

TABLEAU LXXX

Estimation de l'âge (en jours) de la 2<sup>e</sup> à la 11<sup>e</sup> mue, des individus de Brevilabus gilloni issus de pontes différentes.

Date d'éclosion	M <sub>2</sub>	M <sub>3</sub>	M <sub>4</sub>	M <sub>5</sub>	M <sub>6</sub>	M <sub>7</sub>	M <sub>8</sub>	M <sub>9</sub>	M <sub>10</sub>	M <sub>11</sub>
12.IV.1974	70,6	82,9	108,3	134,3	157,3	195,8	256,8	304,3	335,3	367,3
3.II.1975	36,4	47,7	59,2	73,4	94,3	122,6	148,3	174,6	202,1	
17.II.1975	35,9	48,1	68,1	96,4	115,7	139,7				
7.II.1975	58,7	82,7	100,7							
10.III.1975	30,2	53,2	65,2	78,2	101,2	121,2	163,2			

Indépendamment du nombre de mues jusqu'à l'état adulte, les mâles et les femelles d'un même cocon présentent des durées de développement postembryonnaire du même ordre de grandeur, ; ces durées sont donc variables pour un même stade d'arrivée à l'état adulte et les valeurs se recouvrent largement d'un stade au suivant (tabl. LXXIX). Ainsi le mâle et la femelle nés en 1974 se sont développés pratiquement dans le même temps, le premier en effectuant 9 mues et la seconde deux de plus. Les individus qui subissent le plus grand nombre de mues ne sont pas nécessairement ceux dont le développement est le plus long : de la ponte éclos le 3.II.1975, deux mâles ont mis plus longtemps pour effectuer 8 mues que le mâle et la femelle qui en ont fait 9, et le temps de développement de l'un de ces mâles est semblable à celui de la femelle devenue adulte au stade 11.

Au total, les données fournies par le tableau LXXIX ne permettent pas de conclure que la durée du développement est d'autant plus longue que le nombre de mues est plus grand, et nous avons estimé l'âge des individus de B. gilloni en additionnant les valeurs des durées moyennes des intermues (tabl. LXXX). Ainsi, dans le cas d'un développement lent, l'état adulte peut être atteint en 304, 335 ou 367 jours selon que la mue imaginaire est la mue 9, 10 ou 11, et en 148, 175 et 202 jours selon que la mue imaginaire est la 8, 9 ou 10 pour des individus à développement rapide.

Des juvéniles capturés en cours de développement ont été mis en élevage. Leur stade au moment de leur capture a été estimé en comparant à celles des individus nés en élevage les longueurs céphalothoraciques des exuvies collectées au long du développement et des cadavres des adultes obtenus. Ainsi, des jeunes ramassés dans la nature aux stades 4, 5, 6 ou 7 et mis en élevage en juin et juillet 1974 ont présenté des durées d'intermue en moyenne supé-

TABLEAU LXXXI

Stades d'arrivée à l'état adulte dans les différents élevages de Brevilabus gilloni.

	Nombre d'adultes							
	Stade 9		Stade 10		Stade 11		Stade 11	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Cocon éclos 12.IV.1974			1					1
Cocon éclos 3.II.1975	2		1	1	1	1		
Individus arrivés au laboratoire en juin et juillet 1974			7	1	5	4		4
Individus arrivés au laboratoire en novembre 1974			4		12	5		9
Individus arrivés au laboratoire en novembre et décembre 1975			3	1	5	6	1	2
Total	2		16	3	23	16	1	16

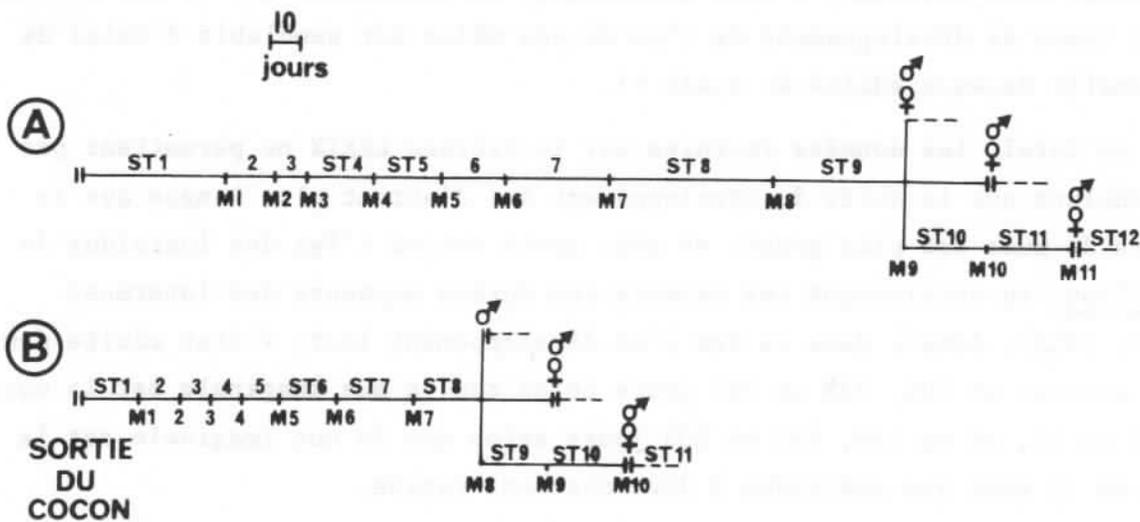


Fig. 66. Déroutements lent (A) et rapide (B) du développement postembryonnaire de *Brevilabus gilloni* en élevage.

rieures à un mois, tout comme d'autres juvéniles élevés au laboratoire après leur capture en novembre et décembre 1975 aux stades 7, 8, 9 ou 10. En revanche, des jeunes capturés en novembre 1974 et élevés à partir des stades 8 et 9 ont terminé leur développement avec une durée moyenne d'intermue plus courte que celle des individus précédents, de l'ordre de 3 semaines environ. Ces derniers, ont également commencé à effectuer des mues trois semaines en moyenne après leur arrivée au laboratoire, tandis que les autres jeunes de B. gilloni ont attendu un mois (annexe 36). Il y a donc aussi parmi ces araignées prises sur le terrain des individus qui se développent rapidement et d'autres plus lentement. Les valeurs moyennes des durées d'intermues dans les deux catégories sont d'ailleurs comparables à celles qui ont été obtenues chez les individus nés en élevage (annexes 35 et 36).

C'est au stade 11 que les B. gilloni arrivent le plus fréquemment à l'état adulte, mais les mâles peuvent devenir adultes aux stades 9, 10, 11 et exceptionnellement 12, les femelles aux stades 10, 11 et 12 (tabl. LXXXI). La mue imaginale des femelles est le plus souvent la mue 10 ou la mue 11, tandis que celle des mâles est la mue 9 ou la mue 10 (tabl. LXXXI). En moyenne les femelles effectuent donc une mue de plus que les mâles. Parmi les individus nés en élevage figurent des mâles de stade 9 alors qu'il n'y en a pas dans les élevages d'individus capturés en cours de développement.

La figure 66 schématise le déroulement du développement postembryonnaire après la sortie du cocon ; elle a été construite en admettant que la durée du développement est d'autant plus longue que le nombre de mues effectuées est plus grand. Les durées des stades sont les durées moyennes observées pour les individus à développement lent éclos le 12.IV.1974 et pour les individus à développement rapide éclos le 3.II.1975.

#### ● La vie adulte

Dans la nature, les accouplements doivent avoir lieu très rapidement après les mues imaginales, puisqu'ils sont possibles dès les jours qui suivent l'arrivée à l'état adulte (tabl. LXXVII).

Parmi les femelles d'élevages et celles capturées en 1974 à la moitié de leur développement ou deux ou trois stades avant l'arrivée à l'état adulte, la vie est la plus longue chez les femelles qui ont pondu et elle augmente avec le nombre de cocons produits. Une femelle qui pond 2 ou 3 cocons vit trois fois plus longtemps qu'une femelle vierge (tabl. LXXXII). Cepen-

dant des femelles capturées en novembre 1975, trois ou quatre stades avant la mue imaginale, et accouplées en captivité, ont vécu ensuite sans produire de pontes presque aussi longtemps que les femelles du groupe précédent qui en ont pondu deux ou trois. Au contraire, parmi 42 femelles arrivées adultes en février et avril 1974, mars 1975, et mars 1977, on trouve des durées de vie adulte comparables à celles des femelles accouplées au laboratoire (tabl. LXXXII). Une femelle fécondée deux semaines après sa mue imaginale pondra un premier cocon 17 jours après, puis un second 39 jours plus tard. A l'éclosion de ses pontes elle aura vécu respectivement 54 et 93 jours. En élevage, les femelles meurent donc en moyenne peu de temps après l'éclosion de leur dernier cocon (tabl. LXXXII).

TABLEAU LXXXII

Durée de la vie adulte chez Brevilabus gilloni en élevage.

Catégorie d'individus		Durée moyenne de la vie adulte (jours)	Nombre d'observations	Erreur-standard de la moyenne	Valeurs extrêmes observées
Femelles d'élevage Femelles capturées en juin et juillet 1974, à la moitié de leur développement. Femelles capturées en novembre 1974, 2 ou 3 stades avant l'arrivée à l'état adulte	Femelles vierges, ou accouplées mais n'ayant pas pondu	43,7	11	6,6	14-85
	Femelles ayant pondu 1 cocon	59,3	13	6,7	25-100
	Femelles ayant pondu 2 cocons	121	1		
	Femelles ayant pondu 3 cocons	137	1		
Femelles capturées en novembre 1975, 3 ou 4 stades avant l'arrivée à l'état adulte	Femelles accouplées mais n'ayant pas pondu	129,3	6	9,7	110-155
Femelles capturées adultes	Femelles n'ayant pas pondu	38,0	28	6,0	4-110
	Femelles ayant pondu 1 cocon	82,3	7	18,9	32-153
	Femelles ayant pondu 2 cocons	104,5	4	19,2	79-152
	Femelles ayant pondu 3 cocons	150	2		
	Femelles ayant pondu 4 cocons	210	1		
Mâles capturés en juillet 1974 et août 1976 à la moitié de leur développement		39,6	14	3,8	17-66
Mâles capturés en novembre 1974, 1 ou 2 stades avant leur arrivée à l'état adulte		45,5	14	6,8	16-102
Mâles capturés en novembre et décembre 1975, 2 ou 3 stades avant leur arrivée à l'état adulte		126,0	8	7,8	103-165

Les durées de vie adulte des mâles vierges et des mâles accouplés ne sont pas significativement différentes. En revanche, des mâles capturés en novembre 1975 deux ou trois stades avant la mue imaginale ont eu une vie adulte presque 3 fois plus longue que celle des mâles capturés l'année précédente, à la même époque et pratiquement aux mêmes stades de développement (tabl. LXXXII). Si l'on ne tient pas compte de ces derniers, les mâles adultes de B. gilloni vivent 42,6 jours en moyenne. Comme les mâles semblent n'être féconds que les deux ou trois semaines qui suivent la mue imaginale, les deux derniers tiers de leur vie adulte au laboratoire semblent donc correspondre à une période de sénilité.

#### • Durée du cycle biologique

Toutes les étapes du cycle biologique de B. gilloni ont des durées qui varient parfois considérablement d'un individu à l'autre. La durée du cycle obtenue en totalisant les valeurs moyennes de ses différentes parties ne fournit donc qu'un ordre de grandeur.

Dans un cocon pondu à un temps  $t$ , l'éclosion se produira à  $t + 23$  jours ; chez les individus à développement rapide les adultes peuvent apparaître entre  $t + 171$  jours et  $t + 225$  jours, tandis que les mues imaginale s'effectueront entre  $t + 327$  jours et  $t + 390$  jours chez les individus à développement lent. Des accouplements peuvent avoir lieu entre  $t + 171$  jours et  $t + 225$  jours dans la première catégorie et entre  $t + 327$  et  $t + 390$  jours dans la seconde. Si la fécondation se produit dans la semaine qui suit l'arrivée à l'état adulte, le délai moyen entre la fécondation et la ponte étant de 17 jours, les pontes auront lieu en majorité entre  $t + 195$  jours et  $t + 249$  jours dans un cas, entre  $t + 351$  jours et  $t + 414$  jours dans l'autre.

Ces résultats permettent de penser qu'il existe chez B. gilloni soit une soit deux générations par an ; ils seront discutés lors de l'étude de la dynamique de population de l'espèce (chap. IX).

#### b. La croissance

##### • Croissance pondérale au cours du développement postembryonnaire

Le poids frais des individus élevés isolément a été mesuré après chaque mue, avant toute prise de nourriture. Bien que les données ne soient pas suffisamment nombreuses les poids à stade équivalent semblent du même ordre de grandeur chez les mâles et les femelles, que le développement soit lent ou

rapide (annexe 37). Aussi dans le cas des résultats obtenus à partir des individus nés en élevage obtiendra-t-on une meilleure estimation du poids frais moyen début de stade en le calculant d'après l'ensemble des observations, même si le développement n'a pas été obtenu en entier (tabl. LXXXIII). La valeur correspondant au stade 1 a été obtenue en pesant par lot de 5 des juvéniles pris sur le dos de la mère. Les résultats obtenus sont représentés dans la figure 67 pour le mâle et la femelle qui atteignent l'état adulte en 10 mues.

TABLEAU LXXXIII

Croissance pondérale moyenne de Brevilabus gilloni en élevage : évolution du poids frais en début de stade, avant toute prise de nourriture, d'après l'ensemble des individus nés en élevage.

Stade	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Poids frais moyen (mg)	0,7	1,0	1,8	3,6	6,8	11,9	17,6	27,1	39,9	55,9	77,3	116,1
Erreur-standard de la moyenne	-	0,08	0,15	0,30	0,57	1,07	0,84	1,98	2,60	4,03	-	-
Nombre d'individus pesés	45	31	23	20	19	17	17	12	8	5	2	1
Valeurs extrêmes	0,5 0,8	0,7 2,2	0,9 3,9	1,8 6,0	4,0 11,5	7,8 22,4	10,6 26,8	19,2 38,5	27,1 47,3	47,7 65,0	71,9 82,6	

Les poids moyens des araignées capturées en cours de développement sont au départ un peu plus élevés que ceux des individus d'élevage, puis ils deviennent du même ordre de grandeur (annexe 38).

En moyenne, le poids frais après la mue imaginaire est d'autant plus élevé que le nombre de mues effectuées est plus grand, mais les exceptions sont fréquentes et la variabilité importante puisque les valeurs pour un même stade vont presque du simple au double et se recouvrent largement d'un stade au suivant (tabl. LXXXIV).

TABLEAU LXXXIV

Poids frais à l'arrivée à l'état adulte des mâles et des femelles de Brevilabus gilloni.

	Stade 9		Stade 10		Stade 11		Stade 12	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Poids frais moyen (mg)	44,7		49,2	56,4	61,2	74,4	72,7	87,3
Erreur-standard de la moyenne			1,7	4,4	1,5	2,2		3,7
Nombre de pesées	2		15	3	20	14	1	16
Valeurs extrêmes observées	42,1 47,3		39,3 63,9	49,8 62,2	44,0 73,6	59,6 88,1		61,9 116,1

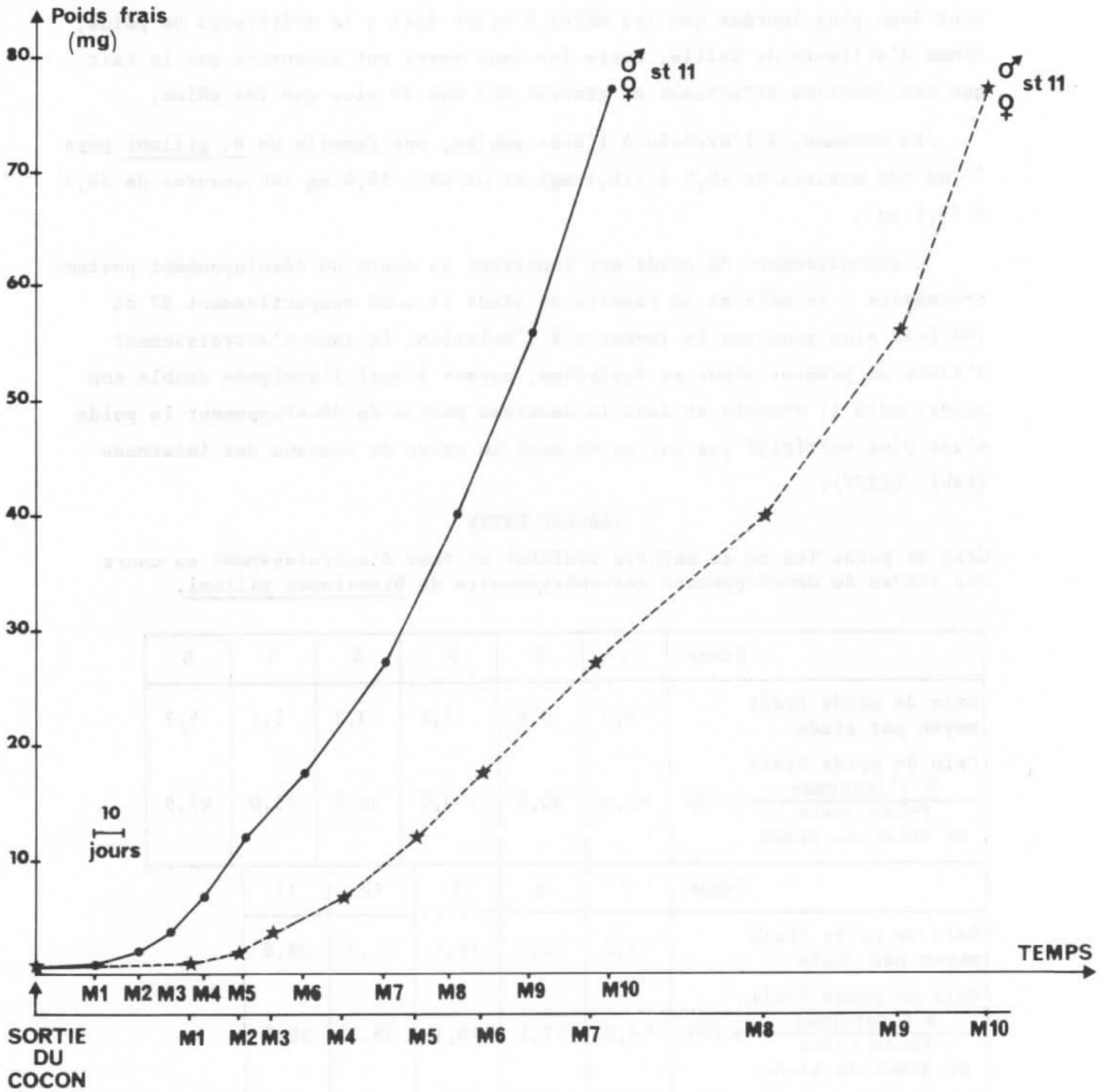


Fig. 67. Croissance pondérale moyenne de *Brevilabus gilloni* en élevage, pour des individus devenant adultes au stade 11. Trait plein : développement rapide ; tiretés : développement lent.

