

Bilans énergétiques individuels, en
élevage, de deux Lycosidae d'une savane
africaine (Lamto, Côte d'Ivoire):
Brevilabus (?) gillonorum Cornic, 1980 et
Hippasa Lamtoensis Dresco, 1981

par Marie-Louise CELERIER^o

Résumé

Les bilans énergétiques individuels de plusieurs espèces d'araignées des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire) ont été étudiés en élevage. Le choix s'est porté principalement sur des Lycosidae, famille dominante dans l'écosystème. Les résultats obtenus chez deux d'entre elles: *Brevilabus (?) gillonorum* et *Hippasa lamtoensis* sont comparés.

Ces deux espèces de poids et de taille semblables diffèrent par leur cycle et leur biologie. Chez l'une et l'autre il existe des individus à développement soit lent soit rapide. A stade égal le poids est équivalent, mais le développement lent peut conduire à un nombre de stades plus élevé que le développement rapide, donc à des adultes de plus grande taille: c'est le cas chez *H. lamtoensis*. Par ailleurs, *B. gillonorum* ne tisse que quelques fils tandis que *H. lamtoensis* construit une toile de capture. La production de croissance corporelle représente ainsi moins de 80 % de la production du développement postembryonnaire chez *H. lamtoensis*, du fait de la production de soie et d'exuvies, tandis qu'elle est de l'ordre de 85 % chez *B. gillonorum*.

Chez les mâles, l'essentiel de la production correspond au développement postembryonnaire, tandis que les femelles ont encore une production élevée à l'état adulte: avec une seule ponte, cette production atteint 46 % de la production du développement chez *B. gillonorum*, et en représente près de 100 % chez les *H. lamtoensis* à développement rapide.

Les différences de rendements écologiques observées entre les deux espèces traduisent l'existence de différentes stratégies d'allocation de l'énergie.

^o (U.A. 258 du C.N.R.S.)

Université Pierre et Marie Curie, Laboratoire de Zoologie - Bât. A, 4 Place Jussieu, F-75230 Paris cedex 05.

Summary

The individual energy budgets of several species from Lamto savannah (Ivory Coast) have been studied in laboratory conditions. It was mainly the dominant family of the ecosystem, the Lycosidae, which was chosen. The results obtained are compared in two of them: *Brevilabus (?) gillonorum* and *Hippasa lamtoensis*.

These two species, of similar weight and size, are different in their cycle and biology. Both spiders have slow and fast development. At the same instar the weight is equivalent but slow development may lead to a higher number of instars than in fast development and to adults of bigger size, which is the case in *H. lamtoensis*. Besides, *B. gillonorum* deposits only a few threads when moving whereas *H. lamtoensis* is a weaving species which builds a capture web. Thus in *H. lamtoensis*, the corporeal growth production represents less than 80 % in the production of postembryonic development because of the production of silk and exuviae whereas it reaches 85 % in *B. gillonorum*.

In the males, the essential of the production is elaborated during the postembryonic development, whereas the females still have an important production during adult life: considering only the first egg sac, it represents 46 % of the development production in *B. gillonorum* and nearly 100 % in *H. lamtoensis* with fast development.

The differences observed between the two species in energy efficiencies reveal the existence of different strategies of energy allocation.

Introduction

Dans le cadre des recherches écologiques sur les savanes de Lamto (Côte d'Ivoire), les bilans énergétiques de plusieurs Lycosidae, famille dominante dans l'écosystème ont été étudiés (BLANDIN et CÉLÉRIER, 1981).

Les résultats obtenus en élevage, à l'échelle individuelle, sont comparés ici chez deux d'entre elles: *Brevilabus (?) gillonorum* CORNIC 1980 et *Hippasa lamtoensis* DRESCO 1981. Ces deux espèces diffèrent par leur cycle et leur biologie mais ont des adultes de taille et de poids semblables.

