l'ordre de 10 jours.

Le tableau V fournit les données relatives aux individus dont le développement complet a été obtenu et suivi en détail. La durée d'un même stade est variable d'un individu à l'autre, mais les durées moyennes obtenues chez les mâles d'une part et chez les femelles de l'autre ne sont pas significativement différentes (coefficient de sécurité : 95 %) ; dans un seul cas une différence observée est significative au risque de 5 % (stade 5 ; cocon éclos le 6-I-1973), mais elle ne l'est pas au risque de 1 % (tabl. VI).

La comparaison des résultats obtenus pour trois pontes différentes montre que les durées moyennes des stades ont les mêmes ordres de grandeur, sauf pour le stade 3 : 33 jours dans un cas, 12,6 dans le second, 20,2 dans le troisième. Dans les trois cas les conditions d'élevage ont été les mêmes, encore qu'on ne puisse exclure des variations de la valeur nutritive des proies fournies.

La figure 6 schématise le déroulement du développement postembryonnaire observable après la sortie du cocon ; les durées des stades sont les durées moyennes présentées dans le tableau VII.

Les mâles deviennent adultes aux stades 8, 9 ou 10, les femelles aux stades 9, 10 ou 11. Les cas observés se répartissent de la façon suivante : stade 8 : 1 ♂, 0 ♀ — stade 9 : 4 ♂, 1 ♀ — stade 10 : 10 ♂, 10 ♀ — stade 11 : 0 ♂, 5 ♀.

L'état adulte est donc atteint en moyenne au bout de 119, 142, 165 ou 189 jours (valeurs arrondies aux entiers les plus proches) suivant que la mue imaginale est la M7, la M8, la M9 ou la M10.

TABLEAU VI. — Durées, en jours, des stades du développement embryonnaire de *Anahita aculeata* en fonction du sexe.

DATE DE SORTIE DU COCON	STADES	DURÉES MOYENNES DES STADES		ERREURS- STANDARD DES MOYENNES		t DE STUDENT	NOMBRE DE DEGRÉS DE LIBERTÉ	VALEURS LIMITES DE t (95 %)	HYPOTHÈSE NULLE (durées moyennes non diffé- rentes)
		♂	♀	♂	♀				
6-I-1973	1 + 2	43,0	33,6	6,5	2,2	1,37	8	2,31	non rejetée
»	3	30,6	34,4	6,1	2,2	0,58	»	»	»
»	4	13,2	14,8	0,5	0,8	1,70	»	»	»
»	5	11,2	15,4	0,5	1,6	2,55	»	»	rejetée
»	6	12,4	13,8	0,8	2,5	0,52	»	»	non rejetée
»	7	18,2	17,8	1,8	2,1	0,14	»	»	»
»	8	26,4	24,8	1,8	1,9	0,61	»	»	»
29-III-1973	1 + 2	36,3	35,2	1,7	3,0	0,29	7	2,36	non rejetée
»	3	13,3	10,4	1,3	1,3	1,56	»	»	»
»	4	12,0	16,0	1,4	3,7	0,92	»	»	»
»	5	13,3	13,0	0,8	2,1	0,10	»	»	»
»	6	18,3	13,4	3,6	1,8	1,30	»	»	»
»	7	19,5	12,0	5,0	0,8	1,66	»	»	»
»	8	26,7	24,0	3,8	2,5	0,58	»	»	»

TABLEAU VII. — Durées moyennes, en jours, des différents stades du développement postembryonnaire de *Anahita aculeata*, d'après l'ensemble des individus élevés (qu'ils aient ou non atteint l'état adulte).

	STADE 1 + STADE 2	STADE 3	STADE 4	STADE 5	STADE 6	STADE 7	STADE 8	STADE 9	STADE 10
Durée moyenne	35,4	21,3	15,7	13,6	15,2	17,8	22,9	23,3	23,6
Erreur-standard de la moyenne	1,3	1,5	1,0	0,5	1,1	0,8	0,9	1,1	3,9
Nombre de mesures	56	53	45	46	45	41	36	25	5

7. Durée du cycle biologique

Les résultats qui précèdent montrent que toutes les étapes du cycle biologique de *A. aculeata* ont des durées qui varient parfois considérablement d'un individu à l'autre. Nous ne pouvons donc fournir qu'un ordre de grandeur de la durée du cycle en totalisant les valeurs moyennes obtenues pour ses différentes parties.

TABLEAU VIII. — Durée de la vie adulte chez *Anahita aculeata* (observations en élevage).

CATÉGORIE	DURÉE DE VIE MOYENNE (en jours)	NOMBRE D'OBSERVATIONS	VALEURS EXTRÊMES OBSERVÉES (en jours)
Femelles ayant eu une descendance	236,0	13	71 — 350
Femelles accouplées mais sans descendance	83,5	8	34 — 169
Mâles	126,3	17	18 — 191

Considérons un cocon pondu à un temps t . L'éclosion se produira à $t + 23$ jours environ ; les premiers mâles (stade 8) apparaîtront vers $t + 142$ jours, les mâles et les femelles de stade 9 vers $t + 165$ jours, les mâles et les femelles de stade 10 vers $t + 188$ jours, les femelles de stade 11 vers $t + 212$ jours. Des accouplements auront lieu essentiellement entre $t + 165$ et $t + 188$ jours. En supposant que la fécondation soit en moyenne possible une semaine après l'arrivée à l'état adulte, et le délai moyen entre la fécondation et la ponte étant de 14 jours, les pontes auront lieu en majeure partie entre $t + 186$ et $t + 209$ jours, soit environ 6 à 7 mois après la ponte précédente.