La différence observée entre les poids frais moyens des mâles et des femelles de stade II est significative. Après la mue imaginale les femelles sont donc plus lourdes que les mâles à stade égal ; la différence de poids, comme d'ailleurs de taille, entre les deux sexes est accentuée par le fait que les femelles effectuent en général une mue de plus que les mâles.

En moyenne, à l'arrivée à l'état adulte, une femelle de B. gilloni pèse 79 mg (33 mesures de 48,9 à 116,1 mg) et un mâle 55,4 mg (40 mesures de 39,3 à 73,6 mg).

L'accroissement de poids est important au cours du développement postembryonnaire : le mâle et la femelle de stade II sont respectivement 87 et 106 fois plus gros que le juvénile à l'éclosion. Le taux d'accroissement s'élève du premier stade au troisième, durant lequel l'araignée double son poids, puis il décroît et dans la deuxième partie du développement le poids n'est plus multiplié que par un et demi au cours de chacune des intermues (tabl. LXXXV).

TABLEAU LXXXV

Gain de poids (en mg de matière fraîche) et taux d'accroissement au cours des stades du développement postembryonnaire de Brevilabus gilloni.

Stade	1	2	3	4	5	6
Gain de poids frais moyen par stade	0,3	0,8	11,8	3,2	5,1	5,7
Gain de poids frais à l'intermue Poids frais en début de stade x 100	42,9	80,0	100,0	88,9	75,0	47,9
Stade	7	8	9	10	11	
Gain de poids frais moyen par stade	9,5	12,8	16,0	21,4	38,8	
Gain de poids frais à l'intermue Poids frais en début de stade x 100	54,0	47,2	40,1	38,3	50,2	

● Evolution du poids durant la vie adulte

Après l'arrivée à l'état adulte, le poids des mâles de B. gilloni varie légèrement : les fluctuations observées sont de l'ordre de 10 % du poids initial. Qu'ils soient vierges ou qu'ils aient été accouplés, presque autant

de mâles ont maigri que d'autres ont grossi. Ainsi 10 mâles qui ont perdu du poids dès après la mue imaginale sont arrivés à la mort plus maigres de 3 à 23 % (8,5 % en moyenne) tandis que le poids de 13 autres a augmenté de 7 à 18 % (10,6 % en moyenne). Les mâles ne jeûnent que de 2 à 7 jours avant leur mort.

Les femelles, après la mue imaginale, continuent à grossir et cette croissance de maturation représente en moyenne 18 % du poids initial si la fécondation ne se produit qu'au bout de deux semaines. Avant chaque ponte le poids de la femelle augmente de 60 % (de 39 à 114 %), et peut ainsi dépasser 150 mg. Après la ponte, le poids reste plus important de 12 % en moyenne qu'à la mue imaginale. Une partie du gain de maturation est investie dans le premier cocon, car le poids de ce dernier est le plus souvent supérieur à l'élévation de poids de la femelle entre la fécondation et la veille de la ponte.

De 79 mg au début de la vie adulte, le poids d'une femelle passe ainsi à 126,4 mg à la veille de la ponte puis à 88,5 mg après celle-ci. Une ponte équivaut donc à une perte de poids de 37,9 mg en moyenne, ce qui représente 30 % du poids atteint par la femelle avant le dépôt du cocon et 80 % de son accroissement pondéral depuis la mue imaginale.

Le poids moyen de soie sèche qui entoure les oeufs est de 0,90 mg (15 mesures allant de 0,38 à 1,92 mg). Un cocon d'élevage qui contient 51 oeufs en moyenne pèse donc 30 mg à l'état frais, si l'on considère la teneur en eau de la soie comme négligeable. Du poids perdu par les femelles au moment de la ponte, le cocon lui-même représente 79,2 % tandis que 20,8 % sont liés à la fabrication de la ponte.

Les femelles comme les mâles capturent des proies et les consomment encore 2 à 11 jours avant de mourir. A la mort le poids des femelles mères -100,2 mg- est plus élevé de 27 % en moyenne qu'à la mue imaginale.

#### 4. *Pardosa injucunda* O.P. Cambridge, 1876

##### a. Le cycle biologique

###### ● La fécondation

L'accouplement se produit rarement dès la mise en présence des partenaires, qui sont alors laissés ensemble plusieurs jours. L'agressivité de la femelle vis-à-vis du mâle est faible : 4 mâles dévorés pour 21 mises en pré-

sence. La plupart des femelles fécondées l'ont été dans les terrariums d'élevage de groupe, dont elles ne sont isolées qu'au moment de la ponte de leur premier cocon.

On ne sait pas si la femelle accepte de s'accoupler plusieurs fois, ni si le mâle peut féconder efficacement plusieurs femelles. En effet des femelles mises successivement au contact de mâles différents, d'autres présentées à intervalles de quelques jours à un même mâle, n'ont pas pondu ou si elles l'ont fait, elles ont ensuite mangé leur ponte.

La réussite des accouplements lors de mises en présence individuelles est faible : sur 21 femelles accouplées, 12 ont pondu mais deux seulement ont eu une descendance. Au contraire, toutes les femelles d'élevage de groupe, isolées après leur première ponte, se sont reproduites.

Les mâles et les femelles ont été réunis dans des délais très variables après la mue imaginale des deux partenaires, ce qui a permis de constater que des mâles peuvent être féconds après plus de deux mois de vie adulte et que les femelles sont encore fécondables plus de trois semaines après la mue imaginale.

#### ● La ponte

57 % seulement des femelles ayant fait l'objet d'une tentative d'accouplement contrôlé ont fabriqué un ou deux cocons, et moins de 20 % des femelles ayant pondu ont eu une descendance, soit de la première, soit de la deuxième ponte. Les autres cocons ont été quelquefois abandonnés, le plus souvent mangés dans les heures ou les jours qui ont suivi la ponte. Des femelles vierges ont également pondu un ou deux cocons qu'elles ont ensuite dévorés. Les femelles d'élevage en groupe ont toutes pondu de un à trois cocons, dont le premier a éclos et parfois le deuxième. Une cinquantaine de femelles capturées adultes, portant parfois un cocon, ont fabriqué de 1 à 7 cocons en captivité (annexe 39). Un certain nombre de cocons ont été enlevés à ces femelles peu de temps après la ponte pour être pesés ; ce fut le cas en particulier de tous les cocons de la femelle qui en pondu sept, ce qui explique peut-être ce nombre de pontes exceptionnel. Parmi les pontes qui ont été laissées, toutes les premières ont éclos, ainsi que 50 % des secondes et 24 % des troisièmes.

En élevage, la première ponte est faite 16 jours en moyenne après la fécondation et un second cocon a été parfois pondu environ un mois plus tard. Le délai entre les pontes des femelles fécondées en élevage de groupe

est également d'un mois en moyenne. Chez les femelles capturées adultes le temps qui s'écoule entre les pontes successives est assez variable : de 10 à 65 jours. Si l'on ne tient compte que des cocons qui ont éclos, le délai moyen, pour 20 observations concernant les premiers, deuxièmes et troisièmes cocons, s'élève à  $22 \pm 1,8$  jours (valeurs extrêmes : 12-41). Les délais qui séparent successivement troisième, quatrième et cinquième ponte, lorsqu'elles existent, sont du même ordre de grandeur et vont de 10 à 42 jours.

Les juvéniles sortent d'un premier ou deuxième cocon 18 jours en moyenne après la ponte (de 10 à 32 jours dans 43 observations). Le troisième cocon semble éclore au bout d'un temps un peu plus long, un mois environ, mais cette observation demanderait à être confirmée.

La totalité des oeufs ont éclos dans 47 % des premières et deuxièmes pontes étudiées. Parmi les cocons dont tous les oeufs n'éclosent pas, les pertes s'élèvent en moyenne à 16,3 % (de 1,5 à 64,4 %). Les 30 oeufs que contenait la seule troisième ponte observée, ont tous éclos. Au total, 92 % en moyenne des juvéniles sortent du cocon.

Les nombres d'oeufs contenus dans les différentes pontes des femelles fécondées sont du même ordre de grandeur (tabl. LXXXVI). Le nombre moyen d'oeufs par ponte s'élève à 37,5, en excluant les 4e, 5e, 6e ou 7e pontes pour lesquelles aucune éclosion n'a pu être observée, bien que chacune contienne aussi une trentaine d'oeufs. Ainsi, chez la femelle qui a pondu sept fois, les cocons successifs renfermaient : 38, 58, 33, 38, 29, 31 et 28 oeufs. L'inventaire de quatre cocons de femelles capturées sur le terrain avec leur ponte a donné : 47, 34, 29 et 20 oeufs, soit des nombres d'oeufs par cocon semblables à ceux que comprennent les cocons pondus au laboratoire.

TABLEAU LXXXVI

Nombre moyen d'oeufs par cocon chez Pardosa injucunda.

		1ère ponte	2e ponte	3e ponte
Femelles fécondées dans la nature	Nombre d'oeufs	36,3	40,0	35,0
	Nombre de mesures	23	23	7
	Erreur - standard de la moyenne	2,5	2,4	2,2
	Valeurs extrêmes	20-62	24-60	29-41
Femelles fécondées au laboratoire	Nombre d'oeufs	33	35	
	Nombre de mesures	2	3	
	Erreur-standard de la moyenne		7,5	
	Valeurs extrêmes	29-49	24-45	

Lorsqu'il s'agit d'une première, deuxième ou troisième ponte, le poids frais moyen du cocon est de 13 mg (de 6,8 à 24,8 mg), d'après la pesée de 26 cocons contenant au total 972 oeufs ; le poids frais moyen des pontes suivantes n'est que de 7,6 mg (de 6,3 à 11,6 mg).

Le poids de soie sèche qui enveloppe les oeufs des pontes successives diminue progressivement, passant de 0,32 à 0,16 mg entre un premier et quatrième cocon (tabl. LXXXVII). Le poids frais des oeufs d'une première et d'une deuxième ponte est de 12,7 mg. Le poids frais d'un oeuf est du même ordre de grandeur dans les trois premières pontes (tabl. LXXXVII) et l'on estime que le poids moyen d'un oeuf dans les cocons susceptibles d'éclore s'élève à 0,34 mg, alors qu'il n'est que de 0,26 mg pour les autres pontes lorsqu'elles existent.

TABLEAU LXXXVII

Poids frais moyen d'un oeuf et poids moyen de soie sèche qui enveloppe les oeufs chez Pardosa injucunda (en mg).

	1ère ponte	2e ponte	3e ponte	4e ponte	5e ponte	6e ponte	7e ponte
Poids frais d'un oeuf	0,33	0,34	0,36	0,30	0,29	0,23	0,26
Erreur-standard	0,02	0,02	0,04	0,04			
Nombre de pontes	5	16	5	4	1	1	1
Valeurs extrêmes	0,27 0,35	0,29 0,54	0,30 0,51	0,24 0,40			
Poids de soie sèche d'un cocon	0,32	0,27	0,22	0,16	0,19	0,18	0,18
Erreur standard	0,02	0,01	0,04	0,02			
Nombre de mesures	22	25	4	4	2	1	1
Valeurs extrêmes	0,22 0,49	0,19 0,41	0,14 0,33	0,12 0,21	0,13 0,24		

● Le développement postembryonnaire

Les juvéniles ne restent que peu de temps sur le dos de la mère et la majorité d'entre eux deviennent indépendants au bout de trois ou quatre jours. Les derniers jeunes d'une ponte quittent la mère huit jours en moyenne après l'éclosion (de 3 à 9 jours). Comme l'éclosion se produit 18 jours après la ponte et que l'intervalle de temps entre deux pontes successives est de 22 jours, il est fréquent que la femelle porte aux filières un cocon

fraîchement pondu alors qu'elle transporte encore quelques jeunes de la ponte précédente.

C'est après avoir quitté leur mère que les jeunes P. injucunda ont été élevés individuellement. L'annexe 40 réunit les données concernant le développement postembryonnaire suivi stade par stade d'individus issus de pontes différentes. Aucun développement complet n'a pu être obtenu en nourrissant les juvéniles de P. injucunda exclusivement avec des drosophiles : les jeunes meurent à la quatrième ou cinquième mue, car ils ne parviennent pas à s'extraire de l'exuvie ou, s'ils y réussissent, les pattes sont déformées et les animaux ne survivent que peu de temps ; leur abdomen est rougeâtre, bourré de pigments de drosophile. Les derniers stades de vie de ces juvéniles sont allongés, durant 3 semaines à plus d'un mois au lieu de une à deux semaines chez les individus qui reçoivent une nourriture variée. Les individus devenus adultes sont ceux qui ont mangé des grillons en plus des drosophiles.

Toutefois, il est indispensable que les grillons soient fournis dès le départ et en quantité suffisante au long du développement, sinon les adultes obtenus présentent pratiquement toujours des malformations des appendices, ou bien meurent à la mue imaginale. Si des grillons ne sont donnés qu'au cours des premiers stades, la durée des stades suivants est allongée. Les araignées nourries en majorité de grillons ont grandi le plus rapidement et les adultes obtenus étaient normaux. Les grillons constituent donc une bien meilleure nourriture que les drosophiles pour assurer le développement de P. injucunda.

La variabilité des durées de développement postembryonnaire obtenues parmi les individus issus d'un même cocon ou de cocons différents est généralement le reflet d'un régime alimentaire plus ou moins bien équilibré en grillons (annexe 40).

La durée du stade 1 est variable chez les individus d'une même ponte, et d'un élevage à l'autre (annexes 40 et 41). La variabilité dépend en partie de la rapidité avec laquelle le juvénile devient indépendant de sa mère, mais aussi du temps qu'il mettra à capturer sa première proie. En effet à ce stade la taille des drosophiles et des jeunes grillons est plus grande que celle de l'araignée et l'on a dû parfois blesser les proies pour les rendre moins rapides et en faciliter la capture. Les durées moyennes des stades ne diffèrent pas d'un sexe à l'autre.

TABLEAU LXXXVIII

Age des individus de *Pardosa injucunda* issus de pontes différentes et âge moyen des individus à développement rapide ou lent (jours).

Date d'éclosion	A la mue 2	A la mue 3	A la mue 4	A la mue 5	A la mue 6	A la mue 7	A la mue 8
20.IX.1971	35,2	45,4	57,5	73,2	106,7		
3.X.1971	46,4	58	72,5	83,8	97,5	111,5	
17.X.1971	16	36	42	52			
15.XI.1971	46,3	61,3	70,1	82,9	97,9		
19.II.1974	22	30,7	39,4	46,4	55,4		
	32,3	39	49	74	102,5		
25.II.1974	17,3	28,5	44	63,6	84,6	105,9	132,9
17.XI.1975	20,7	30,7	37,7	47,7			
20.XI.1975	20	27	32,5	43	53,5		
5.XII.1975	17,7	24,2	29,2	35,7	46,7		
Age des araignées à développement rapide	20,4	28,7	35,5	43,6	52,4		
Age des araignées à développement lent	32,8	43,3	56,1	73,1	94,2	112,6	139,6

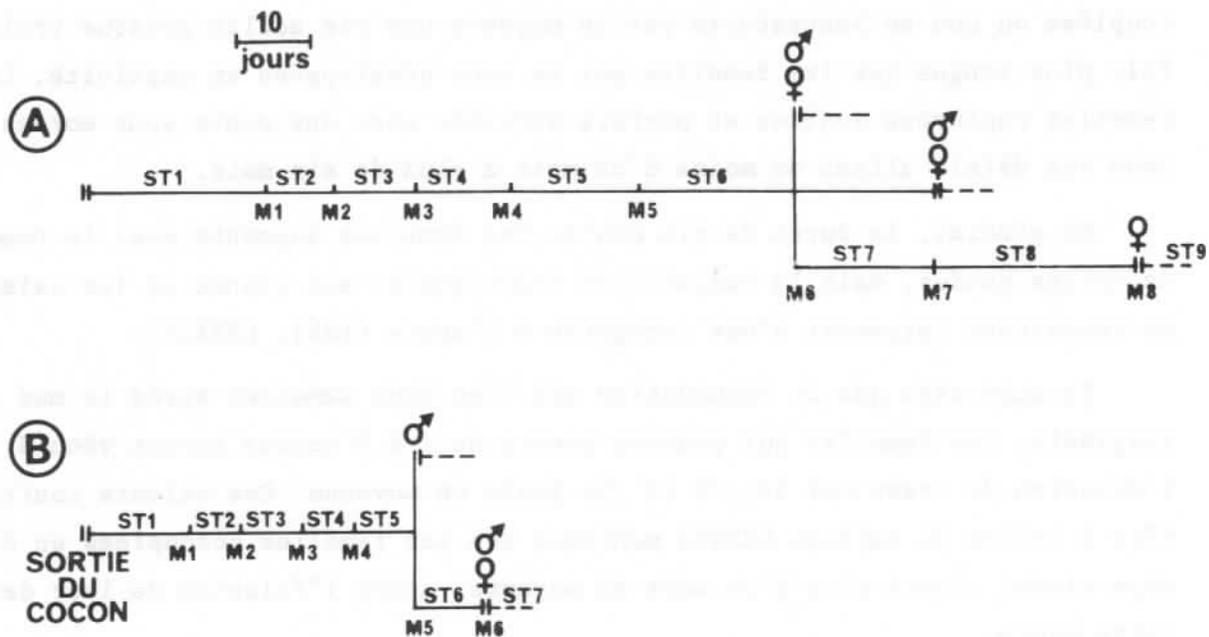


Fig. 68. Déroulements lent (A) et rapide (B) du développement postembryonnaire de *Pardosa injucunda* en élevage.