Matériel et méthodes

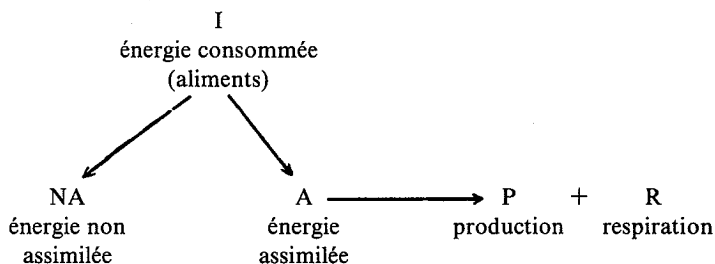
Brevilabus gillonorum et *Hippasa lamtoensis* espèces connues seulement de Lamto, se rencontrent essentiellement la première en savane brûlée la seconde également en savane non brûlée (BLANDIN et CÉLÉRIER, 1981).

En dehors de la construction des cocons, *B. gillonorum* ne tisse pas, sauf parfois quelques fils; elle se déplace à la surface du sol de jour comme de nuit et peut être qualifiée d'espèce errante. *H. lamtoensis* au contraire, est une Lycosidae sédentaire et vit, comme toutes les Hippasinae, sur une toile en nappe du type de celle des Tégénaires. Son activité est essentiellement diurne, à l'affût des insectes qui viennent se prendre dans sa toile.

Les adultes des deux espèces sont à peu près de même taille. La longueur moyenne du corps est de 8 mm chez le mâle et de 10 mm chez la femelle de *B. gillonorum*, les longueurs céphalothoraciques correspondantes atteignent respectivement 4,2 et 4,6 mm, tandis que la longueur moyenne du corps chez *H. lamtoensis* s'élève à 9 mm chez le mâle et 10,7 mm chez la femelle, avec des longueurs céphalothoraciques moyennes de 4,6 et 4,8 mm respectivement.

Les araignées ont été élevées individuellement dans des boîtes en matière plastique dans lesquelles des capsules bourrées de coton hydrophile largement imbibé d'eau assurent une humidité relative proche de la saturation. Les cages sont placées dans des étuves où règnent des conditions constantes: une température de $26 \pm 2^\circ \text{C}$ correspondant à la moyenne de Lamto, une photopériode de douze heures et une humidité relative d'ambiance de 80 %. *H. lamtoensis* est nourrie de drosophiles, de grillons, de Calliphorides et de leurs larves, *B. gillonorum* essentiellement de drosophiles, les autres proies étant rarement acceptées.

Les bilans sont établis à partir de la relation classique (BOURLIÈRE et LAMOTTE, 1967):



L'énergie consommée, ou ingérée (I) est déterminée par la différence entre l'énergie contenue dans les proies et celle des restes alimentaires.

La production (P) se décompose en quatre fractions: $P = P_c + P_e + P_s + P_r$, où P_c représente la production liée à la croissance corporelle, P_e correspond aux exuvies et P_s à la soie; la production de croissance totale équivaut alors à $P_g = P_c + P_e + P_s$. P_r désigne la production de reproduction; elle est négligeable chez les mâles mais importante chez les femelles où elle comprend l'énergie contenue dans les oeufs (P_o) et dans la soie des cocons (P_c): $P_r = P_o + P_{sc}$.

L'ingestion, les différentes composantes de la production et l'énergie perdue dans les rejecta ont été mesurées tout au long du cycle vital. L'énergie assimilée est alors déduite de la différence entre l'énergie ingérée et celle perdue dans les rejecta. Les dépenses de maintenance -somme des dépenses d'entretien et des dépenses d'activité- que traduit la respiration, sont calculées d'après la relation: $R = A + P$.

Les chaleurs de combustion ont été déterminées en brûlant le matériel déshydraté par lyophilisation dans une bombe calorimétrique du type PARR 1411. Les quantités d'énergie ont été calculées en multipliant les quantités de matières sèches sans cendres par les chaleurs de combustion correspondant à chacun des matériaux (BLANDIN et CÉLÉRIER, 1981).