Ce résultat paraît compatible avec les données tirées des observations faites sur le terrain (fig. 4 et 5) : les périodes où sont observées les densités maximales d'adultes sont, en effet, distantes de 5 à 7 mois environ ; on peut donc admettre qu'elles correspondent à des générations successives, le cycle durant plus longtemps lorsqu'il se déroule pour une bonne part pendant la grande saison sèche (décembre-février).

III. LA CROISSANCE

1. La croissance linéaire

Nous avons choisi de caractériser la croissance linéaire par l'étude de la longueur L du céphalothorax, mesurée sur les exuvies récoltées après les mues et conservées en alcool à 70°. Plusieurs raisons justifient ce choix. En premier lieu la longueur totale du corps ne peut être utilisée, étant donné qu'un même individu peut présenter d'importantes variations des dimensions de son abdomen. En second lieu la longueur de la capsule céphalothoracique est bien moins modifiable que sa largeur en cas de déformation. Par ailleurs, notre but est d'établir des comparaisons avec les animaux récoltés sur le terrain ; or ceux-ci, du fait des nombreuses manipulations subies (capture, tris successifs), ont le plus souvent perdu plusieurs de leurs pattes, ce qui rend impossible une étude biométrique des appendices.

Les résultats obtenus sont réunis dans le tableau IX et représentés dans la figure 7. C'est seulement pour le stade 11 que nous n'avons pas obtenu en élevage un nombre d'individus suffisant pour fournir des données significatives.

TABLEAU IX. — Croissance linéaire de *Anahita aculeata*.

STADE	NOMBRE DE MESURES	LONGUEUR CÉPHALOTHORACIQUE MOYENNE L (m m)	ERREUR-STANDARD DE L	INTERVALLE DE CONFIANCE DE L (95 %)	ÉCART-TYPE DE LA DISTRIBUTION DE L	INTERVALLE DE CONFIANCE DE L (95 %)
1	40	0,69	0,006	0,67 — 0,70	0,04	0,61 — 0,77
2	35	0,93	0,005	0,92 — 0,94	0,03	0,87 — 0,99
3	40	1,10	0,008	1,08 — 1,12	0,05	1,00 — 1,20
4	37	1,36	0,013	1,33 — 1,39	0,08	1,20 — 1,52
5	28	1,71	0,019	1,67 — 1,75	0,10	1,51 — 1,91
6	27	2,16	0,019	2,12 — 2,20	0,10	1,96 — 2,36
7	24	2,66	0,043	2,57 — 2,75	0,21	2,24 — 3,08
8	19	3,34	0,055	3,23 — 3,45	0,24	2,86 — 3,82
9	10	4,01	0,104	3,80 — 4,22	0,33	3,35 — 4,67
10	6	4,68	0,110	4,46 — 4,90	0,27	4,14 — 5,22

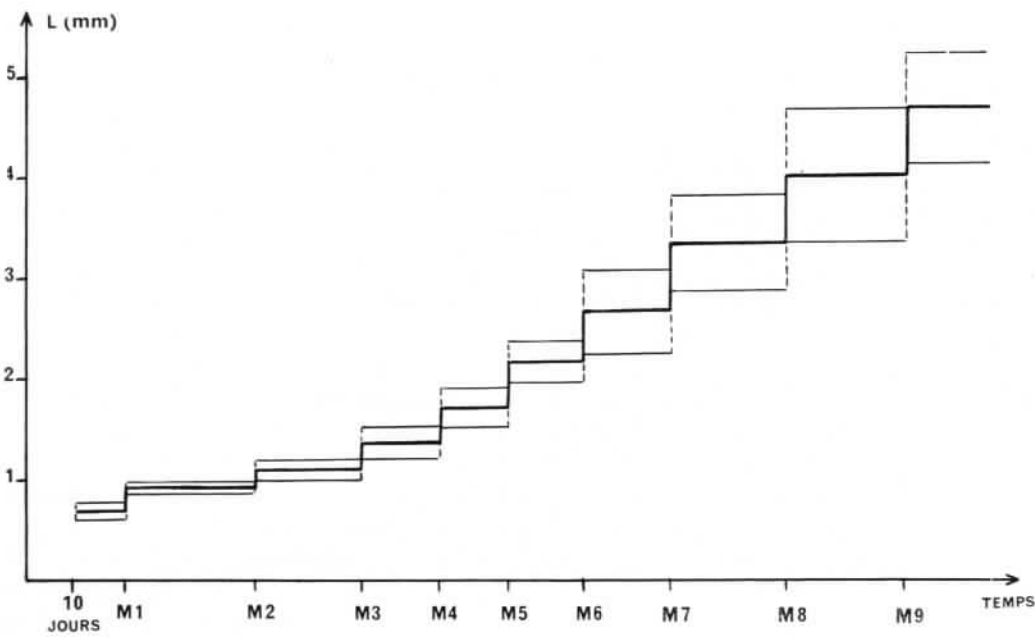


FIG. 7. — Croissance de la longueur L du céphalothorax chez *A. aculeata* en élevage. Traits épais : valeurs moyennes de L ; traits fins : limites des intervalles de confiance de L (sécurité : 95 %).