TABLEAU LXXXIX

Durée de la vie adulte chez Pardosa injucunda en élevage (en jours).

Catégorie d'individus		Durée moyenne de la vie adulte	Nombre d'observations	Erreur-standard de la moyenne	Valeurs extrêmes observées
Femelles vierges	n'ayant pas pondu	38,9	9	9,9	11-102
	ayant pondu 1 cocon	105,8	4	22,0	57-147
	ayant pondu 2 cocons	189	1		
Femelles accouplées	n'ayant pas pondu	179	2		173-185
	ayant pondu 1 cocon	90,3	7	15,4	49-158
	ayant pondu 2 cocons	115,3	6	21,1	94-190
Femelles capturées adultes	n'ayant pas pondu	72,5	4	24,3	34-129
	ayant pondu 1 cocon	33,1	7	6,0	11-54
	ayant pondu 2 cocons	60,0	13	10,6	21-140
	ayant pondu 3 cocons	119,9	8	20,9	41-201
	ayant pondu 4 cocons	101,5	4	21,2	65-151
	ayant pondu 5 cocons	90,0	4	11,2	65-112
Mâles vierges		45,5	16	6,1	11-91
Mâles accouplés		77,8	19	8,9	18-158

Les femelles capturées un ou deux stades avant la mue imaginaire et accouplées ou non au laboratoire ont en moyenne une vie adulte presque trois fois plus longue que les femelles qui se sont développées en captivité. Les femelles capturées adultes et parfois arrivées avec une ponte sont mortes dans des délais allant de moins d'un mois à plus de six mois.

En général, la durée de vie adulte des femelles augmente avec le nombre de cocons pondus, mais la variabilité individuelle est grande et les valeurs se recouvrent largement d'une catégorie à l'autre (tabl. LXXXIX).

En supposant que la fécondation ait lieu deux semaines après la mue imaginaire, les femelles qui peuvent pondre de 1 à 3 cocons auront vécu à l'éclosion de ceux-ci 48, 70 et 104 jours en moyenne. Ces valeurs confrontées à celles du tableau LXXXIX montrent que les femelles accouplées en élevage vivent encore plus d'un mois en moyenne, après l'éclosion de leur dernière ponte.

Parmi les mâles, ceux qui se sont développés rapidement ont en moyenne vécu 2 mois à l'état adulte (de 18 à 115 jours), tandis que ceux qui se sont

développés lentement, quand ils ne sont pas morts à la mue imaginaire, se sont maintenus adultes un mois en moyenne (de 19 à 48 jours). Les mâles vierges vivent en moyenne un mois de moins que les autres (tabl. LXXXIX). Les mâles qui peuvent être féconds durant les deux premiers mois de leur vie, meurent donc assez rapidement après cette période.

● Durée du cycle biologique

Les étapes du cycle biologique de P. injucunda ont des durées qui varient parfois considérablement d'un individu à l'autre. La durée du cycle obtenue en totalisant les valeurs moyennes de ses différentes parties ne représente donc qu'un ordre de grandeur.

Dans un cocon pondu à un temps  $t$ , l'éclosion se produira à  $t + 18,5$  jours ; les mâles et les femelles de stade 7 apparaîtront à  $t + 71$  jours ou  $t + 113$  jours selon que le développement aura été rapide ou long. Si la fécondation se produit deux semaines après l'arrivée à l'état adulte, le délai moyen entre la fécondation et la ponte étant de 16 jours, les pontes se produiront entre  $t + 102$  jours et  $t + 144$  jours, soit de 3,5 mois à 5 mois après la période de reproduction précédente. Ce résultat paraît compatible avec l'existence d'au moins trois générations successives par an.

b. La croissance

● Croissance pondérale au cours du développement postembryonnaire

Le poids frais des individus élevés isolément a été mesuré après chaque mue, avant toute prise de nourriture (annexe 42).

Dans les divers élevages les moyennes observées chez les mâles à développement rapide et chez les mâles à développement lent ne sont pas significativement différentes. Chez les quelques femelles dont le développement a été suivi stade par stade, les poids à stade équivalent sont sensiblement les mêmes, que le développement soit lent ou rapide. On a donc considéré à chaque stade, les poids frais de l'ensemble des mâles ou des femelles indépendamment de leur vitesse de développement.

Les différences de poids entre les mâles et les femelles d'un même stade au long du développement ne sont pas significatives ; en revanche les poids frais moyens diffèrent pour l'ensemble des mâles ou des femelles à leur arrivée à l'état adulte. Il paraît donc préférable de considérer indépendamment les croissances pondérales des mâles et des femelles au moins à

partir du stade 6 où apparaissent les premiers adultes ; il est possible en effet que la variabilité individuelle observée masque une différence réelle. Pour obtenir une meilleure estimation du poids frais moyen en début de chaque stade et en distinguant les sexes le cas échéant, nous avons utilisé l'ensemble des observations disponibles, même lorsqu'elles concernent des individus dont le développement n'a pas été obtenu en entier (tabl. LXL). La valeur correspondant au stade 1 a été calculée d'après les résultats de pesées par lots de 5 d'individus pris sur le dos de leur mère. La figure 69 représente les cas types d'un mâle et d'une femelle devenant adultes au stade 7.

TABLEAU LXL

Croissance pondérale moyenne de *Pardosa injucunda* en élevage : évolution du poids frais moyen avant toute prise de nourriture, d'après l'ensemble des individus nés en élevage.

Stade	1	2	3	4	5	6	7	8
Poids frais moyen (en mg)	♂ 0,4 ♀	0,9	1,9	3,8	6,8	11,1 12,5	16,8 20,1	- 24,8
Erreur-standard des moyennes		0,06	0,10	0,21	0,31	0,5 2,7	0,8 3,1	
Nombre d'individus pesés	♂ 30 ♀	26	33	33	33	13 4	9 4	- 1
Valeurs extrêmes	♂ 0,3 ♀ 0,6	0,5 1,5	1,1 3,8	2,3 6,5	4,0 10,9	♂ 8,5 14,5 9,0 ♀ 19,5	♂ 13,9 21,6 14,5 ♀ 26,7	

En moyenne, le poids frais après la mue imaginaire est d'autant plus élevé que le nombre de mues effectuées est plus grand. Ainsi, un mâle adulte de stade 6 pèse 14,4 mg alors que le poids d'un mâle de stade 7 s'élève à 17,2 mg ; les femelles adultes de stade 7 et 8 pèsent respectivement 21,9 mg et 24,5 mg. Dans les élevages, les exceptions sont toutefois fréquentes (annexe 42). En outre, le poids des individus après la mue imaginaire n'est pas toujours lié à la durée du développement postembryonnaire : à l'arrivée à l'état adulte, certains individus à développement rapide pèsent plus lourd que d'autres qui se sont développés deux fois plus lentement.

Après la mue imaginaire, une femelle de *P. injucunda* pèse en moyenne 24,2 mg (26 mesures de 15,0 à 38,0 mg) et un mâle 17,3 mg (38 mesures de 12,8 à 21,9 mg).

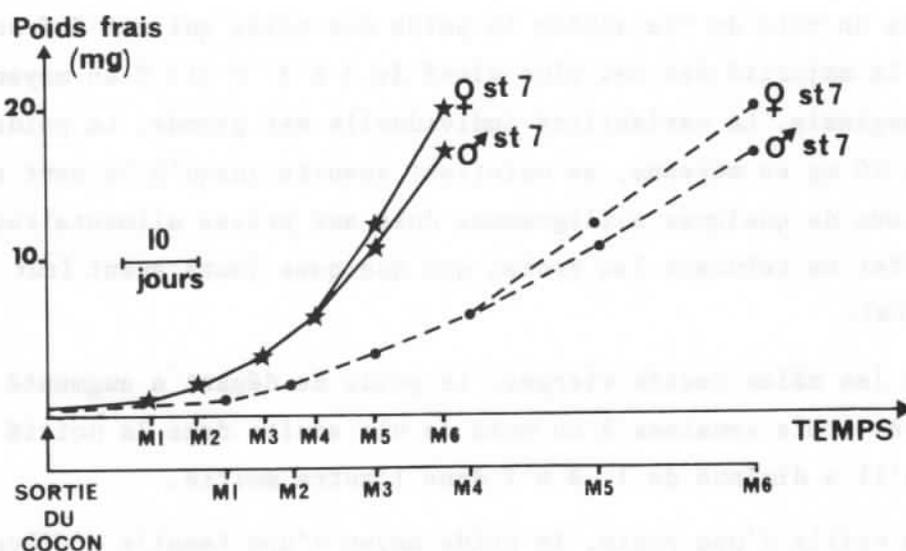


Fig. 69. Croissance pondérale moyenne de *Pardosa injucunda* en élevage, pour des individus devenant adultes au stade 7. Trait plein : développement rapide ; tiretés : développement lent.

L'accroissement de poids au cours du développement postembryonnaire est important : le poids est multiplié par deux et même parfois davantage au cours de chacun des premiers stades (tabl. LXLI). Au total le mâle et la femelle de stade 7 sont respectivement 43 et 55 fois plus gros que le juvénile à l'éclosion.

TABLEAU LXLI

Gain de poids (en mg de matière fraîche) et taux d'accroissement au cours de chacun des stades du développement postembryonnaire de *Pardosa injucunda*.

Stade	1	2	3	4	5	6	7
Gain de poids frais moyen par stade							
♂	0,5	1,0	1,9	3,0	4,3	5,7	4,7
♀					5,7	7,6	
Gain de poids frais à l'intermue							
÷ Poids frais en début de stade							
♂ x 100	125,0	111,1	100,0	78,9	63,2	51,4	23,4
♀					83,2	60,8	

● Evolution du poids durant la vie adulte

Après un mois de vie adulte le poids des mâles qui ont été accouplés est dans la majorité des cas plus élevé de 3 à 37 % (15 % en moyenne) qu'à la mue imaginale. La variabilité individuelle est grande. Le poids de ces mâles, de 20 mg en moyenne, se maintient ensuite jusqu'à la mort avec des oscillations de quelques milligrammes dues aux prises alimentaires. Les mâles en effet ne refusent les proies que quelques jours avant leur décès (de 2 à 8 jours).

Chez les mâles restés vierges, le poids de départ a augmenté de 1 à 12 %, après trois semaines à un mois de vie adulte dans la moitié des cas, tandis qu'il a diminué de 1 à 6 % dans l'autre moitié.

A la veille d'une ponte, le poids moyen d'une femelle s'élève à 43,9 mg (26 observations de 31,3 à 58,9 mg). Le gain de poids depuis la mue imaginale représente ainsi 81,4 % du poids initial.

Si la fécondation ne se produit pas rapidement après l'arrivée à l'état adulte, les femelles, en trois semaines à un mois, augmentent leur poids de 32,4 % en moyenne (valeurs extrêmes : 18-41) ; une partie de ce gain de maturation est alors investie dans le premier cocon. Après une ponte, le poids des femelles excède de 20 % en moyenne leur poids à la mue imaginale (de 17 à 24 %). De 24,2 mg au début de sa vie adulte, le poids d'une femelle passe ainsi à 32 mg trois semaines plus tard, à la fécondation, puis à 43,9 mg à la veille d'une ponte, et retombe à 29 mg après cette dernière. La ponte équivaut donc en moyenne à une perte de poids de 14,9 mg, ce qui représente 34 % du poids atteint par la femelle avant le dépôt du cocon et 75,6 % de son accroissement pondéral depuis la mue imaginale.

Le cocon représente 87,3 % du poids perdu au moment de la ponte, le reste correspondant aux dépenses liées à sa fabrication.

Les femelles qui ont produit des pontes stériles présentent des gains de poids du même ordre de grandeur que les mères. Les femelles vierges n'ayant jamais pondu peuvent augmenter leur poids initial de 20 à plus de 50 %, mais après un mois de vie adulte elles maigrissent régulièrement jusqu'à leur mort. Comme les mâles, les femelles capturent des proies et les consomment peu de temps encore avant de mourir ainsi, à la fin de leur vie, leur poids est en moyenne de 20 % plus élevé qu'à la mue imaginale.

## 5. Hippasa lamtoensis Dresco (sous presse)

### a. Le cycle biologique

#### ● La fécondation

L'accouplement se produit rarement dès la mise en présence des partenaires, qui sont alors laissés ensemble, quelquefois plusieurs semaines. Il arrive dans ce cas que la femelle dévore le mâle (8 observations sur 27 mises en présence). Trois mâles ont cohabité avec des femelles pendant plus de trois semaines sans se faire manger, mais aucun de ces couples n'a eu de descendance : une femelle a fabriqué une ponte qu'elle a ensuite dévorée.

Un mâle a fécondé efficacement deux femelles, 12 et 22 jours respectivement après sa mue imaginale, mais on ne sait pas si une femelle accepte de s'accoupler plusieurs fois.

La majorité des fécondations suivies de pontes, puis d'éclosions, ont eu lieu dans les deux semaines qui suivent l'arrivée à l'état adulte des deux partenaires. Le temps écoulé entre la mue imaginale et la fécondation chez les couples ayant eu une descendance montre que les mâles et les femelles sont déjà féconds quelques jours après leur arrivée à l'état adulte et qu'ils peuvent le rester pendant un mois et demi.

#### ● La ponte

La réussite des accouplements est faible : sur 34 femelles accouplées, 16 ont pondu et 11 seulement ont eu une descendance. Parmi les femelles ayant pondu, 6 ont fait une ponte, 8 en ont produit deux et 2 en ont fait trois. Seuls 50 % des pontes ont éclos : la première et la deuxième, ou seulement la première, la deuxième, ou la troisième, les autres ayant été dévorées par la mère.

Parmi 19 femelles vierges, deux ont produit l'une un cocon, l'autre trois, contenant des oeufs stériles.

Des 47 femelles capturées adultes, 8 n'ont pas pondu et 39 ont fabriqué de 1 à 3 cocons (annexe 43). Des premières pontes, 31 ont éclos et 8 ont été mangées ou abandonnées ; 5 pontes arrivées au laboratoire avec les femelles étaient parasitées par des Mantispa et ont été abandonnées ou il n'en est sorti qu'un très faible nombre de juvéniles (de 3 à 16). Des deuxièmes et troisièmes cocons fabriqués, 13 sur 24 et 1 sur 6 respective-

ment ont éclos. Au total, 33 de ces femelles ont eu une descendance soit de la première et la deuxième ponte, soit seulement de la première, ou de la deuxième, soit de la deuxième et de la troisième.

Chez les femelles accouplées en captivité qui ont eu une descendance, la première ponte s'effectue en moyenne 9,5 jours après la fécondation et une deuxième succède à la première après un temps moyen de 28,6 jours (tabl. LXLII). Les différences entre les femelles fécondées au laboratoire et celles qui se sont accouplées dans la nature ne sont pas significatives. On peut donc estimer le temps moyen séparant deux pontes à 35 jours. Entre les pontes stériles les écarts sont du même ordre de grandeur.

TABLEAU LXLII

Délais entre mue imaginaire et fécondation, fécondation et première ponte, puis entre les pontes successives chez Hippasa lamtoensis.

		Délais en jours entre :			
		la mue imaginaire et la fécondation	la fécondation et la 1ère ponte	la 1ère et la 2e ponte	la 2e et la 3e ponte
Femelles fécondées au laboratoire	Moyenne	11	9,5	28,6	22,0
	Valeurs extrêmes	5-46	7-15	10-44	
	Nombre de mesures	11	11	8	1
Femelles fécondées dans la nature	Moyenne			41,8	31,0
	Valeurs extrêmes			33-70	27-40
	Nombre de mesures			11	5

Le tableau LXLIII fournit les données concernant les délais entre la ponte et l'éclosion. La variabilité est plus importante chez les femelles capturées fécondées que chez celles accouplées au laboratoire. Chez les premières, il est préférable de considérer l'ensemble des résultats car la dénomination "première ponte" ou "deuxième ponte" ne correspond pas toujours à la réalité, certaines de ces femelles ayant probablement déjà pondu avant leur capture. Le temps moyen entre la ponte et l'éclosion s'élève au total à 21 jours, tandis qu'il est de 17 jours pour les seules pontes des femelles fécondées en captivité.

TABLEAU LXLI III

Délais moyen entre la ponte et l'éclosion chez Hippasa lamtoensis (en jours).

		Délais entre ponte et éclosion	Erreur-standard	Nombre d'observations	Valeurs extrêmes
Femelles fécondées au laboratoire	1ère ponte	16,3	0,7	8	15-20
	2e ponte	17,8	1,4	5	15-21
	3e ponte	21		1	
Femelles capturées fécondées	1ère ponte	21,8	1,1	26	7-43
	2e ponte	19,5	1,6	13	13-30
	3e ponte	14		1	

Les premières et les deuxièmes pontes contiennent des nombres d'oeufs semblables. On a donc considéré ensemble les données fournies par les deux premières pontes des femelles fécondées au laboratoire et dans la nature ; une ponte de H. lamtoensis contient ainsi en moyenne  $72 \pm 4$  oeufs (de 31 à 98 oeufs).

Les cocons des femelles capturées avec leur ponte contiennent un nombre d'oeufs voisin de celui des cocons pondus au laboratoire. Le troisième cocon, dans les cas où il a éclos, renfermait autant d'oeufs que le premier ou le deuxième.