Les rendements énergétiques exprimés en pourcentages traduisent l'efficacité des transferts d'énergie et permettent de comparer les deux espèces.

Caractéristiques quantitatives des cycles vitaux

Les élevages ont révélé une importante variabilité de la reproduction et du développement chez les deux espèces, mais il existe chez chacune un stade d'arrivée à l'état adulte plus fréquent que les autres. Les bilans énergétiques du développement postembryonnaire ont été établis pour ces cas les plus courants. Les tableaux 1 et 2 rassemblent les données relatives aux caractéristiques quantitatives moyennes du développement post-embryonnaire et de la reproduction.

		Stade le plus fréquent d'arrivée à l'état adulte	Durée moyenne du développement postembryonnaire (jours)	Durée de vie moyenne des adultes accouplés (jours)		Poids frais moyen à la mue imaginaire (mg)	
		♂ ♀	♂ ♀	♂	♀	♂	♀
<u>B. gillonorum</u>	R	11	202	43	69	61,2	74,4
	L		335				
<u>H. lamtoensis</u>	R	8	121			53,4	
	L	9	252	60	126	71,4	

(tableau 1)

Caractéristiques quantitatives moyennes du cycle vital chez *Brevilabus gillonorum* et *Hippasa lamtoensis*.

R et L: développements rapide et lent.

	PF à la mue imaginaire	PF à la fécondation	PF avant la première ponte	PF après la ponte	PF d'un cocon	Nombre d'oeufs par ponte	PS de soie qui enveloppe les oeufs	PF d'un oeuf
<u>B. g.</u>	79,0	93,0	126,4	88,5	30	51	0,90	0,57
<u>H. l.</u>	81,6	103,6	142,4	106,4	31,1	72	0,53	0,43

(tableau 2)

Caractéristiques quantitatives moyennes de la reproduction chez *Brevilabus gillonorum* (*B. g.*) et *Hippasa lamtoensis* (*H. l.*).

PF, PS: poids de matière fraîche et sèche, en mg.

Chez *B. gillonorum* comme chez *H. lamtoensis* on a constaté l'existence d'individus à développement soit lent soit rapide. Chez *B. gillonorum*, ni le nombre de mues, ni le poids atteint à la mue imaginale ne varient avec la vitesse de développement. Chez *H. lamtoensis* au contraire le développement lent se traduit par une mue supplémentaire de sorte que le poids à la maturité est plus élevé qu'après un développement rapide.

La durée du développement postembryonnaire est en moyenne plus longue chez *B. gillonorum* mais la vie adulte est plus brève que chez *H. lamtoensis*.

Les poids moyens de matière fraîche atteints à la mue imaginale par les individus dont le développement complet a été suivi se situent dans une gamme assez étroite qui va de 53,4 mg chez les individus à développement rapide de *H. lamtoensis*, à 74,4 mg chez la femelle de *B. gillonorum* (tableau 1).

Après la mue imaginale, chez les mâles il n'y a pas de croissance corporelle. En revanche, les femelles présentent une nette croissance de maturation qui au bout de la période de fécondité, atteint en moyenne 18 et 27 % du poids initial chez *B. gillonorum* et *H. lamtoensis* respectivement. Une partie de ce gain peut être investie dans la première ponte, comme c'est très fréquemment le cas chez *B. gillonorum*. Au total, l'augmentation de poids entre la mue imaginale et la veille de la première ponte représente en moyenne 60 % du poids initial chez *B. gillonorum* et 74 % chez *H. lamtoensis*. Après la ponte le poids reste de 12 % chez *B. gillonorum* et de 30 % chez *H. lamtoensis* plus élevé qu'à la mue imaginale. Ainsi, d'après l'ensemble des individus élevés, le poids moyen de la femelle de *B. gillonorum* qui est de 79 mg au début de sa vie adulte passe de 93 mg au moment de la fécondation à 126,4 mg à la veille de la ponte et à 88,5 mg après celle-ci. La femelle de *H. lamtoensis* qui pèse en moyenne 81,6 mg après la mue imaginale, atteint 103,6 mg à la fécondation, 142,4 mg à la veille de la première ponte et 106,4 mg après cette dernière (tableau 2). Une ponte équivaut ainsi à une perte de poids qui représente 80 % de l'accroissement pondéral depuis la mue imaginale chez *B. gillonorum* et seulement 59 % chez *H. lamtoensis*. Les poids des pontes produites en élevage par les deux Lycosidae sont cependant du même ordre de grandeur: le cocon de *B. gillonorum* contient moins d'oeufs que celui de *H. lamtoensis*, mais le poids moyen de chacun de ceux-ci est plus élevé (tableau 2).