Les intervalles de confiance de la moyenne de L , d'un stade au suivant, ne se chevauchent pas (sécurité : 95 %). La variabilité de L reste faible jusqu'au stade 6 ; à partir du stade 7 elle augmente fortement (doublement de l'écart-type) et les intervalles de confiance de L (sécurité : 95 %) se recouvrent largement, ce qui n'était pas le cas pour les stades antérieurs.

Afin de voir dans quelle mesure la taille des individus d'élevage est comparable à celle des individus récoltés dans la nature, nous avons mesuré L sur la totalité des exemplaires capturés lors des échantillonnages par quadrats de 25 m² effectués sous la direction de Y. et D. GILLON ; ces prélèvements ont été faits d'une part en savane brûlée en janvier et d'autre part en savane protégée des feux (au minimum 12 quadrats mensuels d'octobre 1964 à mars 1966). 3 482 individus ont été mesurés ; les résultats sont présentés sous forme d'histogramme (fig. 8).

Les plus jeunes individus ont très probablement été d'autant mieux capturés que leur taille est plus grande, ce qui expliquerait l'allure ascendante de la première partie de l'histogramme, jusqu'à $L = 2,20$ mm. On observe cependant des pics dans les intervalles 1,00-1,09 mm, 1,30-1,39 mm, 1,60-1,89 mm et 2,00-2,19 mm ; pour le stade 3 la correspondance avec les données d'élevage n'est pas très bonne, mais elle est très satisfaisante pour

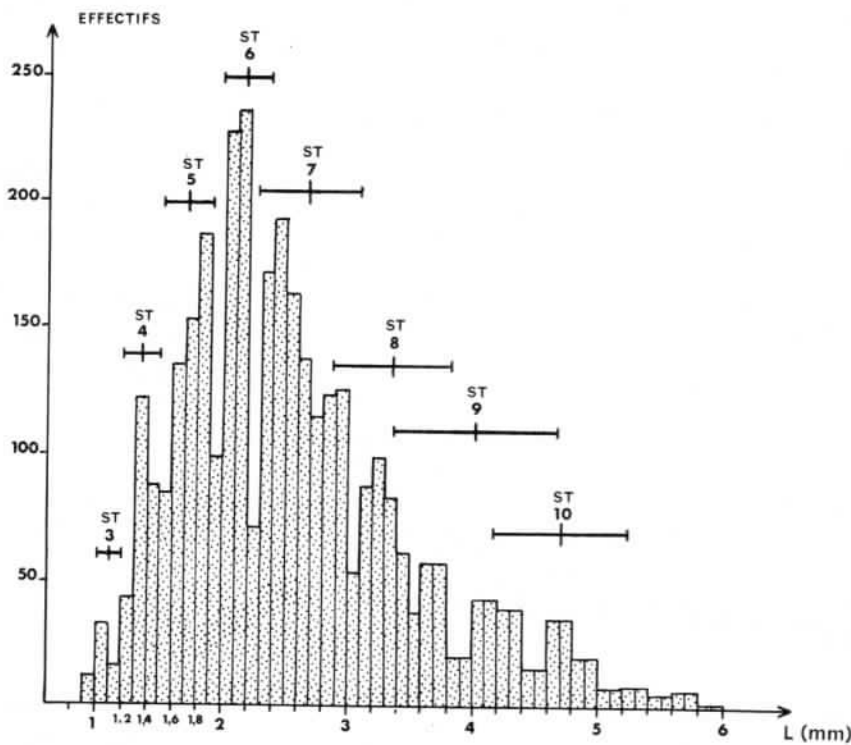


FIG. 8. — Histogramme des fréquences de la longueur L du céphalothorax chez les individus de *A. aculeata* récoltés sur le terrain et intervalles de confiance de L (sécurité : 95 %) établis d'après les données d'élevage pour les stades 3 à 10.

les stades 4,5 et 6. A partir du stade 7 les faits sont un peu moins clairs, ce qui est normal compte tenu de la plus grande variabilité de L signalée plus haut. On observe cependant des effectifs élevés pour les mesures comprises entre 2,30 et 2,99 mm, puis entre 3,10 et 3,79 mm, intervalles contenus dans les intervalles de confiance de L correspondant aux stades 7 et 8. Pour les stades 9 et 10, malgré la forte variabilité de L et la faiblesse des effectifs capturés, on observe un pic dans l'intervalle 4,00-4,39 mm et un autre entre 4,60 et 4,69 mm, donc dans des intervalles contenant les valeurs moyennes de L obtenues en élevage pour ces stades.

Ces faits permettent de penser que les résultats de l'élevage représentent convenablement la croissance linéaire moyenne des animaux vivant dans la nature.