Les données concernant le nombre d'oeufs d'un cocon qui n'éclosent pas sont rares car peu de temps après l'éclosion la femelle mange les restes du cocon dont il ne subsiste parfois qu'une minuscule boulette de soie bleuâtre. En élevage, les pertes sont faibles car les pontes ne sont pas parasitées par les Acariens : 82,3 % des jeunes sortent des deux premières pontes, les pertes varient de 0 à 35,5 %. Dans 37,5 % des cas la totalité des oeufs éclosent et parmi les cocons où tous les oeufs n'éclosent pas, les pertes s'élèvent à 10,4 % en moyenne. Dans la nature, d'après 6 observations, le pourcentage des jeunes sortant des cocons est le même lorsque que ceux-ci ne sont pas parasités par des Mantispa : à l'échelle de la population, les pertes dues à ces parasites pourraient être importantes, car, sur 13 femelles arrivées avec leurs pontes au laboratoire, 5 portaient un cocon parasité.

Le poids frais moyen d'un cocon établi d'après 8 cocons contenant au total 570 oeufs est de 31,1 mg (de 16,9 à 41,1 mg). Le poids de soie sèche qui enveloppe les oeufs est de 0,53 mg (de 0,20 à 1,05 mg pour 23 observa-

tions). Le poids frais des oeufs est donc de 30,6 mg. Le poids frais d'un oeuf varie, au sein d'une même ponte et d'une ponte à l'autre, de 0,31 à 0,54 mg autour d'un poids frais moyen de 0,43 mg.

#### ● Le développement postembryonnaire

La sortie des jeunes du cocon s'effectue alors qu'il est encore porté par la femelle et les juvéniles grimpent directement sur le dos de leur mère. Il peut arriver qu'au moment de l'éclosion la ponte se décroche : on a pu ainsi observer des femelles portant déjà des jeunes à côté de leur cocon tombé sur la toile duquel s'échappaient encore de nombreux individus. Les premiers jeunes deviennent indépendants au bout de 3 à 5 jours, puis les départs s'échelonnent. Deux semaines après l'éclosion la mère transporte encore la moitié des juvéniles dont les derniers ne s'en vont qu'au bout de trois semaines en moyenne (15 observations ; valeurs extrêmes : 13-34 jours). A l'éclosion des deuxièmes ou troisièmes pontes, certains des juvéniles sont immédiatement indépendants et restent sur la toile de la mère. Les départs de ceux qui grimpent sur le dos de la femelle s'effectuent rapidement par la suite et tous les jeunes ont quitté la mère avant deux semaines.

Comme l'éclosion se produit une vingtaine de jours après la ponte et que l'intervalle de temps entre deux pontes successives est de 35 jours, il est fréquent que la femelle porte un nouveau cocon alors que de nombreux jeunes de la ponte précédente se tiennent encore sur son dos.

Après avoir quitté leur mère les jeunes sont capables de tisser et de capturer des proies. Ils peuvent être élevés individuellement et commencent leur développement tandis que ceux qui restent sur le dos de la femelle se maintiennent au stade I jusqu'à ce qu'ils deviennent indépendants.

Les annexes 44 et 45 réunissent les données concernant les durées des stades du développement postembryonnaire d'individus issus de pontes différentes. La durée moyenne d'un stade a été calculée sans différencier les mâles des femelles et en tenant compte des individus morts en cours de développement.

La variabilité du stade I dépend en partie de la rapidité des juvéniles à devenir indépendants : certains jeunes effectuent ainsi la première mue quelques jours après leur sortie du cocon, tandis que d'autres ne la font qu'au bout de plus de deux mois (annexes 44 et 45).

Aucun développement complet n'a pu être obtenu en n'employant comme proies que des drosophiles : ainsi nourries les araignées ne se développent pas au-delà du stade 5 et meurent sans effectuer correctement l'exuviation après un dernier stade prolongé ; leur abdomen est gonflé et teinté de rouge par les pigments de drosophile . Les araignées devenues adultes sont celles qui ont reçu des grillons en plus de drosophiles dès les premiers stades du développement.

Pour un même stade, la durée d'une intermue est variable, qu'il s'agisse des individus nés d'une même ponte ou issus de pontes différentes. Les durées individuelles du développement postembryonnaire peuvent aller du simple à plus du triple dans l'ensemble des élevages, mais sont du même ordre de grandeur pour les individus issus d'un même cocon (annexe 44). Dans les développements les plus rapides (cocons éclos les 25.X.1971, 30.X.1971, 7.III.1974, 28.IX.1976), les mues se succèdent à intervalles de 15 jours en moyenne jusqu'au stade subadulte, un peu plus long. Dans les élevages à développement lent (cocons éclos les 17.IV.1974, 26.IV.1974, 17.V.1974) les stades 2 et 3 durent un peu plus de deux semaines mais la durée des stades suivants s'élève à un mois et même à deux mois en fin de développement.

Des juvéniles arrivés le 31.VII.1974, 5 et 8.XI.1974 ont mué à intervalles de temps de deux semaines à plus d'un mois, le stade subadulte se prolongeant 53 jours en moyenne (pour 31 observations), soit autant que chez les araignées d'élevage à développement lent. En revanche des juvéniles arrivés fin mai et fin septembre 1976 ont terminé leur développement avec des stades d'une durée de 9 à 17 jours et un stade subadulte de 16 jours seulement en moyenne (14 observations), comme chez les araignées d'élevage à développement rapide.

Chez ces dernières, l'état adulte est atteint généralement au stade 8, plus rarement au stade 9 (un au stade 7), tandis que chez les individus à développement lent il apparaît aux stades 9 et 10, plus rarement 8 et 11. Bien que les exceptions soient fréquentes, le nombre de mues est donc d'autant plus grand que la durée du développement est plus longue. On peut alors calculer l'âge moyen des individus dans les différents élevages en additionnant les durées moyennes d'intermues successives (tabl. LXLIV). Le tableau LXLV présente les durées moyennes des stades calculées pour les deux catégories d'individus d'après les résultats des élevages correspondants.

TABLEAU LXLIV

Age (en jours) des individus de *Hippasa lamtoensis* issus de pontes différentes aux stades successifs du développement postembryonnaire.

Date d'éclosion	A la mue 2	A la mue 3	A la mue 4	A la mue 5	A la mue 6	A la mue 7	A la mue 8	A la mue 9	A la mue 10
25.X.1971	57,8	70,0	85,9	100,9	115,6	132,4	158,4		
30.X.1971	29,5	38,5	52,3	68,2	86,7	102,3	122,9		
7.III.1974	32,8	55,6	72,7	91,4	115,0	136,5	183,5		
17.IV.1974	90,0	106,0	134,5	160,5	194,0	253,5	302,5		
26.IV.1974	45,3	64,1	93,2	125,6	160,9	200,9	245,8	302,4	-
17.V.1974	61	70	89	150	185	241	280		
28.IX.1976	24,0	33,0	40,0	48,5	58,5	69,5	90,5		

TABLEAU LXLV

Durée moyenne des stades des individus à développement postembryonnaire rapide et lent (en jours) chez les *Hippasa lamtoensis* en élevage.

Stade	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Développement postembryonnaire rapide	29,3	12,2	14,3	15,1	15,9	18,1	16,5	24,6		
Développement postembryonnaire lent	29,7	18,3	18,4	28,7	33,1	34,4	44,6	44,7	56,6	-

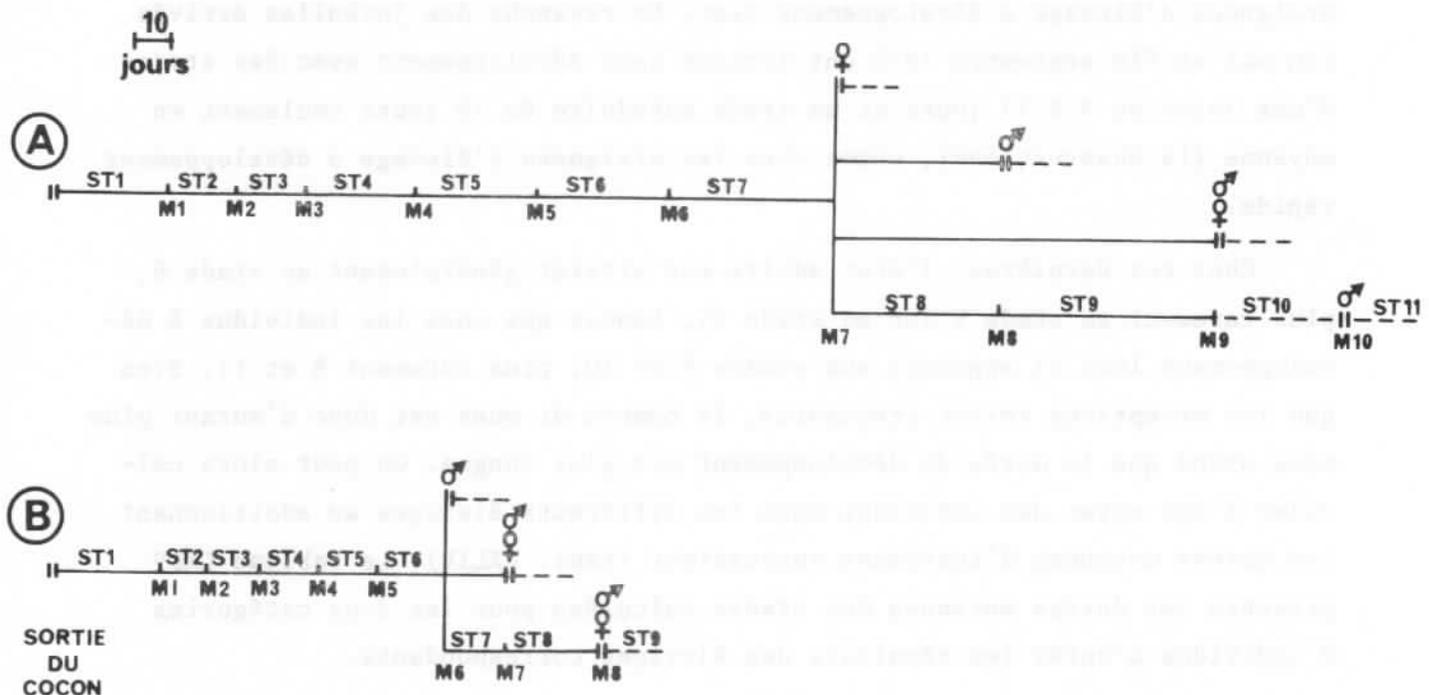


Fig. 70. Déroutements lent (A) et rapide (B) du développement postembryonnaire de *Hippasa lamtoensis* en élevage.

L'état adulte est donc atteint en 121 ou 146 jours en moyenne, selon que la mue imaginale est la mue 7 ou la mue 8 dans un développement rapide, en 252 ou 309 jours, en moyenne également, pour les individus à développement lent qui muent 8 ou 9 fois (fig. 70).

Dans l'ensemble des élevages, y compris ceux de groupe, les temps de développement extrêmes observés ont été de 105 à 311 jours pour des femelles, de 80 à plus de 342 jours pour des mâles.

#### • La vie adulte

Que le développement soit court ou long, la durée moyenne de vie adulte reste la même, mais avec des différences individuelles considérables chez les femelles fécondées au laboratoire : elle peut s'étendre de plus d'un mois à huit mois, que des pontes aient été ou non produites (tabl. LXLVI). Des femelles capturées adultes et ayant pondu de un à trois cocons sont également mortes au bout de un à huit mois.

TABLEAU LXLVI

Durée de vie adulte chez *Hippasa lamtoensis* en élevage (en jours).

Catégorie d'individus		Durée moyenne de la vie adulte	Nombre d'observations	Erreur-standard de la moyenne	Valeurs extrêmes observées
Femelles vierges, n'ayant pas pondu		97,9	16	11,2	25-210
Femelles accouplées	n'ayant pas pondu	130,1	15	13,1	49-239
	ayant pondu 1 cocon	124,3	6	6,5	101-143
	ayant pondu 2 cocons	128,6	8	14,1	78-174
	ayant pondu 3 cocons	118,0	2		115-121
Femelles capturées adultes	ayant pondu 1 cocon	104,8	13	10,4	50-170
	ayant pondu 2 cocons	97,6	17	9,4	46-155
	ayant pondu 3 cocons	119,0	6	23,4	82-224
Mâles vierges		47,1	15	3,8	28 - 70
Mâles accouplés		59,8	17	5,4	30-117

En général la vie adulte augmente avec le nombre de cocons pondus mais la variabilité individuelle est si grande que les valeurs se recouvrent largement d'une catégorie à l'autre (tabl. LXLVI). Les femelles restées vierges et les femelles mises en présence de mâles mais n'ayant pas pondu peuvent vivre aussi longtemps que celles qui produisent des cocons.

Les durées de vie des mâles vierges et des mâles accouplés ne sont pas significativement différentes et au total le mâle d'H. lamtoensis vit à l'état adulte 54 jours en moyenne ; cinq mâles arrivés adultes au laboratoire en mars 1973, février 1974 et mars 1977 ont survécu en moyenne 57 jours. Les mâles ne cessent de s'alimenter que quelques jours avant leur mort (de 2 à 11 jours). Comme leur période de fécondité peut s'étendre sur un mois et demi après la mue imaginale, ils ne se maintiennent ensuite en vie que très peu de temps.

Les femelles comme les mâles capturent encore des proies peu de temps avant leur mort (de 4 à 12 jours). En supposant que la fécondation se produise deux semaines après l'arrivée à l'état adulte, les femelles d'H. lamtoensis, qui peuvent pondre de 1 à 3 cocons, auront vécu à l'éclosion de ceux-ci, 146, 74 et 103 jours en moyenne. Ces valeurs, confrontées à celles du tableau LXLVI, montrant qu'une femelle ayant pondu 3 cocons meurt peu après l'éclosion de sa dernière ponte ; les femelles qui ont pondu 1 ou 2 cocons et qui vivent aussi longtemps et même un peu plus que les précédentes, présentent donc au laboratoire une période de sénilité de un à deux mois.

#### • Durée du cycle biologique

Les données qui précèdent montrent que toutes les étapes du cycle biologique de H. lamtoensis sont de durées très variables d'un individu à l'autre. La durée du cycle obtenue en totalisant les valeurs moyennes de ses différentes parties ne fournit donc qu'un ordre de grandeur. Dans un cocon pondu à un temps  $t$ , l'éclosion se produira à  $t + 21$  jours environ ; chez les individus à développement rapide les adultes peuvent apparaître entre  $t + 126$  jours et  $t + 167$  jours, tandis que les mues imaginale s'effectueront entre  $t + 228$  jours et  $t + 374$  jours chez les individus à développement lent. Des accouplements peuvent avoir lieu entre  $t + 142$  jours et  $t + 167$  jours dans la première catégorie et entre  $t + 273$  jours et  $t + 330$  jours dans la seconde. Si la fécondation se produit deux semaines après l'arrivée à l'état adulte, comme le délai moyen entre la fécondation et la ponte est de 9,5 jours, les pontes auront lieu en majorité entre  $t + 167$  jours et  $t + 192$  jours dans un cas, entre  $t + 298$  jours et  $t + 355$  jours dans l'autre.

Ce résultat est compatible avec l'existence soit d'une, soit de deux générations par an.

Les adultes des deux sexes reçus presque chaque année entre 1971 et

1977 ont été capturés soit en février et mars, soit en juillet, août ou septembre. Les individus arrivés en début d'année n'ont pas vécu au laboratoire au-delà du mois de juillet et ceux arrivés en milieu d'année se sont maintenus jusqu'à décembre, voire jusqu'à janvier de l'année suivante dans le cas de quelques femelles.

Ces données, ainsi que l'analyse des dates auxquelles les araignées capturées juvéniles dans la nature ont effectué leur mue imaginale, montrent que des adultes existent tout au long de l'année, mais qu'il y a peut-être deux périodes de mues imaginales préférentielles, l'un de fin juin à septembre, l'autre d'octobre-novembre à avril suivant. Cependant près de 74 % des mues imaginales ont lieu de décembre à mars, tandis qu'on n'en observe environ que 2 % d'avril à juin, 11 % en juillet, 3 % en août-septembre et enfin 11 % en octobre-novembre. On peut alors supposer que des générations d'adultes se succèdent ou non : ainsi les descendants des mâles et des femelles apparaissant entre juin et septembre effectueraient leur mue imaginale entre novembre et avril suivants, certains de leurs descendants atteindraient la maturité entre juin et septembre suivants, tandis que d'autres y seraient encore à l'état juvénile et ne deviendraient adultes qu'à partir de novembre. Au total, entre les mues imaginales d'adultes parentaux et celles de leurs descendants de première génération il pourrait s'écouler ainsi de cinq mois à un an. Ces résultats ne pourraient être clarifiés que par une étude précise de dynamique de population de l'espèce ; ils seront discutés dans le chapitre IX.

## b. La croissance

### ● Croissance pondérale au cours du développement postembryonnaire

Les poids frais d'individus élevés isolément ont été mesurés après chaque mue, avant toute prise de nourriture (annexe 46). Peu de données sont disponibles, car les H. lamtoensis sont très vifs et se laissent difficilement manipuler.

Le poids frais des mâles et des femelles après la mue imaginale est en général d'autant plus élevé que les animaux ont effectué un plus grand nombre de mues. Dans l'ensemble, les individus à développement rapide ont ainsi un poids moindre à la mue imaginale que les individus à développement lent, ceux-ci effectuant une à trois mues de plus. Cependant, au cours du développement les poids sont du même ordre de grandeur pour un stade donné. Il exis-

te bien entendu des variations individuelles assez prononcées (annexe 46).

Au cours du développement les différences entre les mâles et les femelles à un même stade ne sont pas significatives. Pour calculer les poids moyens par stade nous avons donc considéré l'ensemble des individus indépendamment de leur vitesse de développement et de leur sexe et tenu compte de tous les individus, y compris ceux dont le développement n'a pas été obtenu en entier (tabl. LXLVII). La valeur correspondant au stade 1 résulte des pesées par lots de 5 individus pris sur le dos de leur mère.