Toutes ces caractéristiques du cycle vital ne peuvent être sans conséquences sur les modalités du transfert de l'énergie au travers des individus de chacune des deux espèces.

Comparaison des bilans énergétiques

Les bilans énergétiques ont été établis en distinguant d'une part la période du développement postembryonnaire et d'autre part celle de la vie adulte. Pour cette dernière on a considéré la période de fécondité chez le mâle et celle qui va de la mue imaginale à la première ponte chez la femelle.

A - Développement postembryonnaire

Seul le cas des araignées à développement rapide a été considéré, des bilans alimentaires complets n'ayant pu être établis que pour cette catégorie d'individus (figure 1 et tableau 3).

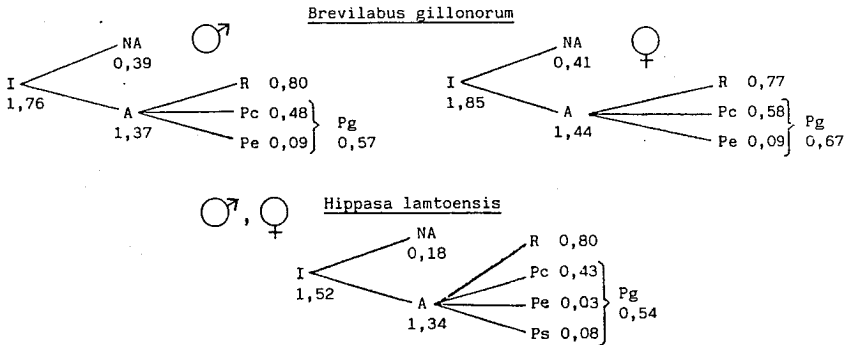


Figure 1. Bilans énergétiques individuels (en kilojoules) du développement postembryonnaire rapide chez *Brevilabus gillonorum* et *Hippasa lamtoensis*.

Rendements	<u>B. gillonorum</u>		<u>H. lamtoensis</u>
	♂	♀	♂, ♀
Pe/Pg	16	14	5
Ps/Pg	0	0	16
Pc/Pg	84	86	79
Pe/I	5	5	2
Ps/I	0	0	5
Pc/I	27	31	28
Pg/I	32	36	35
R/I	46	42	53
A/I	78	78	88
Pe/A	7	7	2
Ps/A	0	0	6
Pc/A	35	40	32
Pg/A	42	47	40
R/A	58	53	60

(tableau 3)

Principaux rendements (en %) caractérisant les bilans énergétiques individuels au cours du développement postembryonnaire rapide chez *B. gillonorum* et *H. lamtoensis*.

Le rendement d'assimilation (A/I) atteint 88 % chez *H. lamtoensis* alors qu'il n'est que de 78 % chez *B. gillonorum*. La nature des proies pourrait avoir une influence sur les valeurs de ce rendement: *B. gillonorum* consomme essentiellement des drosophiles qui ne constituent pas une nourriture satisfaisante pour certaines araignées. STEIGEN (1975) et HUMPHREYS (1977) qui ont nourri des Lycosidae avec des drosophiles ont également obtenu des rendements d'assimilation inférieurs à 80 %.