2. La croissance pondérale en élevage

Le poids frais d'un certain nombre d'individus élevés isolément a été mesuré après chaque mue, avant toute prise de nourriture. La tableau X compare les croissances pondérales moyennes chez le mâle et chez la femelle. Jusqu'au stade 6 les différences observées ne sont pas significatives (sécurité : 95 %) mais elles le deviennent à partir du stade 7. On notera cependant qu'au stade 8 les moyennes observées ne sont pas significativement différentes et que d'ailleurs, au risque de 1 %, l'hypothèse nulle (poids frais moyens non significativement différents) ne peut être rejetée dans aucun cas. Il y a de fait une assez grande variabilité individuelle du poids frais, en particulier à partir du stade 8.

Il nous paraît cependant préférable de considérer indépendamment les croissances pondérales des mâles et des femelles, du moins à partir du stade 7 ; il est possible, en effet, que la forte variabilité individuelle observée masque une différence réelle que des mesures faites en plus grand nombre permettraient de mieux repérer. Les résultats sont présentés dans le tableau XI. La valeur correspondant au stade 2 a été obtenue en pesant des individus venant d'effectuer la première mue hors cocon par lots de 10 ou 11, mais pour l'instant nous n'avons pas pris le risque de manipuler des individus de stade 1 pour déterminer leur poids. Pour les stades 3 à 6 nous avons tenu compte de tous les individus pesés, même si leur développement entier n'a pas été obtenu. Les résultats sont également représentés graphiquement (fig. 9).

La teneur en eau moyenne a été estimée en comparant les poids frais et les poids secs de quelques individus de tailles diverses, pris sur le terrain ou provenant de l'élevage (huit mesures effectuées) ; elle est d'environ 75 %, valeur du même ordre que celles qui ont été trouvées chez d'autres araignées (MILLOT et FONTAINE, 1930 ; STEWART et MARTIN, 1970 ; CÉLÉRIER, 1971a ; EDGAR, 1971 ; RAKOTOVAO et RAHANDRAHA, 1973 ; VOLLMER et MACMAHON, 1974). Le tableau XII présente l'évolution du poids sec moyen calculé en admettant donc qu'il représente 25 % du poids frais. Il est alors possible de fournir de premières estimations de la production individuelle de croissance par stade (tabl. XIII) et des vitesses de croissance par stade (tabl. XIV). Soulignons toutefois que pour l'instant nous n'avons pris en considération ni les exuvies ni la production de soie ; celle-ci est d'ailleurs très réduite en dehors de la période de fabrication des cocons. Il en sera tenu compte ultérieurement pour l'établissement des bilans énergétiques précis, comme cela a déjà été fait pour une autre espèce (CÉLÉRIER, 1971a et b).

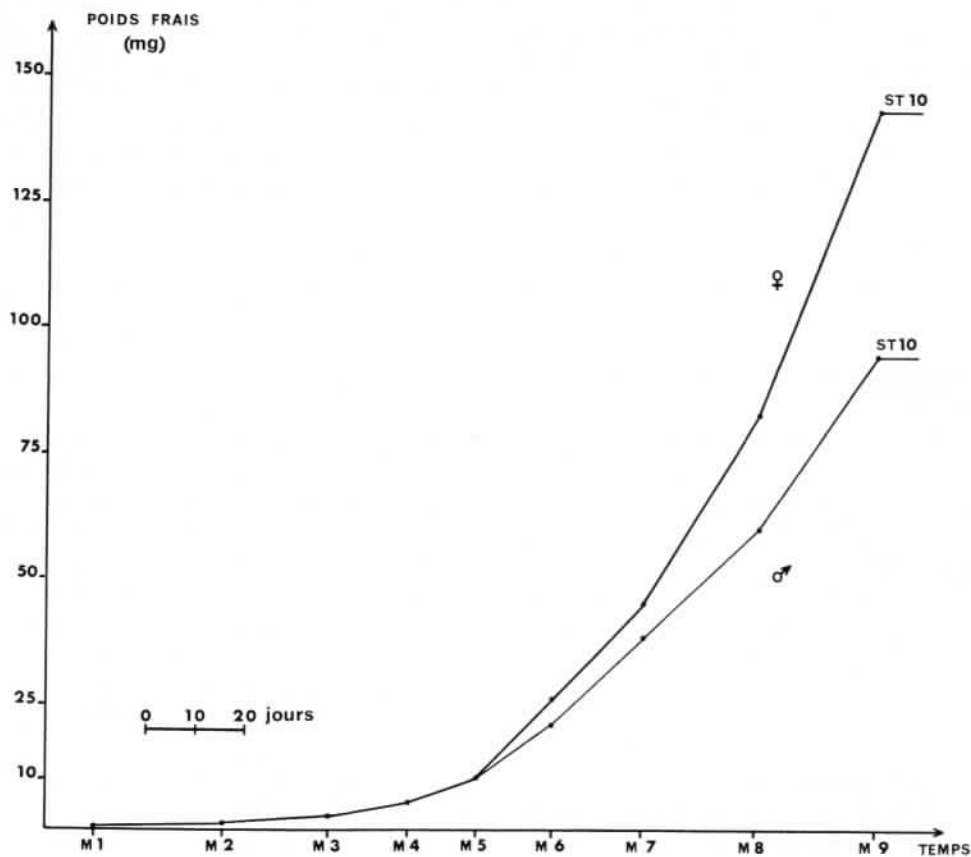


FIG. 9. — Croissance pondérale moyenne de *A. aculeata* en élevage, pour des individus devenant adultes à la 9^e mue.