TABLEAU LXLVII

Croissance pondérale moyenne de *Hippasa lamtoensis* en élevage : évolution du poids frais moyen en début de stade, avant toute prise de nourriture, d'après l'ensemble des individus élevés.

Stade	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Poids frais moyen (en mg)	0,6	1,5	3,0	6,1	10,0	17,6	33,4	53,4	71,4	84,8
Erreur-standard des moyennes		0,1	0,1	0,2	0,5	1,0	1,4	3,0	8,9	5,0
Nombre d'individus pesés	15	19	30	25	18	14	13	13	4	3
Valeurs extrêmes		1,1 2,8	1,7 3,4	3,6 9,2	7,2 15,2	11,8 22,4	24,4 42,2	36,3 73,6	49,1 82,9	77,2 91,4

La figure 71 schématise le déroulement de la croissance pondérale rapide du mâle et de la femelle de stade 8 et 9 et de la croissance pondérale lente du mâle et de la femelle de stade 9 et 10.

Les individus capturés quelques stades avant leur arrivée à l'état adulte parviennent à la mue imaginaire avec des poids élevés. Que le développement se soit terminé avec des intermues courtes ou longues, les différences de poids observées ne sont pas significatives entre les mâles -81 mg (de 57,6 à 119,6 mg pour 19 observations)- et les femelles -91,4 mg (de 59,8 à 113,5 mg pour 21 observations)-. D'après les élevages ces poids à la mue imaginaire caractériseraient des individus ayant effectué 8, 9 ou 10 mues. Dans la nature les poids n'atteignent cependant pas tous des valeurs aussi élevées puisque parmi les femelles capturées adultes les poids s'étendent sur toute la gamme obtenue en élevage ; si, en dehors d'une période de ponte, ils sont assez souvent de l'ordre de 100 mg, ils peuvent aussi être très faibles, la valeur la plus basse observée étant de 40 mg.

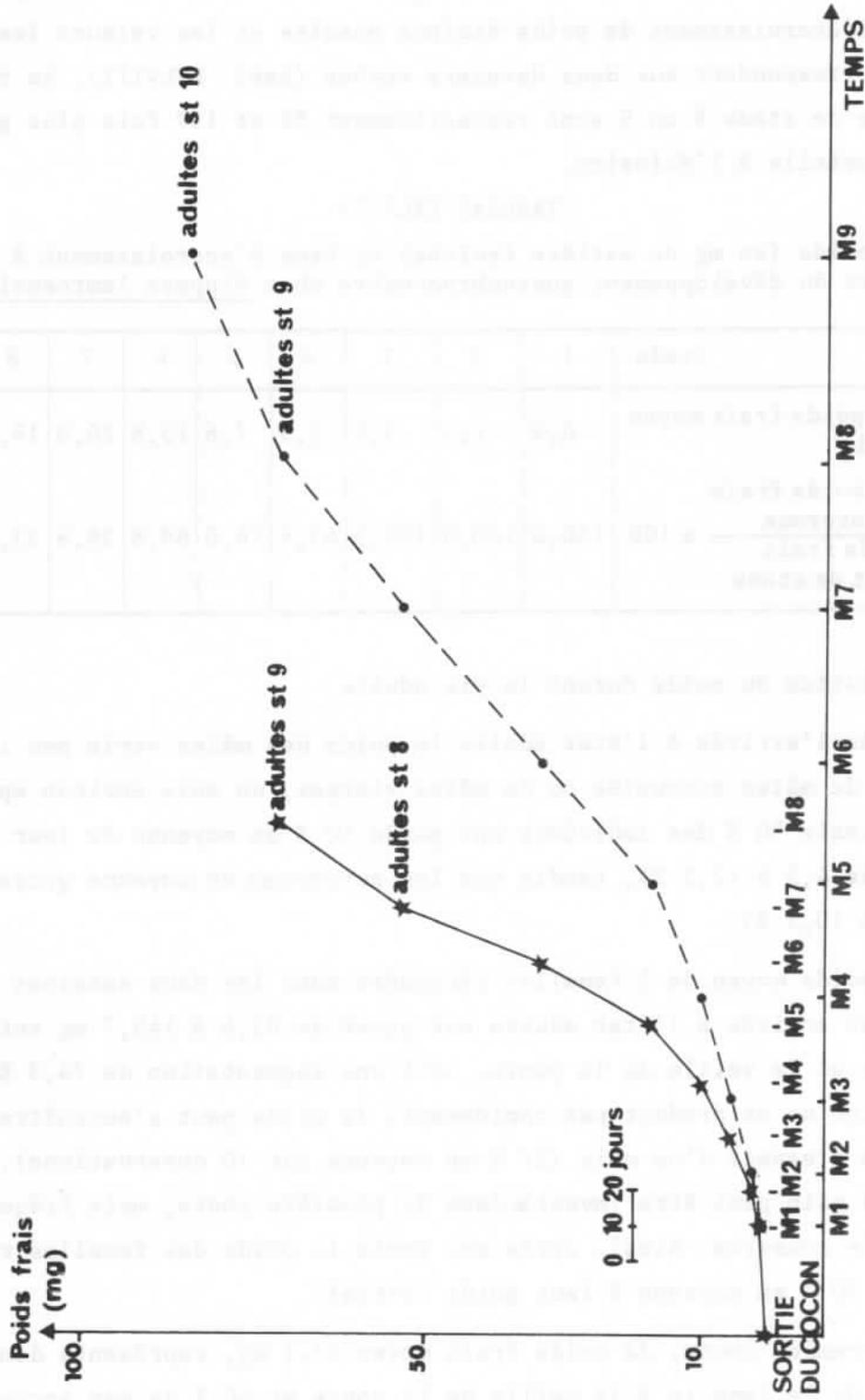


Fig. 71. Croissance pondérale moyenne de *Hippisa lantoensis* en élevage. Trait plein : développement rapide ; tiretés : développement lent.

Après la mue imaginaire une femelle pèse en moyenne 81,6 mg (32 observations de 43,4 à 113,5 mg) et un mâle 71 mg (38 observations de 36,3 à 119,6 mg).

Au cours du développement postembryonnaire l'araignée multiplie son poids par deux et même parfois davantage durant chacun des trois premiers stades. L'accroissement de poids diminue ensuite et les valeurs les plus basses correspondent aux deux derniers stades (tabl. LXLVIII). Au total, les araignées de stade 8 ou 9 sont respectivement 89 et 119 fois plus grosses que le juvénile à l'éclosion.

TABLEAU LXLVIII

Gain de poids (en mg de matière fraîche) et taux d'accroissement à chacun des stades du développement postembryonnaire chez Hippasa lamtoensis.

Stade	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Gain de poids frais moyen par stade	0,9	1,5	3,1	3,9	7,6	15,8	20,0	18,0	13,4
Gain de poids frais à l'intermue Poids frais en début de stade x 100	150,0	100,0	103,3	63,9	76,0	89,8	59,9	33,7	18,8

• Evolution du poids durant la vie adulte

Après l'arrivée à l'état adulte le poids des mâles varie peu : qu'il s'agisse de mâles accouplés ou de mâles vierges, un mois environ après la mue imaginaire 50 % des individus ont perdu 10 % en moyenne de leur poids de départ (de 4,5 à 12,2 %), tandis que les autres ont en moyenne grossi de 4 % (de 1,5 à 10,3 %).

Le poids moyen de 5 femelles fécondées dans les deux semaines qui ont suivi leur arrivée à l'état adulte est passé de 83,6 à 145,7 mg entre la mue imaginaire et la veille de la ponte, soit une augmentation de 74,3 %. Si la fécondation ne se produit pas rapidement, le poids peut s'accroître de 3 à 48,2 % en l'espace d'un mois (27 % en moyenne sur 10 observations). Une partie de ce gain peut être investie dans la première ponte, mais fréquemment la femelle le conserve. Ainsi, après une ponte le poids des femelles reste supérieur de 30 % en moyenne à leur poids initial.

Le premier cocon, de poids frais moyen 31,1 mg, représente donc 21,3 % du poids de la femelle à la veille de la ponte et 50 % de son accroissement

pondéral depuis la mue imaginale. Pour les deuxièmes et troisièmes cocons la femelle investit la totalité de la matière vivante qu'elle produit entre deux pontes et utilise même parfois une partie de son gain de maturation.

A la mort le poids de la femelle reste en moyenne de 33 % supérieur au poids initial (de 16,7 à 47,5 % pour 9 observations).

Au total, une femelle d'H. lamtoensis qui pèse en moyenne 81,6 mg à l'arrivée à l'état adulte, pèse 142,4 mg à la veille d'une ponte et 106,4 mg après celle-ci ; elle conserve à peu près ce poids jusqu'à la mort.

Les rares femelles qui ont produit des pontes stériles présentent un gain de poids semblable à celui des mères. Le poids des femelles n'ayant jamais pondu peut augmenter de 11 à plus de 50 % après un mois environ de vie adulte, puis reste stable jusqu'à la mort.

## 6. Anahita aculeata Simon, 1897

### a. Le cycle biologique

#### ● La fécondation

L'accouplement se produit en général quelques minutes après la mise en présence des partenaires. Après leur séparation, la femelle peut au bout d'un certain temps manifester de l'agressivité vis-à-vis du mâle, qu'il lui arrive parfois de dévorer (11 observations sur 60 mises en présence de partenaires et 36 accouplements observés), mais les deux membres du couple peuvent aussi rester ensemble un ou deux jours sans que le mâle se fasse manger.

Un mâle peut féconder efficacement plusieurs femelles. Ainsi, en l'espace d'un mois et demi, le même mâle a fécondé 4 femelles différentes, les accouplements étant espacés respectivement de 10, 12 et 22 jours, tandis qu'un autre mâle a fécondé une première femelle, puis deux autres 5 jours plus tard, dans la même journée. En revanche, une femelle n'accepte qu'une seule fois l'accouplement : des femelles déjà fécondées et parfois mères, mises une deuxième ou troisième fois en présence d'un mâle, se montrent agressives ou prennent la fuite lorsque le mâle effectue une parade et tente de s'accoupler.

#### ● La ponte

En élevage les cocons sont suspendus au plafond des cages ou accrochés contre leurs parois latérales. Dans la nature les pontes sont camouflées par

les mères qui les accrochent dans les herbes et les recouvrent avec des boulettes de terre ou des débris végétaux. Des femelles fécondées dans la nature et mises en élevage manifestent ce même 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 presque jamais leurs cocons.

Les cocons sont blancs. A l'extérieur, la soie est tissée très serrée, ce qui rend cette enveloppe très résistante et lui donne un aspect de papier ; la paroi interne est tapissée au contraire d'une couche de soie à texture de coton hydrophile lâche.

Les tableaux LXLIX et C réunissent les données quantitatives concernant la ponte. Nous n'avons pris en considération que les femelles accouplées, mais des femelles non accouplées peuvent également fabriquer des cocons, souvent deux ou trois, qui contiennent des oeufs 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. Ainsi sur 36 femelles dont l'accouplement a été observé, 30 ont ensuite pondu, mais 19 seulement ont eu une descendance.

TABLEAU LXLIX

Délais entre mue imaginale et fécondation, fécondation et première ponte, puis entre les pontes successives chez Anahita aculeata (en jours).

N° des femelles	Nombre de pontes	Mue imaginale et fécondation	Fécond. et 1ère ponte	1ère et 2e pontes	2e et 3e pontes	3e et 4e 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

TABLEAU C

Nombre d'oeufs pondus et nombre de jeunes éclos chez Anahita aculeata.

	1ère ponte	2e ponte
Nombre d'observations	13	9
Nombre moyen de jeunes éclos	138	114
Erreur-standard	15,9	19,2
Nombre moyen de jeunes non éclos	17	33
Erreur-standard	13,3	12,8
Oeufs : nombre total moyen	155	147

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

Les pontes suivantes 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.

De nombreux cocons ont été parasités par des Acariens et certaines femelles ont mangé leur cocon quelque temps après l'avoir pondu ; aussi ne reste-t-il qu'un petit nombre de données relatives à la réussite des pontes (tabl. C) : sur 57 cocons fabriqués seuls 30 ont éclos. Dans la plupart des cas, le premier cocon pondu a éclos, puis le deuxième avec une réussite deux fois moindre, et quelquefois le troisième et le quatrième (4 observations). Pour chaque cocon on a compté le nombre de jeunes effectivement éclos et les oeufs non éclos restant dans le cocon. La variabilité individuelle est grande et les moyennes obtenues ne constituent donc que des ordres de grandeur. Nous n'avons pas pris en considération les troisième et quatrième pontes pour lesquelles n'existaient que trop peu de données mais, à titre d'exemple, signalons le cas d'une femelle dont la première ponte a totalement réussi (211 jeunes éclos), la deuxième a été entièrement parasitée, la troisième a donné 152 jeunes (3 oeufs non éclos) et la quatrième 141 (aucun oeuf non éclos). Les troisième et quatrième pontes peuvent donc contenir des oeufs en nombre rappelant les moyennes obtenues pour les première et deuxième pontes.

Pour l'ensemble des résultats où le nombre d'oeufs pondus a pu être connu (37 cas), un cocon d'A. aculeata contient en moyenne  $156 \pm 8$  oeufs.

La pesée de 1 338 oeufs provenant de 8 cocons a montré que le poids moyen de matière fraîche d'un oeuf est de 0,62 mg (valeurs extrêmes : 0,54-0,70). Le poids moyen des oeufs d'un cocon de A. aculeata est alors estimé à 96,7 mg.

Pour calculer le délai moyen entre la ponte et l'éclosion, nous avons distingué le cas des premières pontes de celui des deuxièmes, mais les moyennes observées ne sont pas significativement différentes (tabl. CI). On obtiendra donc une meilleure estimation du délai moyen entre la ponte et l'éclosion d'après l'ensemble des observations, ce qui donne 22,6 jours.

TABLEAU CI

Délai entre la ponte et l'éclosion chez Anahita aculeata.

	1ère ponte	2e ponte
Nombre d'observations	13	9
Délai moyen (en jours)	21,7	23,9
Erreur-standard de la moyenne	1,5	1,7

• Le développement postembryonnaire

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. C'est après cette première mue que les jeunes d'A. aculeata sont élevés individuellement. Entre la sortie du cocon et cette mue, il s'écoule de 2 à 13 jours selon les individus. Les jeunes n'ont pas été isolés avant cette première mue, afin de ne pas troubler la période grégaire ; aussi n'avons-nous pas d'estimation de la durée moyenne de ce premier stade : les annexes 47, 48 et le tableau CII indiquent la durée moyenne globale des stades 1 et 2. Disons simplement que la durée du stade 1 paraît être habituellement de l'ordre de 10 jours.

L'annexe 47 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 ne sont pas significativement différentes chez les mâles et chez les femelles (annexe 48).

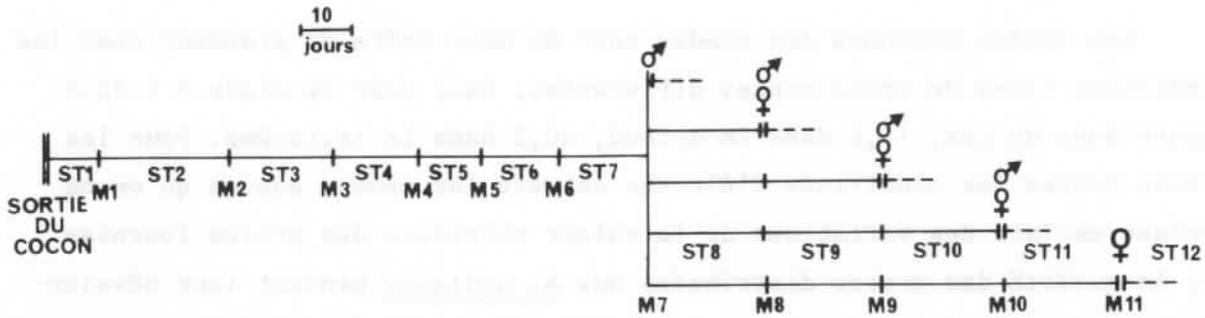


Fig. 72. Déroulement du développement postembryonnaire de *Anahita aculeata* en élevage.

TABLEAU CII

Durées moyennes, en jours, des différents stades du développement postembryonnaire de *Anahita aculeata*, d'après l'ensemble des individus élevés.

Stade	1 + 2	3	4	5	6	7	8	9	10
Durée moyenne	35,2	22,0	17,0	15,2	15,1	18,5	22,9	24,0	24,3
Erreur-standard de la moyenne	1,1	1,4	1,1	0,8	1,0	0,9	0,87	1,1	2,9
Nombre de mesures	66	62	57	49	50	46	40	31	7
Valeurs extrêmes	24-68	7-52	7-56	5-38	7-53	10-40	14-34	15-35	18-39

TABLEAU CIII

Stades d'arrivée à l'état adulte dans les différents élevages de *Anahita aculeata*.