Le rendement écologique de croissance global (Pg/I) est du même ordre de grandeur chez les deux Lycosidae: 32 % chez le mâle et 36 % chez la femelle de *B. gillonorum*, 35 % chez les deux sexes de *H. lamtoensis*. En revanche, le rendement de production global (Pg/A) est le plus élevé chez la femelle de *B. gillonorum* où il atteint 47 %, alors qu'il n'est que de 40 % chez la femelle de *H. lamtoensis*. De l'énergie assimilée la part allouée à la soie est de 6 % chez *H. lamtoensis*, la part dévolue aux exuvies n'est en revanche que de 2 % tandis qu'elle atteint 7 % chez *B. gillonorum*. La valeur du rendement Pe/Pg n'est que de 5 % chez *H. lamtoensis* alors qu'elle atteint trois fois plus chez *B. gillonorum*: 16 et 14 % respectivement chez le mâle et la femelle. Ce fait est peut-être lié à l'adaptation de *B. gillonorum* à la savane brûlée; l'espèce doit en effet y faire face à des problèmes de lutte contre la déshydratation dans lesquels intervient la cuticule. La production de croissance corporelle (Pc) représente 79 % de la production totale (Pg) chez *H. lamtoensis*, la part des exuvies et de la soie atteignant 21 %, et 85 % chez *B. gillonorum* du fait de la perte due aux seules exuvies.

L'énergie dépensée pour la maintenance est du même ordre de grandeur chez les deux espèces et est toujours supérieure à celle investie dans la production (Pg/I , Pg/A); c'est chez l'araignée sédentaire *H. lamtoensis* que la part des dépenses de maintenance est la plus élevée le rendement R/A atteignant 60 %. Les valeurs de ce dernier rendement, supérieures à 50 % chez les deux Lycosidae, s'accordent avec celles qui ont été établies pour *Trochosa terricola* par WORKMAN (1978) et pour *Pardosa palustris* par STEIGEN (1975). Ces auteurs ont en effet trouvé des valeurs allant de 57 à 67 % pour la période du développement. La part de l'énergie assimilée allouée à la maintenance est donc du même ordre de grandeur au cours du développement postembryonnaire, qu'il s'agisse d'espèces de taille et poids semblables ou différents, d'espèces de zone tropicale ou tempérée, ou encore d'espèces sédentaires tisseuses ou errantes.

B - Vie adulte

Pendant la vie adulte le mâle de *B. gillonorum* dépense la totalité de ce qu'il assimile pour la maintenance, tandis que chez le mâle de *H. lamtoensis* la production de soie représente 9 % de l'énergie assimilée (tableau 4 et figure 2).

Rendements	<u>B. gillonorum</u>		<u>H. lamtoensis</u>	
	♂	♀	♂	♀
P/I	0	53	8	31
R/I	77	24	80	62
A/I	77	77	88	93
R/A	100	31	91	67
P/A	0	69	9	33
Pr/A		57		17

(tableau 4)

Principaux rendements (en %) caractérisant les bilans énergétiques individuels des adultes de *B. gillonorum* et *H. lamtoensis*. On a considéré pour le mâle la période de fécondité et pour la femelle la période qui va de la mue imaginale à la première ponte.

Pr : Po + Psc; production d'oeufs + production de soie de cocon.