TABLEAU X. — Comparaison des croissances pondérales moyennes du mâle et de la femelle de *Anahita aculeata*, d'après les individus dont le développement complet a été suivi stade par stade (à partir du stade 4).

	STADE 4	STADE 5	STADE 6	STADE 7	STADE 8	STADE 9	STADE 10
Poids frais moyen en début de stade (mg)							
♂	2,6	5,6	10,6	21,8	38,7	60,4	94,6
♀	2,5	5,4	11,0	26,2	45,0	83,0	143,3
t de Student	0,68	0,35	0,44	2,43	1,89	2,48	2,82
Nombre de degrés de liberté	8	18	18	19	19	17	11
Valeurs limites de t							
95 %	2,31	2,10	2,10	2,09	2,09	2,11	2,20
99 %	3,35	2,88	2,88	2,86	2,86	2,90	3,11

TABLEAU XI. — Croissance pondérale moyenne de *Anahita aculeata* en élevage à partir du premier stade alimentaire : évolution du poids frais moyen en début de stade, avant toute prise de nourriture.

STADES	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Poids frais (mg)	0,7	1,3	2,6	5,5	10,4	21,8 26,2	38,7 45,0	60,4 83,0	94,6 143,3	— 178,2
Nombre d'individus pesés	71	8	12	24	23	11 ♂ 10 ♀	12 ♂ 9 ♀	9 ♂ 10 ♀	4 ♂ 9 ♀	— 2 ♀

TABLEAU XII. — Évolution du poids sec moyen des *Anahita aculeata* en début de stade (valeurs calculées en admettant une teneur en eau de 75 % et arrondies à la première décimale).

STADES	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Poids sec (mg)	0,2	0,3	0,7	1,4	2,6	5,4 6,5	9,7 11,2	15,1 20,7	23,6 35,8	— 44,5

TABLEAU XIII. — Estimation de la production individuelle de croissance par stade chez *Anahita aculeata* en élevage (compte non tenu des exuvies).

STADES	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Production (en mg de poids sec)	0,1	0,4	0,7	1,2	2,8 3,9	4,3 4,7	5,4 9,5	8,5 15,1	— 8,7	— —

TABLEAU XIV. — Estimation de la vitesse de croissance par stade chez *Anahita aculeata* en élevage.

STADES	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Vitesse de croissance (en mg sec par jour)	♂	0,004	0,019	0,045	0,088	0,184	0,242	0,236	0,365	—
	♀					0,257	0,264	0,415	0,648	0,369

3. Évolution du poids pendant la vie adulte

Une fois l'état adulte atteint, le poids des mâles varie très peu : l'observation régulière de quelques individus nous a fait constater des variations d'une pesée à l'autre de l'ordre de quelques milligrammes seulement.

Il semble que, vers la fin de leur existence, les mâles aient perdu un peu par rapport à leur poids pesé après la mue imaginale ; nous ne disposons malheureusement pas d'assez de mesures pour savoir s'il s'agit ou non de différences significatives qui permettraient de caractériser une période de sénilité.

Les faits sont évidemment très différents chez les femelles. Après la mue imaginale les femelles continuent de s'alimenter et grossissent au point d'atteindre généralement le double de leur poids initial, sinon plus : celui-ci est de l'ordre de 165 mg (moyenne calculée sans distinction de stades sur 12 individus) ; quelques semaines après, le poids peut dépasser 350 mg. La ponte représente une perte de poids pouvant atteindre 100 mg environ.

4. Croissance pondérale sur le terrain

Des individus de taille variée ont été récoltés sur le terrain et pesés vivants immédiatement après, puis conservés en alcool à 70°. La longueur L de leur céphalothorax a été ensuite mesurée. Nous avons alors calculé le coefficient de corrélation r entre y , la racine cubique du poids frais exprimé en mg, et L exprimée en mm, d'une manière analogue à ce qui a été fait pour d'autres organismes (GILLON, 1973).

La valeur obtenue à partir des 133 individus étudiés est $r = 0,98$. Ce coefficient de corrélation élevé nous autorise à écrire une relation linéaire entre y et L . La figure 10 représente d'une part les points expérimentaux, d'autre part l'axe majeur réduit correspondant dont l'équation est :

$$y = \sqrt[3]{\text{poids frais}} = L - 0,1$$

Cette relation permet d'estimer y , puis le poids frais, en connaissant L . Le poids sec peut être ensuite calculé en tenant compte d'une teneur en eau moyenne de 75 %. L'utilisation d'une relation linéaire entre longueur et racine cubique du poids nous paraît plus pratique que celle d'une relation de la forme $z = cx^k$ entre poids et longueur comme l'a fait BREMEYER (1967a et b).

Disposant de la relation établie plus haut à partir d'animaux prélevés sur le terrain, nous pouvons estimer le poids frais stade par stade en prenant pour L ses valeurs moyennes établies en élevage, dont nous avons vu qu'elles sont compatibles avec la taille des animaux pris dans leur milieu. Les individus qui ont servi à établir la relation entre y et L ont été capturés sans que bien entendu l'on connaisse leur âge, donc pour chacun à un moment indéterminé par rapport à sa dernière mue. Les valeurs obtenues par utilisation de la relation $y = L - 0,1$ doivent par conséquent être considérées comme des *estimations du poids frais moyen à mi-stade sans distinction de sexe*.