		Stade				
		8	9	10	11	12
Individus des élevages de 1972, 1973, 1974	Durées moyennes des stades (en jours)	22,9	24	24,3		
	Nombre d'adultes	1	7	15	2	
Individus arrivés au laboratoire à l'état juvénile le 5.XI.1975 et le 23.XII.1975	Durées moyennes des stades (en jours)	33,1	40,1	47,5		
	Nombre d'adultes			1	7	
Individus arrivés au laboratoire à l'état juvénile le 31.V.1976 et le 28.IX.1976	Durées moyennes des stades (en jours)	21	22,2	23,0		
	Nombre d'adultes		3	3	3	

Les durées moyennes des stades sont du même ordre de grandeur chez les individus issus de trois pontes différentes, sauf pour le stade 3 : 32,5 jours dans un cas, 11,6 dans le second, 20,2 dans le troisième. Pour les trois pontes les conditions d'élevage ont été les mêmes, encore qu'on ne puisse exclure des variations de la valeur nutritive des proies fournies : or la qualité des proies distribuées aux A. aculeata pendant leur développement pourrait faire varier la durée des intermues. Des juvéniles capturés aux stades 5, 6 ou 7 et mis en élevage à la fin de l'automne 1975 on fait de longs stades : en moyenne 23 jours pour le stade 7, puis 33 jours pour le stade 8, 40 jours pour le stade 9, 47,5 jours pour le stade 10 et 76 jours pour le stade 11 d'une femelle. Le régime alimentaire, composé surtout de drosophiles et de calliphorides, était pratiquement dépourvu de grillons. Au contraire, des juvéniles capturés dans la nature au printemps et au début de l'automne 1976, puis élevés au laboratoire, ont poursuivi leur développement à la même vitesse moyenne que les individus des élevages de 1972, 1973 et 1974, c'est-à-dire avec une durée moyenne d'intermue de l'ordre de 23 jours pour les stades 9 et 10, parce que des grillons leur étaient proposés régulièrement (tabl. CIII).

Le stade au moment de la capture de juvéniles collectés dans la nature et mis ensuite en élevage a été déterminé par le poids frais après les mues et les longueurs céphalothoraciques des exuvies conservées au long du développement des individus. Ces dernières mesures ont surtout été prises en compte puisque la croissance linéaire moyenne des individus d'élevage semble représenter convenablement celle des animaux vivant dans la nature (CELERIER et BLANDIN, 1977). C'est au stade 10 que les araignées d'élevage arrivent le plus fréquemment à l'état adulte, mais les mâles peuvent devenir adultes aux stades 8, 9, 10 ou 11, et les femelles aux stades 9, 10, 11 ou 12 (tabl. CIII).

La figure 72 schématise le déroulement du développement postembryonnaire après la sortie du cocon ; les durées des stades sont les durées moyennes présentées dans le tableau CII.

En admettant qu'en général le nombre de mues effectuées est d'autant plus grand que la durée du développement est elle-même plus longue, l'état adulte est donc atteint en moyenne au bout de 123, 146, 170, 194 ou 218 jours, selon que la mue imaginale est la mue 7, 8, 9, 10 ou 11. Les durées de développement obtenues pour un même stade d'arrivée à l'état adulte sont toutefois variables et les valeurs se recouvrent largement d'un stade au suivant. Certains individus issus d'un même cocon peuvent ainsi avoir des

durées de développement équivalentes en ayant effectué un nombre de mues différent avant d'atteindre l'état adulte : des mâles éclos le 29.III.1973 sont devenus adultes en 140 jours en 7, 8 ou 9 mues (annexe 47).

D'après l'ensemble des élevages, indépendamment du nombre de mues effectuées pour parvenir à l'état adulte, une femelle d'A. aculeata devient adulte en 177 jours (36 cas, valeurs extrêmes : 109-289) et un mâle en 156 jours (43 cas, valeurs extrêmes : 114-201).

● La vie adulte

L'accouplement est possible et efficace de quelques jours à deux mois après l'arrivée à l'état adulte (voir tabl. LXLIX). Dans la nature, les accouplements doivent donc avoir lieu rapidement après les premières mues imaginaires.

La vie adulte des femelles ayant eu une descendance est la plus longue : plus de 3,5 fois celle des femelles vierges n'ayant pas pondu (tabl. CIV). Les femelles vierges qui produisent des pontes stériles ont une durée de vie adulte moyenne voisine de celle des femelles accouplées mais dont aucune ponte n'a éclos, sans doute parce qu'elles n'ont pas été efficacement fécondées.

TABLEAU CIV

Durée de la vie adulte chez Anahita aculeata en élevage (en jours).

	Durée moyenne de la vie adulte	Nombre d'observations	Erreur-standard de la moyenne	Valeurs extrêmes observées
Femelles ayant eu une descendance	227,1	22	17,8	71-366
Femelles accouplées, pontes non écloses	174,6	17	20,6	102-401
Femelles accouplées, pas de pontes	86,3	10	22,1	34-251
Femelles vierges, pontes stériles	158,0	5	36,8	54-261
Femelles vierges, pas de pontes	61,8	6	14,9	19-119
Mâles accouplés	158,0	25	11,6	46-287
Mâles vierges	77,6	17	9,5	18-161

La vie adulte des mâles va de moins d'un mois à plus de 9 mois, les mâles vierges ayant eu une durée moyenne de vie significativement plus courte que celle des mâles accouplés. Comme les mâles sont féconds durant les

deux mois qui suivent leur mue imaginale, les individus vierges meurent peu de temps après cette période, tandis que les individus accouplés se maintiennent encore en vie trois mois en moyenne (tabl. CIV).

En supposant que la fécondation ait lieu entre une semaine à deux mois après l'arrivée à l'état adulte, les femelles qui peuvent pondre 4 cocons, ce qui est le maximum, auront vécu en moyenne entre 142 et 194 jours. Ces valeurs confrontées à celles du tableau CIV montrent que ces femelles vivent encore ensuite de un à trois mois.

#### • Durées du cycle vital et du cycle biologique

Une femelle de A. aculeata qui a eu une descendance vit en moyenne 410 jours (17 observations, valeurs extrêmes : 180-633), et un mâle ayant fécondé une ou plusieurs femelles 324 jours (19 observations, valeurs extrêmes : 251-460).

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.

Dans un cocon pondu à un temps  $t$ , l'éclosion se produira à  $t + 23$  jours environ ; les premiers mâles adultes de stade 8 apparaîtront vers  $t + 146$  jours, les mâles et les femelles de stade 9 vers  $t + 169$  jours, les mâles et les femelles de stade 10 vers  $t + 193$  jours, les mâles et les femelles de stade 11 vers  $t + 217$  jours et les femelles de stade 12 vers  $t + 241$  jours. Des accouplements auront lieu essentiellement entre  $t + 169$  jours et  $t + 217$  jours. En supposant que la fécondation ait lieu en moyenne une semaine après l'arrivée à l'état adulte, le délai moyen entre la fécondation et la ponte étant de 14 jours, les pontes auront lieu en majeure partie entre  $t + 190$  jours et  $t + 238$  jours, soit environ 6 à 8 mois après la ponte précédente. Ce résultat est compatible avec l'existence de deux générations successives par an et sera discuté lors de l'étude de la dynamique de population de l'espèce (chap. IX). En élevage, d'une femelle capturée adulte et fécondée en août 1971, des générations d'adultes ont été obtenues successivement les unes des autres, en février 1972, en octobre-novembre 1972 et début janvier 1973, entre juin et septembre 1973, et en février 1974, soit des périodes de mues imaginale successives à intervalles de 6 à 11 mois, selon les cas.

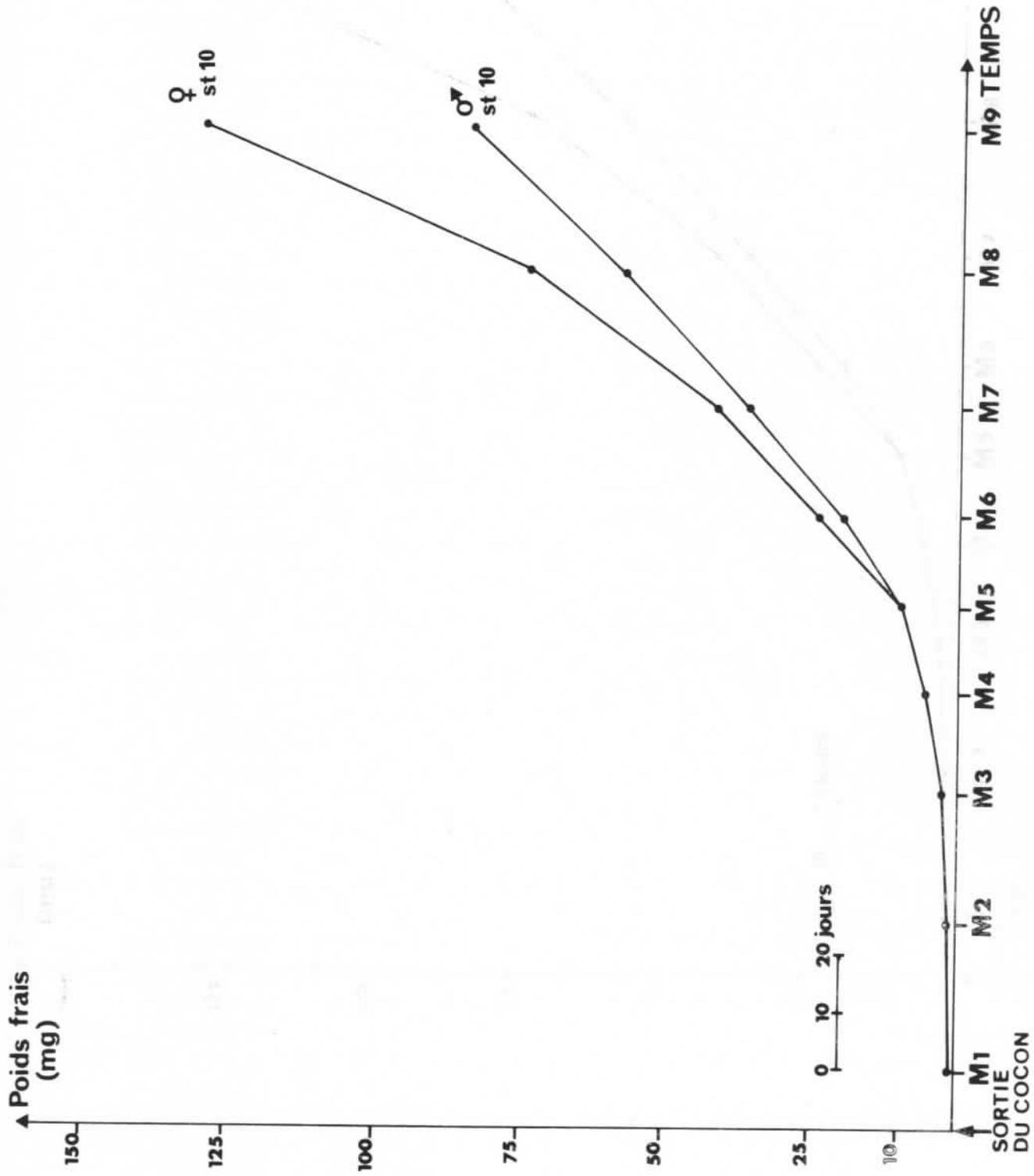


Fig. 73. Croissance pondérale moyenne de *Anahita aculeata* en élevage, pour des individus devenant adultes à la neuvième mue.

TABLEAU CVI

Croissance pondérale moyenne des individus de *Anahita aculeata* capturés juvéniles, puis élevés au laboratoire. Poids frais moyen en début de stade, avant toute prise de nourriture.

		Stade	7	8	9	10	11	12
Individus arrivés au laboratoire en novembre et décembre 1975	Poids frais ♂		15,7	30,7	54,4	91,8	145,4	-
	(en mg) ♀		18,5	33,4	61,3	106,3	168,5	262,2
	Nombre d'individus pesés ♂		2	6	7	7	6	-
	♀		3	3	5	6	5	1
Erreur-standard de la moyenne	♂		1,1	2,6	4,3	8,1	10,7	
	♀		2,8	3,4	7,1	9,2	19,5	
Individus arrivés au laboratoire en mai et septembre 1976	Poids frais ♂				52,9	82,0	122,5	
	(en mg) ♀				61,5	95,2	146,5	
	Nombre d'individus pesés ♂				7	5	1	
	♀				8	8	5	
Erreur-standard de la moyenne	♂				4,5	5,4	-	
	♀				7,3	8,5	23,0	

En moyenne, le poids frais après la mue imaginaire des mâles et des femelles de *A. aculeata* est d'autant plus élevé que le nombre de mues effectuées est plus grand, mais la variabilité est grande puisque les valeurs pour un même stade vont du simple à plus du double et se recouvrent largement d'un stade au suivant (tabl. CVII).

TABLEAU CVII

Poids frais à l'arrivée à l'état adulte des mâles et des femelles de *Anahita aculeata* (en mg).

	Stade 9		Stade 10		Stade 11	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Poids frais moyen	62,7	90,6	82,8	137,0	142,1	165,6
Nombre de pesées	6	4	14	13	7	15
Erreur-standard de la moyenne	3,5	18,7	4,2	8,9	10,4	12,0
Valeurs extrêmes observées	50,7	53,1	60,5	80,6	114,5	98,3
	71,7	131,4	106,0	186,6	161,9	262,2

La durée du développement est d'autant plus longue que le nombre de mues effectuées pour atteindre l'état adulte est plus élevé. Le poids frais des individus sera donc en moyenne d'autant plus important que la durée de leur développement sera plus longue. Dans les élevages les exceptions sont

toutefois fréquentes : les mâles ou les femelles de faible poids ne sont pas obligatoirement ceux ou celles qui présentent les durées de développement les plus courtes et, inversement, de gros individus adultes peuvent s'être développés plus rapidement et en effectuant moins de mues que d'autres individus de poids équivalents.

Après la mue imaginale, une femelle de *A. aculeata* pèse en moyenne 150,0 mg (41 mesures, valeurs extrêmes : 53,1-262,2) et un mâle 97,7 mg (33 mesures, valeurs extrêmes : 50,7-186,6).

L'accroissement de poids au cours de chacun des stades du développement postembryonnaire est grand : le taux de d'accroissement est le plus élevé dans la première partie du développement où l'araignée peut multiplier son poids par deux et même davantage durant chacune des intermues (tabl. CVIII). Au total, un mâle et une femelle, adultes au stade 10, sont respectivement 118 et 196 fois plus gros qu'un juvénile après sa deuxième mue.

TABLEAU CVIII

Gain de poids (en mg de matière fraîche) et taux d'accroissement au cours de chacun des stades du développement postembryonnaire de *Anahita aculeata*.

Stade		2	3	4	5	6	7	8	9	10
Gain de poids frais par stade	♂	0,4	1,2	2,8	4,6	10,3	16,5	21,5	26,3	
	♀					14,6	17,9	31,9	55,5	34,2
Gain de poids frais à l'intermue Poids frais en début de stade	♂					106,2	82,5	58,9	45,3	
	♀	57,1	109,1	121,7	90,2	150,5	73,7	75,6	74,9	26,4

● Evolution du poids durant la vie adulte

Le poids des mâles adultes varie peu : les fluctuations observées, de l'ordre de quelques milligrammes, résultent des prises alimentaires. Après la mue imaginale les mâles maintiennent ainsi leur poids, puis le dernier mois de leur vie ils refusent les proies et finissent par mourir après avoir perdu 15 % en moyenne de leur poids initial.

Chez les femelles le gain de poids entre la mue imaginale et la veille d'une ponte correspond à une augmentation moyenne de 87 % du poids initial (de 61 à 134 %) ; le poids des araignées avant une ponte peut ainsi dépasser 350 mg. Après une ponte le poids des femelles est toujours plus élevé, de 14 % en moyenne, que le poids à la mue imaginale (de 6 à 28 %).

Le poids du premier cocon pondu est bien supérieur à l'élévation de poids de la femelle entre le jour de la fécondation et la veille de la ponte. Cependant si la fécondation ne se produit qu'un mois après la mue imaginale, la femelle a déjà augmenté alors son poids initial de plus de 50 % : une grande partie de ce gain de maturation est donc investie dans la première ponte. De 150 mg au début de la vie adulte le poids d'une femelle passe ainsi à 225 mg un mois plus tard, à la fécondation, puis à 280,5 mg à la veille d'une ponte et à 171 mg après cette dernière. Une ponte équivaut donc à une perte de poids de 109,5 mg en moyenne, soit 39 % du poids de la femelle à la veille de la ponte et 84 % de la matière vivante qu'elle élabore pendant la période qui précède le dépôt du cocon.

Le poids moyen de soie sèche qui enveloppe les oeufs est de  $5,2 \pm 0,4$  mg (33 mesures, de 1,7 à 11,3 mg). Un cocon de 156 oeufs pèse donc à l'état frais 101,9 mg si l'on considère la teneur en eau de la soie comme négligeable. Du poids perdu par les femelles au moment de la ponte, le cocon lui-même représente 93 % tandis que 7 % correspondent aux dépenses liées à la fabrication de la ponte.

Les femelles qui ont produit des pontes stériles présentent des gains de poids du même ordre de grandeur que les mères, tandis que le poids des femelles vierges n'ayant jamais pondu augmente en général de 50 % en moyenne avant de mourir. Contrairement aux mâles, les femelles capturent des proies peu de temps encore avant leur mort et en fin de vie le poids des femelles mères -213 mg- est plus élevé de 42 % en moyenne qu'à la mue imaginale.

## C. COMPARAISON DES DIVERSES ESPECES ET DISCUSSION

Les données qui précèdent décrivent les cycles biologiques et la croissance de quelques espèces typiques. Il convient d'en faire ressortir les traits communs et les différences qui fourniront les bases de la comparaison des bilans d'énergie, et permettront de mieux comprendre ce qui se passe à l'échelle des communautés d'Araignées.

### 1. Réussite des élevages

Pour les six espèces élevées, le maintien en vie des adultes capturés dans la nature n'a pas posé de problèmes; en revanche, le nombre d'adultes obtenus de juvéniles isolés après l'éclosion varie d'une espèce à l'autre, les réussites allant de moins de 10 % à près de 60 % (tab.CIX). C'est chez la Theraphosidae, l'araignée la plus grosse à la sortie du cocon et celle qui vit le plus longtemps, que la proportion maximale d'individus parvient à maturité; O.celerierae s'élève encore assez facilement; la réussite est deux fois moindre chez A.aculeata et P.injucunda; quant à H.lamtoensis et B.gilloni, elles s'élèvent mal: chez la dernière, 40 % des juvéniles meurent déjà au premier stade. Il est possible qu'une nourriture mal adaptée perturbe le début du développement de B.gilloni, qui n'accepte en élevage que des Drosophiles. En effet, des individus de cette espèce capturés un peu plus tard au cours de développement, 62 % arrivent à maturité (39 à 88 % selon les élevages).