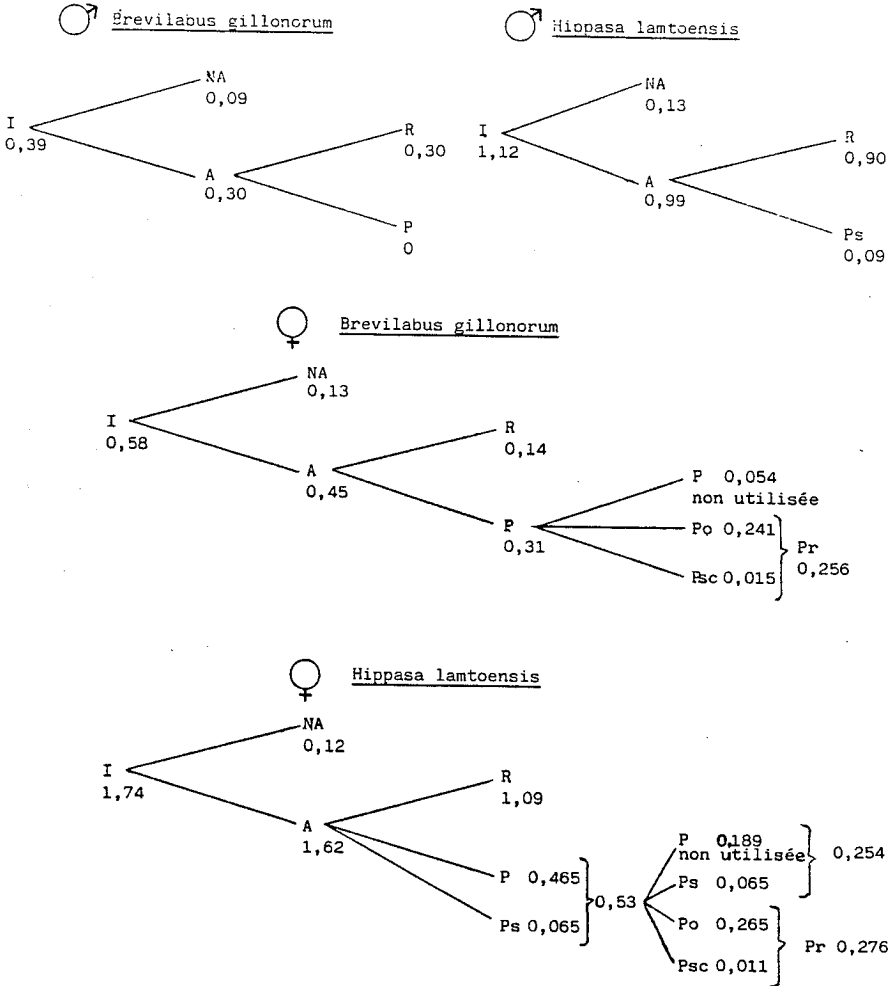


Figure 2. Bilans énergétiques individuels (en kilojoules) de la vie adulte chez *Brevilabus gillonorum* et *Hippasa lamtoensis*. On a considéré pour le mâle la période de fécondité et pour la femelle la période qui va de la mue imaginaire à la première ponte.

Chez les femelles en revanche, les dépenses de maintenance ne représentent que 31 % de l'énergie assimilée chez *B. gillonorum*, tandis qu'elles atteignent 67 % chez *H. lamtoensis* (tableau 4). Les résultats de la respirométrie chez cette dernière espèce suggèrent l'existence d'activités importantes liées indirectement ou non à la reproduction. La femelle de *H. lamtoensis* en gestation accroît en effet son activité de tissage vraisemblablement en liaison avec une augmentation de son activité de prédation (BLANDIN et CÉLÉRIER, 1981). Ces résultats suggèrent aussi que bien des araignées dites "errantes" utilisent la stratégie du "sit and wait" (FORD, 1977) attendant que les proies viennent à elles au lieu de se déplacer continuellement pour les chasser, réduisant ainsi leurs dépenses énergétiques. Dans le cas de *B. gillonorum* et *H. lamtoensis*, l'espèce sédentaire au sens habituel du terme dépense donc davantage en maintenance que l'espèce réputée errante qui consacre de ce fait une part plus grande de l'énergie assimilée à sa production. La valeur du rendement de production (P/A) est ainsi de 33 % chez *H. lamtoensis* tandis qu'elle atteint 69 % chez *B. gillonorum*. Les valeurs obtenues sont vraisemblablement sous-estimées car la production a été calculée d'après les gains de poids des femelles, dont les équivalents énergétiques ont été estimés à partir des résultats obtenus sur des individus le plus souvent en période de maturation ou vierges. Or en réalité, les équivalents énergétiques des femelles doivent être plus élevés en période d'élaboration des pontes. La part de l'énergie assimilée que représente le premier cocon ($Po+Psc/A$) s'élève à 57 % chez *B. gillonorum* mais seulement à 17 % chez *H. lamtoensis* (tableau 4). En considérant le premier cocon pondu la femelle de *B. gillonorum* consacre la majorité de la production de la vie adulte à la reproduction; chez *H. lamtoensis* au contraire, près de la moitié de cette production est représentée par la croissance corporelle que la femelle conserve après une ponte et par la soie de la toile (figure 2).