Pour comparer l'évolution pondérale estimée sur le terrain avec celle qui a été observée en élevage, nous devons donc déterminer le poids frais moyen à mi-stade en élevage : celui-ci

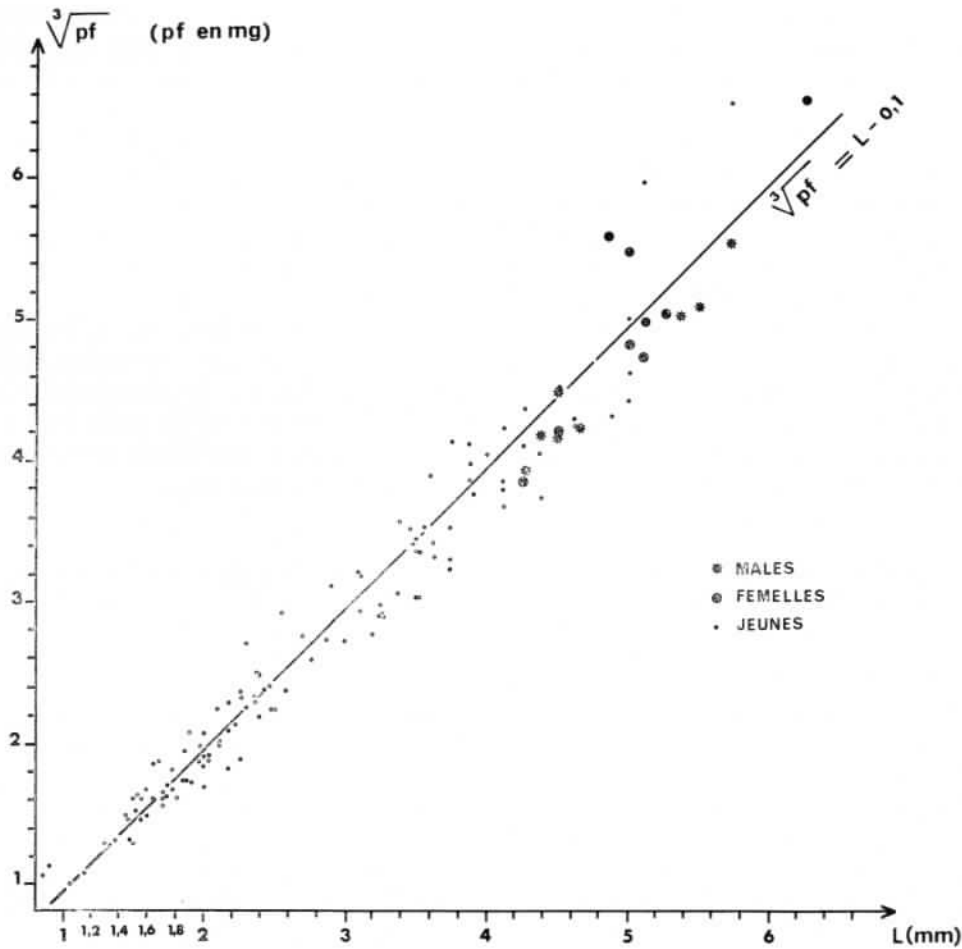


FIG. 10. — Relation entre la longueur L du céphalothorax et la racine cubique du poids frais chez des individus de *A. aculeata* récoltés sur le terrain. La droite tracée est l'axe majeur réduit.

est obtenu en ajoutant au poids moyen en début de stade la moitié de l'augmentation de poids constatée au début du stade suivant. Il s'agit évidemment d'une approximation faite en admettant la linéarité de la croissance pondérale entre deux stades successifs. Dans le cas des stades 7, 8, 9 et 10 nous avons estimé le poids moyen en début de stade d'un individu de sexe non précisé par la demi-somme des poids moyens calculés séparément pour les mâles et les femelles.

Le tableau XVI présente les résultats obtenus. Il permet de constater des différences importantes entre évolutions pondérales moyennes sur le terrain et en élevage : pour un même stade le poids frais en élevage peut atteindre le double du poids frais sur le terrain.

Deux explications de ces différences peuvent être proposées, qui d'ailleurs ne s'excluent pas. En premier lieu, il est possible que les animaux d'élevage soient trop nourris par rapport à ce qu'ils consommeraient sur le terrain. En deuxième lieu, même si les consommations

en élevage et dans la nature sont équivalentes, les animaux d'élevage ont certainement une activité plus réduite (déplacements limités, pas de recherche de proies) de sorte que l'énergie non dépensée en activités locomotrices peut se trouver stockée sous forme de réserves.

Nous avons cherché à vérifier le bien-fondé de cette deuxième explication en nous appuyant sur les travaux de MIYASHITA (1969), auteur qui a étudié l'effet de l'activité locomotrice sur l'intensité des échanges respiratoires de la Lycose *Lycosa t-insignita*. Cette espèce est d'une taille comparable à celle de *A. aculeata*, puisque des individus récoltés sur le terrain pèsent de l'ordre de 30 à 60 mg, ce qui correspond aux poids moyens d'individus de *A. aculeata* de stade 8 ou 9 pris dans leur milieu.