La proportion variable d'adultes obtenue d'un élevage à l'autre est peut-être due à une plus ou moins bonne adaptation des conditions de captivité aux exigences propres à chaque espèce. Chez O.celerierae, H.lamtoensis et A.aculeata, lorsque des juvéniles sont isolés tardivement d'élevages de groupe où les araignées issues d'un cocon ont pu pratiquer le cannibalisme, la réussite est en moyenne presque deux fois plus importante que celle d'individus isolés après l'éclosion (tabl.CIX). La faible reproduction en captivité de B.gilloni n'a pas permis de réaliser de tels élevages. Chez P.injucunda, il ne reste en général, au bout de quelques semaines, que de 2 à 8 survivants parmi les jeunes d'un cocon laissés ensemble; isolés, ces individus parviennent presque tous à maturité. On peut donc dire avec TURNBULL(1973) que grâce au cannibalisme entre juvéniles, ceux qui restent sont vigoureux et prennent un bon départ pour leur développement.

TABLEAU CIX

Nombre d'adultes obtenus de juvéniles nés en élevage.

Espèce		<i>S. griseipes</i>	<i>A. aculeata</i>	<i>O. celerierae</i>	<i>B. gilloni</i>	<i>H. lamtoensis</i>	<i>P. injuconda</i>
Indivi- dus iso- lés à l'éclo- sion.	Nombre	50	90	219	107	159	84
	Adultes obtenus	13♀ 16♂	11♀ 13♂	47♀ 43♂	3♀ 5♂	11♀ 14♂	8♀ 10♂
	Réus- site en %	58,0	26,7	41,1	7,5	15,7	21,4
Indivi- dus iso- lés d'éleva- ge de groupe	Nombre		55	74		43	
	Adultes obtenus		12♀ 11♂	31♀ 26♂		11♀ 6♂	
	Réus- site en %		41,8	77,0		34,9	

La forte mortalité souvent observée lors du premier stade hors du cocon pourrait alors être attribuée à une mauvaise adaptation de la taille des proies fournies ou à leur valeur nutritive insuffisante, mais aussi à une sensibilité particulièrement importante des jeunes araignées aux variations des facteurs externes (DRESCO-DEROUET, 1973).

On ne sait pas si les "stades critiques" marqués par une mortalité importante chez certaines espèces, comme le premier stade hors du cocon, et les stades 4 ou 5 (JONES, 1941; MIYASHITA, 1968c; CÉLÉRIER, 1971a; DRESCO-DEROUET, 1973; BONARIC, 1974, 1980), existent en milieu naturel, ou sont seulement le fait de la captivité. Les Résultats d'élevages ont toutefois montré que le facteur alimentaire joue un rôle important dans l'apparition de ces "stades critiques", son influence sur le développement postembryonnaire des araignées se manifestant non seulement par la quantité de proies fournies (BONNET, 1930; DEEVEY, 1949; TURNBULL 1962, 1965; MIYASHITA, 1968c) mais aussi par leur qualité, chez certaines espèces du moins. Ainsi, des *H.lamtoensis* et des *P.injuconda* nourries seulement de Drosophiles ne peuvent se développer au-delà du stade 4 ou 5, tandis qu'un apport suffisant en grillons, dès le début du développement leur permet d'atteindre la mue imaginale. La même constatation a été faite chez *Agelena naevia* (JONES, 1941, *Tege-  
naria saeva* (CELÉRIER, 1971a), et *Lycosa T-insignita* (MIYASHITA, 1968c). Chez *O.celerierae* recevant un régime à majorité de Drosophiles et de Caliphorides, le développement s'effectue moins rapidement qu'avec un complément régulier de Grillons. Une nourriture composée de mouches jusqu'au stade 5 chez *S.griseipes* semble être responsable d'une mortalité importante aux stades 8, 9 et 10.

Au cours de l'élevage d'une autre Theraphosidae, Avicularia avicularia, DRESCO-DEROUET (1973) note une forte mortalité au stade 5 qui "semble correspondre à des modifications du métabolisme: la nourriture fournie, en majorité des Drosophiles et des Calliphorides, apparaît insuffisante, non seulement en quantité, mais surtout en apport non équilibré de protides". Chez Pisaura mirabilis, nourrie seulement de Drosophiles au cours des deux premiers stades, puis de Grillons jusqu'à l'état adulte, BONARIC (1974) constate une mortalité de 40 % au passage du quatrième au cinquième stade. Les Mouches constituent donc pour certaines espèces d'Araignées une nourriture moins bonne que les Grillons; si la qualité de proies fournies au cours des tout premiers stades n'est pas suffisante, les individus sont affaiblis et le déroulement du cycle ne peut s'effectuer en totalité. En revanche, B.gilloni dédaigne les Grillons et peut parvenir à maturité en consommant seulement des Drosophiles. Le développement complet de plusieurs Linyphiidae a été également obtenu avec des Drosophiles qui constituent donc une nourriture qualitativement suffisante pour certaines Araignées (TURNBULL, 1962; SELIGY, 1971; CHRISTOPHE, 1974; BAERT, 1980).

## 2. Variabilité du nombre de mues, de la durée des cycles et du poids à la mue imaginale

Le nombre de mues effectuées pour atteindre l'état adulte, la durée des stades, celle des cycles vitaux et biologiques, varient d'une espèce à l'autre, mais aussi au sein d'une même espèce, entre mâles et femelles ainsi qu'entre individus d'un même sexe. Le poids atteint à la mue imaginale, montre également une grande variabilité.

Pour chaque espèce, le nombre de mues permettant d'atteindre l'état adulte offre une gamme de 4 ou 5 possibilités. Excepté chez S.griseipes, où les valeurs ne vont même pas du simple au double, la durée du développement postembryonnaire varie en moyenne du simple au triple, voire du simple au quadruple chez les mâles de H.lamtoensis. Les variations de poids sont les plus élevées chez les femelles de A.aculeata: du simple au quintuple. La variabilité la plus importante concerne les durées de vie adulte, certains individus d'une même espèce vivant dix fois plus longtemps que d'autres (tabl.CX).

De nombreux facteurs externes, dont les plus importants sont la nourriture, la température et l'humidité, peuvent être responsables de ces variations, mais les résultats obtenus par divers auteurs ne permettent pas des généralisations car ils montrent que les espèces peuvent être plus ou moins sensibles à un même facteur et réagir différemment non seulement d'une espèce à l'autre, mais de

TABLEAU CX

Valeurs extrêmes en élevage, du nombre de mues, du poids frais à la mue imaginaire, de la durée du développement postembryonnaire et de la vie adulte.

Espèce	Nombre de mues pour parvenir à l'état adulte	Valeurs extrêmes du poids frais à la mue imaginaire (mg)		Valeurs extrêmes de la durée du développement postembryonnaire (jours)		Valeurs extrêmes de la durée vie adulte			
		♀	♂	♀	♂	mères ♀	individus accouplés ♂	♀	♂
<i>S. griseipes</i>	8 à 11	6032,6	3798,7	483	394	6 ans	71	-	-
		9800,0	5761,8	604	521		266		
<i>O. celerienae</i>	9 à 13	629,4	429,1	146	146	49	24	30	20
		2004,2	1688,1	378	431	234	136	185	127
<i>A. aculeata</i>	7 à 11	53,1	50,7	109	114	71	46	19	18
		262,2	186,6	289	201	366	287	119	161
<i>H. lamtoensis</i>	6 à 10	43,4	36,3	105	80	78	30	25	28
		113,5	119,6	311	342	174	117	210	70
<i>B. gilloni</i>	8 à 11	48,9	39,3		148	25	17	14	17
		116,1	73,6		367	137	165	85	165
<i>P. injucunda</i>	5 à 8	15,0	12,8	47	42	49	18	11	11
		38,0	21,9	127	133	190	158	147	91

stade en stade au cours du développement (DRESCO-DEROUET, 1953, 1960, 1973; TURNBULL, 1962; BAERT, 1980).

En outre, malgré des conditions identiques d'élevage, on observe dès le départ, chez certaines espèces, des différences entre les individus d'un cocon élevés simultanément (DRESCO-DEROUET, 1960; VACHON, 1965; LE GUELTE, 1966; WHITCOMB et al., 1966; EMERIT, 1968; LEVY 1970; CELERIER, 1971a,; BONARIC, 1974, 1980). De fait, on a vu déjà que les oeufs d'une ponte, puis les juvéniles qui en éclosent, présentent des poids variables et que le début des développements postembryonnaires s'échelonne dans le temps. On sait qu'avant leur sortie du cocon, des juvéniles peuvent se nourrir d'oeufs non développés, phénomène qui peut accuser les différences initiales de poids (LECAILLON, 1904; HOLM 1940; VALERIO, 1974; EDWARDS, 1974; CANARD, 1980). Par la suite, ces différences peuvent ou non s'accroître en fonction des variations de l'appétit et du pouvoir de capture des jeunes araignées, ainsi qu'en fonction de la valeur nutritive des premières proies capturées.

Au total, que les conditions d'élevage soient ou non identiques, la durée des cycles, la taille et le poids des individus varient. Si de nombreuses espèces deviennent adultes au terme d'un nombre variable de mues, certaines, notamment chez les Linyphiidae, atteignent la mue imaginale par un nombre constant de stades (TURNBULL, 1962, 1965; BUCHE, 1966; GEORGESCU, 1973; CHRISTOPHE, 1974; TOFT 1976; BAERT, 1980). En plus des facteurs externes, des facteurs internes d'origine métabolique, hormonale ou génétique doivent intervenir comme le suggèrent LEVY (1970), BONARIC (1974, 1980) et WISE (1976). Un facteur peut être prépondérant pour déterminer le nombre de stades ou la durée permettant d'atteindre l'état adulte chez certaines espèces mais pas chez d'autres. On ne peut donc conclure de façon générale sur le déterminisme de la variabilité observée dans le développement des Araignées.

### 3. Durée du développement et poids à la mue imaginale

D'une espèce à l'autre, la durée du développement postembryonnaire n'est pas nécessairement plus longue et le poids à la mue imaginale plus élevé quand le nombre de mues est plus grand (tabl.CXI et CXII); il en va d'ailleurs de même entre les individus d'une seule espèce. Il est donc illusoire de tenter d'estimer avec précision d'après le poids, l'âge ou le nombre de mues d'une Araignée capturée dans la nature.

Les durées moyennes de développement postembryonnaire diffèrent peu entre les sexes, de sorte que l'accouplement peut être obtenu entre mâles et femelles issus d'une même ponte. En revanche, il existe des différences significatives entre le

TABLEAU CXI

Moyenne des poids frais à la mue imaginaire, des durées du développement postembryonnaire, de la vie adulte, et du cycle vital d'après l'ensemble des individus d'élevage indépendamment du nombre des mues effectuées pour atteindre l'état adulte.

( R : développement rapide, L : développement lent ).

Espèce	Poids frais à la mue imaginaire (mg)		Durée du développement postembryonnaire (jours)		Durée de vie adulte des individus accouplés (jours)		Durée du cycle vital des individus accouplés (jours)		Durée de vie adulte des individus vierges (jours)		
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	
<i>S. griseipes</i>	7499,7	4768,5	541	439	6ans	169	10ans	608	-	-	
<i>O. celerierae</i>	1217,3	1251,2	280	304	218	81	498	385	120	61	
<i>A. aculeata</i>	150,0	97,7	177	156	227	158	404	314	62	78	
<i>H. lamtoensis</i>	81,6	70,9	171	154	126	60	297	214	98	47	
<i>B. gilloni</i>	R L	80,0	55,4	173		69	43	242	216	44	40
				347							
<i>P. injucunda</i>		24,2	17,3	82	78	89	78	171	156	39	46

TABLEAU CXII

Durées moyennes du développement postembryonnaire et poids frais moyen à la mue imaginaire aux stades les plus fréquents d'arrivée à l'état adulte.

( R : développement rapide, L : développement lent ).

Espèce		Stade le plus fréquent d'arrivée à l'état adulte		Durée moyenne du développement postembryonnaire (jours)		Poids frais moyen à la mue imaginaire (mg)	
		♀	♂	♀	♂	♀	♂
<i>S. griseipes</i>	1972	11	10	496	393	7070,0	4960,0
	1974		10	487	469	7001,0	
<i>O. celerierae</i>		12		215		1222,2	
<i>A. aculeata</i>		10		170		137,0	82,8
<i>B. gilloni</i>	R	11		202		74,4	61,2
	L			335			
<i>H. lamtoensis</i>	R	8		121		53,4	
	L	9		252		71,4	
<i>P. injucunda</i>	R	7		52		21,9	17,2
	L			94			

poids des mâles et celui des femelles chez S.griseipes, A.aculeata, B.gilloni, et P.injucunda, tandis que les poids de O.celerierae et de H.lamtoensis sont semblables pour les deux sexes (tabl.CXII).

Chez B.gilloni et P.injucunda ni le nombre de mues, ni le poids atteint à la mue imaginale ne varient avec la vitesse de développement. Au contraire, chez H.lamtoensis, le développement lent se traduit par une mue supplémentaire, de sorte que le poids à la maturité est plus élevé qu'en cas de développement rapide.

#### 4. Durée de vie adulte

Chez toutes les espèces que nous avons élevées, la durée de vie adulte des mâles accouplés est inférieure en moyenne à celle des femelles mères (tabl.CXI), ce qui est assez général chez les Araignées (JUBERTHIE, 1954; JACKSON, 1978).

La durée de vie adulte des femelles est de même ordre de grandeur que la durée du développement chez O.celerierae, H.lamtoensis et P.injucunda; chez S.griseipes et A.aculeata elle lui est supérieure, tandis que chez B.gilloni elle est bien plus courte. Chez les mâles la durée de vie adulte est très inférieure à celle de leur développement, sauf chez A.aculeata et P.injucunda où les valeurs sont équivalentes.

La vie adulte des mâles vierges est plus courte que celle des mâles accouplés chez O.celerierae, P.injucunda et A.aculeata, mais il n'existe pas de différence chez B.gilloni et H.lamtoensis. Les femelles vierges qui pondent des oeufs stériles vivent aussi longtemps que les mères. Au contraire les femelles vierges qui ne pondent pas ont une vie bien plus courte. Ce résultat ne s'accorde pas avec ceux de BONNET (1930, 1935) et de GALIANO et HALL (1973), qui ont trouvé que les individus vierges vivent plus longtemps que ceux qui ont été accouplés; BONNET conclut: "les pontes successives épuisent l'animal et il s'avère que les femelles vierges vivent plus longtemps."

#### 5. Croissance pondérale au cours du développement postembryonnaire

Peu de courbes de croissance pondérale d'Araignées ont été établies jusqu'à présent. Le plus souvent, c'est la croissance linéaire qui a été caractérisée d'après des exuvies obtenues en élevage ou à partir d'individus capturés dans la nature. Les travaux de JONES (1941) ont montré que chez Agelena naevia les facteurs physiques de l'environnement comme la lumière ou l'humidité n'agissent que sur la durée d'intermue et sont pratiquement sans effet sur la croissance. Il en serait de même pour la nourriture lorsque celle-ci est abondante. Chez une même espèce, lors de développements rapides ou lents, les individus, à stade égal, atteignent

de fait un poids semblable. Pour représenter l'évolution du poids au cours du développement postembryonnaire, on peut donc prendre le temps comme abscisse (fig.74) mais aussi le nombre de mues (fig.75). Dans cette dernière représentation, les changements de pente marquent des étapes de la croissance et indiquent des "périodes critiques" qui correspondent à l'existence de modifications anatomiques ou physiologiques.

#### 6. Vitesse de croissance au cours du développement postembryonnaire

Les vitesses de croissance mesurées par les gains journaliers de matière fraîche (en mg par jour) sont calculées en admettant que le gain de poids s'effectue régulièrement (tabl.CXIII). Elles diffèrent d'une espèce à l'autre et chez la même espèce entre les sexes ou entre les individus lorsque ceux-ci présentent des développements soit lents soit rapides. Pour chacune des espèces, ces vitesses augmentent progressivement au cours du développement. La vitesse de croissance globale est la plus élevée chez S.griseipes; elle est de moitié plus faible chez O.celerierae et de 20 à 80 fois plus basse chez les autres espèces. On observe toutefois des valeurs assez proches chez H.lamtoensis, B.gilloni et P.injucunda.

Ces résultats étaient prévisibles. On a vu en effet chez les diverses espèces élevées que le poids à la mue imaginale offre une gamme très étendue alors que les variations du nombre de stades requis et des durées de développement sont comparativement moindres: S.griseipes, O.celerierae, A.aculeata, B.gilloni et H.lamtoensis peuvent se développer en une dizaine de stades avec des durées moyennes allant au plus du simple au triple, mais présentent des poids à l'arrivée à l'état adulte qui varient entre 50 et 7000 mg (tabl.CXIII). En outre les poids des oeufs sont bien moins variables que ceux des adultes (tabl.CXV et CXII) et à l'exception du cas particulier de S.griseipes le rapport du poids de l'adulte à celui de l'oeuf décroît de la plus grande espèce à la plus petite passant de 745 chez O.celerierae à 51 chez le mâle de P.injucunda.

#### 7. Croissance pondérale au cours de la vie adulte

Les mâles après une mue imaginale maintiennent leur poids et en fin de vie maigrissent de 10 à 15 %, à l'exception de ceux de P.injucunda dont le poids s'élève de 15 % en moyenne après l'arrivée à l'état adulte et se maintient jusqu'à la mort. Il existe donc rarement une croissance de maturation chez les mâles, comme cela a déjà été constaté pour d'autres espèces d'Araignées, (TURNBULL, 1962; EDGAR, 1971; JACKSON, 1978; TURNER, 1979).