Conclusions

Chez le mâle l'essentiel de la production correspond à la croissance corporelle postembryonnaire. Chez les femelles au contraire, la production au cours de la vie adulte est importante: chez celles qui produisent une première ponte, cette production atteint 46 % de la production du développement chez *B. gillonorum* et elle en représente près de 100 % chez *H. lamtoensis* (figures 1 et 2).

La femelle de *B. gillonorum* investit en proportion bien moins dans sa reproduction que dans sa croissance, mais elle consacre à la reproduction la majorité de l'énergie produite au cours de la vie adulte et une bien plus grande part de l'énergie assimilée que ne le fait *H. lamtoensis*.

Au total, il existe donc de nettes différences de stratégie d'allocation de l'énergie entre les deux Lycosidae étudiées. A l'échelle individuelle la gamme des données obtenues en élevage, tant du point de vue des caractéristiques quantitatives des cycles vitaux que des bilans énergétiques doit être combinée aux résultats des analyses démographiques. Cette confrontation permet alors de caractériser les espèces les unes par rapport aux autres dans la nature et d'éclairer les différences de stratégie d'allocation de l'énergie des populations naturelles en fonction des stratégies démographiques (BLANDIN et CÉLÉRIER, 1981, 1985).

Remerciements

Mes plus vifs remerciements à Monsieur le Professeur M. LAMOTTE qui a accepté de lire et critiquer le manuscrit.

Bibliographie

- BLANDIN, P. et CÉLÉRIER, M.L., 1981. - Les Araignées des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). Organisation des peuplements, bilans énergétiques, place dans l'écosystème. *Publ. Lab. Zool. E.N.S., Paris 21 (2)* : 1-586.
- BLANDIN, P. et CÉLÉRIER, M.L., 1985. - L'étude des stratégies démographiques chez les Araignées. IXième Colloque Européen d'Arachnologie, Bruxelles (à paraître).
- BOURLIERE, F. et LAMOTTE, M., 1967. - Les fondements physiologiques et démographiques des notions de production et de rendements bioénergétiques. In: LAMOTTE, M. et BOURLIERE, F., *Problèmes de productivité biologique*, Masson, Paris, 1-35.
- FORD, M.J., 1977. - Metabolic costs of predation strategy of the spider *Pardosa amentata* (CLERCK) (Lycosidae). *Oecologia* 28: 333-340.
- HUMPHREYS, W.F., 1977. - Variables influencing laboratory energy budgets of *Geolycosa godeffroyi* (Araneae). *Oikos* 28: 225-233.
- STEIGEN, A.L., 1975. - Energetics in a population of *Pardosa palustris* (L.) (Araneae, Lycosidae) on Hardangervidda. In: F. E. WIELGOLASTI (ed.), *Fennoscandian tundra ecosystems*. Part 2, 129-144. Berlin, Heidelberg, New-York. Springer Verlag.
- WORKMAN, C., 1978. - Individual energy budget of *Trochosa terricola* THORELL (Araneae: Lycosidae) under constant and fluctuating temperature conditions. *Symp. zool. Soc. Lond.* 42: 223-233.

★ ★ ★ ★ ★