Le tableau XV regroupe les résultats les plus importants de MIYASHITA. Le rejet de gaz carbonique a été mesuré chez des individus au repos ou au contraire obligés à se déplacer continuellement par une balle en plastique roulant dans la chambre respirométrique agitée sans arrêt. Les résultats ont été exprimés en μl de CO_2 rejetés par mg de poids frais et par heure puis transposés en cal/mg/h, en admettant que le QR a une valeur de 0,85 et que 1 μl de CO_2 rejeté correspond à une dépense d'énergie de 0,00572 cal.

TABLEAU XV. — Dépenses énergétiques au repos et en activité de déplacement chez des femelles subadultes de *Lycosa t-insignita* à différentes températures (d'après MIYASHITA, 1969).

TEMPÉRATURE (°C)	DÉPENSES ÉNERGÉTIQUES (cal/mg frais/h)		
	au repos	en activité de déplacement	différence
15	0,0007	0,0046	0,0039
20	0,0012	0,0060	0,0048
25	0,0021	0,0073	0,0052
30	0,0029	0,0097	0,0068

Si l'excédent de poids observé chez un individu de *A. aculeata* vivant en élevage correspond à ce qui aurait été dépensé s'il avait eu une activité locomotrice normale, il est intéressant d'en calculer l'équivalent énergétique, de le rapporter au mg de poids frais de l'individu (mais en considérant le poids que celui-ci aurait eu sur le terrain) et ensuite de diviser le résultat obtenu par le nombre d'heures écoulées depuis la dernière mue subie.

Pour chaque stade nous avons donc exprimé l'excédent de poids en mg de matière sèche, en admettant une teneur en eau de 75 %, puis calculé son équivalent calorifique, en admettant l'équivalence 1 mg sec = 5 cal, valeur voisine de celles qui ont été mesurées chez diverses araignées (EDGAR, 1971; CÉLÉRIER, 1971a). La valeur obtenue a été ensuite divisée par le poids frais (en mg) à mi-stade d'un individu vivant sur le terrain, et enfin par la moitié de la durée du stade, exprimée en heures. Les résultats obtenus sont indiqués dans la dernière colonne du tableau XVI.

TABLEAU XVI. — Comparaison de l'évolution pondérale moyenne de *Anahita aculeata* en élevage et sur le terrain.

STADES	POIDS FRAIS MOYEN à MI-STADE (mg)		DIFFÉRENCE			ÉQUIVALENT CALORIFIQUE (par mg de poids frais et par heure)
	élevage	terrain	en % du poids frais en élevage	en % du poids frais sur le terrain	en valeur absolue (mg frais)	
2	1,0	0,7	30,0	42,9	0,3	0,0018
3	2,0	1,0	50,0	100,0	1,0	0,0049
4	4,0	2,0	50,0	100,0	2,0	0,0066
5	8,0	4,2	47,5	90,5	3,8	0,0069
6	17,0	8,7	48,8	95,4	8,3	0,0065
7	32,0	16,8	47,5	90,5	15,2	0,0053
8	56,0	34,0	39,3	64,7	22,0	0,0029
9	100,0	59,8	40,2	67,2	40,2	0,0030
10	153,3	96,1	37,3	59,5	57,2	0,0026

On constate une bonne concordance des ordres de grandeur entre les valeurs que nous avons calculées et celles de MIYASHITA. Si l'on compare les valeurs trouvées pour les stades 8, 9 et 10 de *A. aculeata*, donc pour des individus adultes ou subadultes, à celles que fournit MIYASHITA pour une température de 25°C (rappelons que *A. aculeata* a été élevée à $26 \pm 2^\circ\text{C}$), on constate néanmoins que celles-ci sont environ deux fois plus élevées. Nous voyons à cela deux explications convergentes : d'une part la dépense énergétique calculée par MIYASHITA correspond à une activité locomotrice intense, puisque l'auteur indique que les animaux couraient avec excitation pendant plus des deux tiers du temps de mesure ; d'autre part notre mode de calcul implique l'hypothèse d'une activité locomotrice égale dans le temps, alors qu'elle est plus probablement concentrée sur certaines parties du cycle nyctéméral. D'après les observations faites sur le terrain, les Ctenidae semblent être en effet plutôt nocturnes, ce que suggèrent aussi les résultats de piégeage (BLANDIN, 1974).

Nous considérons donc comme plausible l'hypothèse selon laquelle l'excédent de poids observé chez les individus d'élevage par rapport aux individus récoltés sur le terrain correspond au stockage d'une énergie qui dans la nature aurait été dépensée en activités locomotrices normales. Ceci nous paraît très important, car nous pouvons ainsi admettre que dans nos élevages les animaux n'ont pas été « sur-nourris », mais qu'au contraire leur consommation en élevage est représentative de leur consommation dans la nature, l'énergie assimilée étant seulement utilisée différemment.

Les valeurs indiquées dans la dernière colonne du tableau XVI peuvent en conséquence être considérées comme des estimations des dépenses énergétiques horaires moyennes par unité de poids frais. Ces estimations devront faire ultérieurement l'objet d'un contrôle

expérimental direct en suivant une méthodologie comparable à celle de MIYASHITA. Elles fournissent, en attendant, des ordres de grandeur et suggèrent des différences prononcées entre stades.