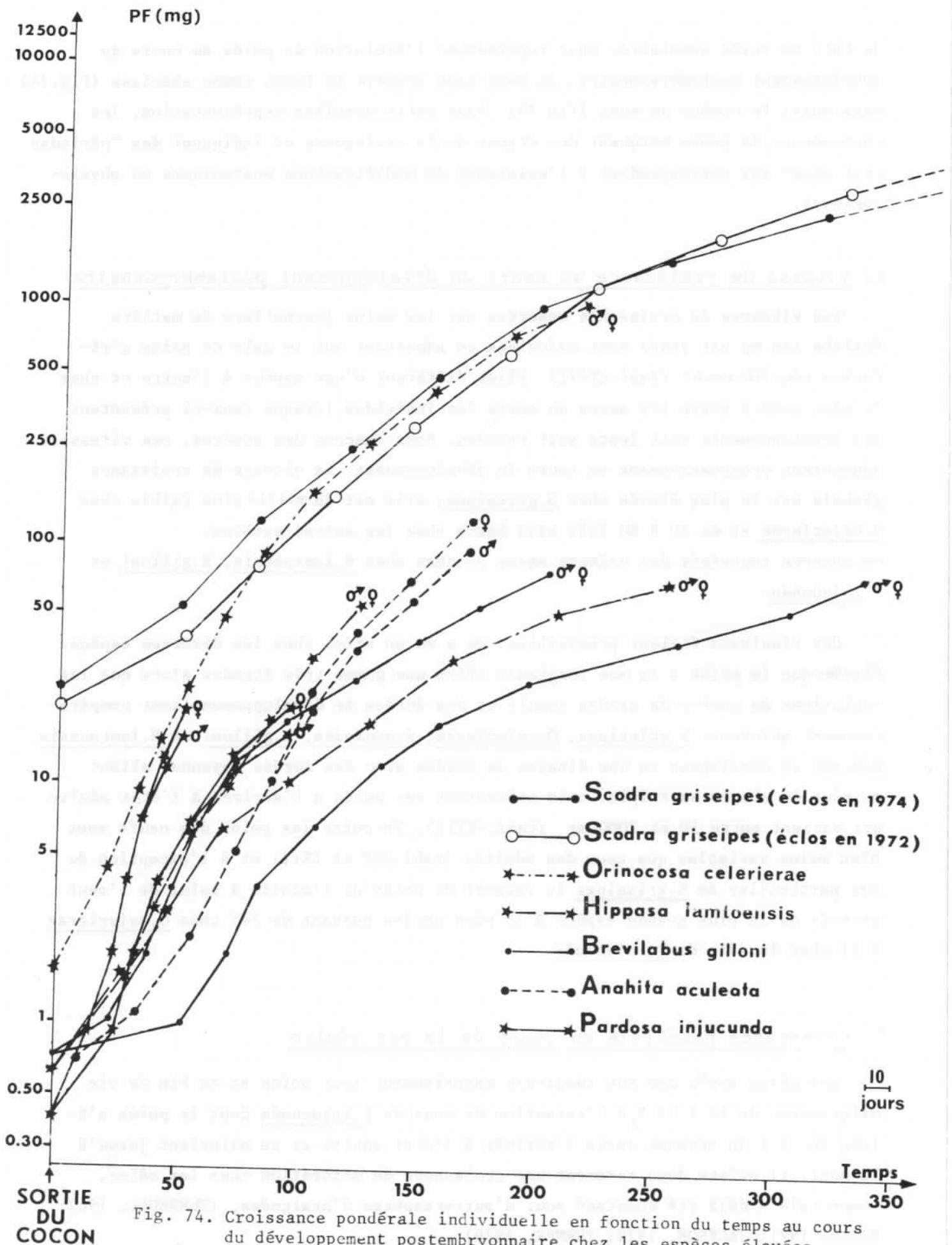


Fig. 74. Croissance pondérale individuelle en fonction du temps au cours du développement postembryonnaire chez les espèces élevées. Cas du stade le plus fréquent d'arrivée à l'état adulte.

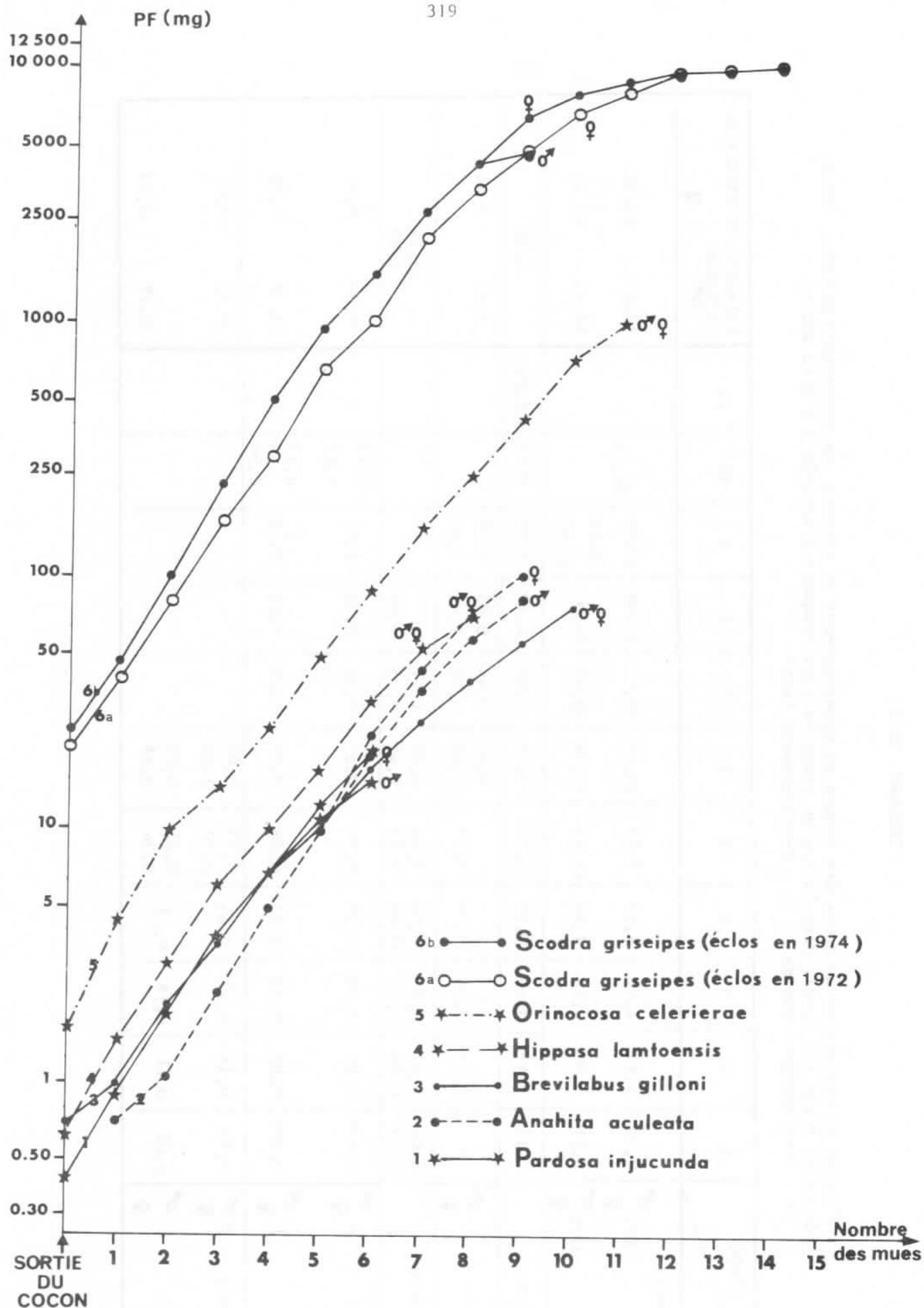


Fig. 75. Croissance pondérale individuelle en fonction du nombre de mues au cours du développement postembryonnaire chez les espèces élevées. Cas du stade le plus fréquent d'arrivée à l'état adulte.

TABLEAU CXIII

Vitesse de croissance au cours des stades du développement et vitesse de croissance globale (en mg de poids frais par jour), dans le cas du stade le plus fréquent d'arrivée à l'état adulte.  
(R : développement rapide, L : développement lent)

ESPECE.	STADE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	Vitesses de croissance globales
<i>S. griseipes</i>	1972 ♂	0,35	1,47	2,77	4,21	9,72	14,68	19,60	21,46	23,50	-		12,57
	1972 ♀										21,26		14,21
	1974 ♂	0,51	1,90	3,14	7,60	11,33	11,26	18,63	20,0	8,11			10,52
	1974 ♀									27,82			14,32
<i>O. celerierae</i>		0,13	0,49	0,50	0,96	1,77	2,55	3,60	4,40	6,40	9,69	16,04	5,68
<i>A. aculeata</i>	♂	-	0,016	0,05	0,16	0,30	0,62	0,84	0,95	1,03			0,48
	♀						0,87	0,97	1,41	2,62			0,80
<i>H. lamtoensis</i>	R	0,03	0,12	0,22	0,26	0,48	0,87	1,21					0,44
	L	0,03	0,08	0,17	0,14	0,23	0,46	0,45	0,40				0,28
<i>B. gilloni</i>	R ♂	0,014	0,05	0,16	0,28	0,36	0,27	0,34	0,50	0,61	0,19		0,30
	R ♀										0,67		0,37
	L ♂	0,006	0,05	0,15	0,13	0,20	0,25	0,25	0,21	0,34	0,17		0,18
	L ♀										0,60		0,22
<i>P. injucunda</i>	R ♂	0,04	0,14	0,23	0,44	0,53	0,69						0,32
	R ♀					0,70	1,07						0,41
	L ♂	0,02	0,11	0,18	0,23	0,25	0,29						0,18
	L ♀					0,34	0,45						0,23

Les femelles, au contraire, ont une nette croissance de maturation: de 20 à 50 % du poids à la mue imaginale (tabl.CXIV). Ce gain de poids est en général conservé en fin de vie et une part peut en être utilisée pour une ponte. La signification de la croissance de maturation, qui équivaut à une "perte" pour la production d'oeufs (KESSLER, 1971), est peut-être alors celle de "réserves" destinées à satisfaire des besoins lors de l'élaboration d'un cocon.

Après une ponte, le poids des femelles est plus élevé qu'à la mue imaginale de 12 à 30 % selon les espèces, sauf chez les individus âgés de *S.griseipes* où il reste le même (tabl.CXIV).

TABLEAU CXIV

Variations du poids des femelles pendant la vie adulte et poids moyen d'un cocon.

(PF : poids frais, en mg).

Espèce	PF à la mue imaginale ①	PF à la fécondation ②	$\frac{② - ①}{①} \times 100$ (délai entre mue imaginale et fécondation)	PF avant la ponte	PF après la ponte	PF d'un cocon
<i>S.griseipes</i> jeunes ♀ vieilles ♀	7500	9500	27 (3mois)	-	-	4000
	14000	15500	11	18800	14000	
<i>A.aculeata</i>	150,0	225,0	50 (1mois)	280,5	171,0	101,9
<i>O.celerierae</i>	1217,3	1546,0	27 (3semaines)	2405,4	1582,5	754,0
<i>H.lantoensis</i>	81,6	103,6	27 (1mois)	142,4	106,4	31,1
<i>B.gilloni</i>	79,0	93,0	18 (2semaines)	137,1	88,5	38,5
<i>P.injucunda</i>	24,2	32,0	32 (1mois)	43,9	29,0	13,0

L'effort de reproduction doit de préférence être défini par la proportion d'énergie allouée aux activités de reproductions (WILLIAMS 1966a, 1966b). Chez les Araignées, divers indices ont été calculés, utilisant le nombre d'oeufs, leur poids ou leur valeur énergétique par rapport au poids de la femelle (ENDERS, 1966; ANDERSON, 1978; WORKMAN, 1979). Nous avons tenté une première approche de l'effort de reproduction en calculant d'après les poids frais, le rapport défini par WORKMAN, du poids Br des oeufs d'un cocon — en général le premier pondu, car il semble être le plus important pour la reproduction (KESSLER, 1973) — au poids B♀ de la femelle pendant qu'elle transporte une ponte, ou après la ponte, ou à défaut après la mue imaginale.

Chez les Lycosidae, la gamme de cet indice va de 0,48 à 1,68 selon les espèces et leur localisation géographique (ENGELHART, 1964; BREYMEYER, 1867; HAGSTRUM, 1970; EDGAR, 1971; KESSLER, 1971, 1973; STEIGEN, 1975; ALBERT et ALBERT, 1976; HUMPHREYS, 1976, 1978; WORKMAN, 1977, 1978, 1979; ANDERSON, 1978).

Les valeurs trouvées chez O.celerierae, B.gilloni et P.injucunda se situent dans le bas de cette gamme, et celle de H.lamtoensis est bien plus faible encore (tabl.115). L'indice de A.culeata est le plus élevé, celui de S.griseipes le plus faible.

Chez certaines espèces, le premier cocon contient plus d'oeufs que les suivants, mais ce n'est pas le cas chez d'autres où les pontes successives peuvent contenir autant d'oeufs et même parfois davantage. Il est donc préférable de définir l'effort de reproduction d'après le nombre total d'oeufs qu'une femelle peut pondre. Le poids correspondant est alors du même ordre de grandeur que le poids atteint par la femelle à la mue imaginale, sauf chez A.aculeata où il atteint le double; or cette espèce est la seule à ne pas transporter sa ponte ou s'occuper d'elle: elle l'abandonne après l'avoir accrochée et camouflée dans les herbes. Les indices trouvés en considérant la totalité des oeufs pondus par une femelle sont bas comparés à celui que nous avons calculé pour la Linyphiidae Macrargus rufus d'après les données de CHRISTOPHE (1974): 3,0 pour les femelles d'élevage et 3,7 pour les femelles se reproduisant dans la nature. EDGAR (1971) a constaté qu'en Ecosse la femelle de Pardosa lugubris d'un poids de 23,7 mg, produit deux pontes dont les oeufs pèsent respectivement 19,5 et 13,6 mg en moyenne: l'indice d'effort de reproduction est comparable à celui trouvé chez P.injucunda.

Nos estimations de l'effort de reproduction ont été faites d'après les données obtenues en élevage; or les femelles de certaines espèces peuvent dans ces conditions différentes de celles de la nature, modifier le nombre de pontes qu'elles produisent, le nombre d'oeufs par ponte, ou le poids des oeufs (TURNBULL 1962; EDGAR, 1971; RICHTER et al. 1971; KESSLER, 1971, 1973; ANDERSON, 1974; CHRISTOPHE, 1974; RIECHERT et TRACY, 1975; WISE, 1975; HUMPHREYS, 1976; TOFT, 1976, 1978, 1979; VALERIO, 1976; WINGERDEN, 1977.

Les données obtenues en milieu naturel montrent en général que les variations sont fréquentes au cours de la période de reproduction, selon les années et en fonction des facteurs climatiques et alimentaires.

Chez toutes les espèces élevées, il existe au laboratoire des variations du nombre de pontes par femelle, du nombre d'oeufs par cocon, du poids des oeufs dans un cocon et d'un cocon à l'autre, et même du poids de soie qui enveloppe les oeufs. Les données peu nombreuses concernant les pontes collectées sur le terrain n'ont pas permis d'établir des comparaisons précises avec les résultats d'élevage excepté chez B.gilloni dont les cocons pondus dans la nature contiennent en moyenne un plus grand nombre d'oeufs qu'en élevage.

TABLEAU CXV

Estimation de l'effort de reproduction chez les différentes espèces élevées.

ESPECE	Nombre moyen d'oeufs par ponte (Valeurs extrêmes)	Nombre de pontes par femelles	Poids frais moyen d'un oeuf (Valeurs extrêmes) mg	Poids frais moyen des oeufs d'un cocon mg	Effort de reproduction Br $\frac{BQ}{BQ}$			
					1 ponte	2 pontes	3 pontes	4 pontes
<i>S. griseipes</i>	203 (112-375)	$\geq 4^*$	18,86 (16,5-22,4)	3820	0,27	0,55	0,82	1,09
<i>O. celerierae</i>	447 (278-541)	2(1 à 3 <sup>*</sup> )	1,64 (1,41-1,95)	732,3	0,46	0,93	1,39	-
<i>A. aculeata</i>	156 (56-238)	3(1 à 4 <sup>*</sup> )	0,62 (0,54-0,70)	96,7	0,57	1,13	1,70	2,26
<i>H. lamtoensis</i>	72 (31-98)	2(1 à 3 <sup>*</sup> )	0,43 (0,31-0,54)	30,6	0,29	0,58	0,86	-
<i>B. gilloni</i>	66 (25-107)	2 <sup>*</sup> (1 à 4)	0,57 (0,43-0,68)	37,6	0,43	0,86	1,28	1,71
<i>P. injucunda</i>	38 (20-62)	2(1 à 3 <sup>*</sup> )	0,34 (0,27-0,54)	12,7	0,44	0,88	1,31	-

\* Nombre de pontes successives pouvant éclore.

Les caractéristiques de la reproduction présentent ainsi une variabilité comparable à celle du développement postembryonnaire et de la croissance. Les facteurs responsables de cette variabilité peuvent être externes, qu'il s'agisse de la température (VALERIO, 1976), de l'humidité (WINGERDEN, 1977), de la qualité ou de la quantité de la nourriture (TURNBULL, 1962; KESSLER, 1971; SUZUKI, 1974; WISE 1975), mais aussi génétique, comme le suggèrent RIECHERT et TRACY (1975). Dans leur étude sur Agelenopsis aperta, ceux-ci ont en effet constaté que la femelle ne pond que 52 oeufs dans un biotope offrant de mauvaises conditions thermiques et trophiques, mais peut en pondre jusqu'à 653 dans un biotope favorable, l'effort de reproduction passant ainsi de 0,1 à 1,3. Ayant montré que le nombre d'oeufs pondus croît avec la consommation mais tend vers une limite, RIECHERT et TRACY pensent que celle-ci est déterminée génétiquement, tandis que le nombre d'oeufs effectivement produits dépend des conditions du milieu.