CONCLUSION

Le cycle de l'araignée tropicale *Anahita aculeata* et divers aspects quantitatifs de sa croissance ont été décrits à partir d'un élevage réalisé dans des conditions voisines de celles du milieu naturel de l'espèce. Des données ont été obtenues qui permettront la détermination du bilan énergétique des populations naturelles après analyse de leur dynamique. Cependant, la transposition au terrain des résultats d'élevage doit être menée avec prudence, comme l'a montré la comparaison des croissances pondérales observées en élevage et estimées sur le terrain : les comportements sont nécessairement modifiés en élevage (réduction de l'activité locomotrice), ce qui se traduit par une utilisation différente de l'énergie assimilée.

Le présent travail sera prolongé par une étude plus fine du bilan énergétique individuel dans lequel il sera tenu compte des productions correspondant aux exuvies et à la soie (cette dernière limitée en fait à la fabrication des cocons). Les dépenses de maintenance devront être mesurées dans différentes conditions d'existence, afin de contrôler le bien-fondé de la comparaison faite avec les résultats de MIYASHITA. L'étude du bilan énergétique individuel exigera également la détermination précise des valeurs calorifiques des tissus de *A. aculeata* et de leurs variations éventuelles. Par ailleurs l'étude complète de la production de *A. aculeata* comprendra la détermination de la production de reproduction, sur laquelle nous manquons encore de données, car nous n'avons pas pris le risque de sacrifier des pontes avant d'avoir totalement réussi nos élevages.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BLANDIN, P., 1971. — Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : observations préliminaires sur le peuplement aranéologique. *Terre Vie*, **2** : 218-239.
- 1974. Les peuplements d'araignées de la savane de Lamto. In : Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). III. Les Invertébrés épigés. *Bull. liaison Chercheurs Lamto*, Labo. Zool. ENS éd., Paris, n° spécial, 3 : 107-135.
- BREMEYER, A., 1967a. — Preliminary data for estimating the biological production of wandering spiders. In : Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems, K. Petruszewicz Ed., Warszawa, Krakow : 821-834.
- 1967b. — Correlations between dry weight of spiders and their length and fresh weight. *Bull. Acad. pol. Sci.*, Warszawa, **15** (5) : 263-265.
- CANARD, A., 1973. — Contribution à la connaissance de la taxonomie, du cycle de développement et de la croissance de la Néphile de Madagascar (Araneida : Argiopidae). Thèse 3^e Cycle, Université de Paris VI : 206 p.
- CÉLÉRIER, M.-L., 1971a. — Recherches sur le bilan énergétique d'un Arthropode carnivore : *Tegenaria saeva* Bl. (Araneida : Agelenidae). Thèse 3^e Cycle, Université de Paris VI : 87 p.
- 1971b. — Développement et consommation alimentaire d'une Araignée : *Tegenaria saeva* Bl. (Agelenidae). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, série D, **272** : 3202-3205.

- 1974. — Bilan énergétique de quelques espèces d'Araignées de la savane de Lamto. In : Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). III. Les Invertébrés épigés. *Bull. liaison Chercheurs Lamto*, Labo. Zool. ENS éd., Paris, n° spécial, 3 : 137-145.
- CHRISTOPHE, T., 1974. — Étude écologique du peuplement d'Araignées d'une litière de Châtaigneraie (Forêt de Montmorency, Val d'Oise). *Publ. Labo. Zool. ENS* (rue d'Ulm, Paris), 3 : 130 p.
- EDGAR, W.-D., 1971. — Aspects of the Ecological Energetics of the Wolf Spider *Pardosa* (*Lycosa*) *lugubris* (Walckenaer). *Oecologia* (Berl.), 7 : 136-154.
- GILLON, Y., 1973. — Étude écologique quantitative d'un peuplement acridien en milieu herbacé tropical. Thèse de Doctorat d'État, Université de Paris VI, 323 p., 109 fig., 55 tabl.
- MILLOT, J., et M. FONTAINE, 1937. — La teneur en eau des Aranéides. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 62 (2) : 113-119.
- MIYASHITA, K., 1969. — Effects of Locomotory Activity, Temperature and Hunger on the Respiratory Rate of *Lycosa t-insignita* Boes. et Str. (Araneae : Lycosidae). *Appl. Ent. Zool.*, 4 (3) : 105-113.
- RAKOTOVAO, L. H., et T. RAHANDRAHA, 1973. — Variations de la teneur en eau et du taux lipidique en fonction de l'état physiologique de *Nephila madagascariensis* femelle adulte. *C. r. hebdom. Séanc. Acad. Sci., Paris, D*, 277 : 1517-1520.
- STEWART, D. M., et A. W. MARTIN, 1970. — Blood and fluid balance of the common Tarantula, *Dugesia hentzi*. *Z. vergl. Physiol.*, 70 : 223-246.
- VACHON, M., 1957. — Contribution à l'étude du développement postembryonnaire des Araignées. Première note : généralités et nomenclature des stades. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 82 : 337-354.
- VOLLMER, A. T., et J. A. MACMAHON, 1974. — Comparative water relations of five species of spiders from different habitats. *Comp. Biochem. Physiol.*, 47A : 753-765.

Manuscrit déposé le 25 mai 1976.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3^e sér., n° 462, mai-juin 1977,
Écologie générale 37 : 85-107.

Achévé d'imprimer le 30 juillet 1977.