

L'Oophagie au cours des stades grégaire chez **Araneus suspicax** (O. Pickard-Cambridge)

par R. RAMOUSSE^o

Résumé

A l'éclosion, des araignées du même cocon, sont réparties en deux lots de dix individus. Chacun des lots est pesé et les jeunes sont disséminés dans une enceinte circulaire, soit vide (condition témoin A), soit contenant un paquet d'oeufs non éclos (condition B). L'éclairage des enceintes est anisotrope et les oeufs (condition B) sont placés dans la zone la moins éclairée. La position des jeunes est observée chaque jour. Ils se regroupent au début du stade jeune deux ou première nymphe en un lieu donné où ils restent jusqu'au moment habituel d'essaimage. Les lots sont alors à nouveau pesés.

Dans la condition A, les jeunes deux se rassemblent dans la moitié la plus éclairée de l'arène. Le poids d'un lot décroît de l'éclosion à la fin de l'expérience. Aucun de ces jeunes ne mue une troisième fois.

Dans la condition B, les jeunes se réunissent indépendamment de l'éclairage. Mais la distribution des groupes dans les arènes B diffère significativement de celle observée en A. La présence d'oeufs attire les jeunes araignées. Le poids d'un lot peut soit diminuer, soit se maintenir, soit augmenter. Dans le cas d'une perte de poids, celle-ci est toujours inférieure à celle des groupes témoins. Dans les autres cas, les poids des lots à l'éclosion sont supérieurs à ceux du premier cas, et la troisième mue s'exprime dans la majorité des lots. Le gain de poids et le nombre de mue sont positivement corrélés. Mais à l'intérieur d'un lot, le développement des individus est inégal et seuls ceux atteignant un poids critique de l'ordre du milligramme peuvent changer de stade.

Les oeufs orientent l'agrégation des jeunes araignées en interaction avec l'éclairage.

Les jeunes araignées mangent les oeufs non développés. Les plus grosses d'entre elles peuvent alors atteindre un poids critique qui leur permet de poursuivre leur développement sans construire de toiles ni capturer de proies. La présence d'oeufs non éclos dans un cocon facilite le développement des araignées écloses et augmente leur chance de survie.

^o Laboratoire d'Ethologie expérimentale, Université Claude Bernard Lyon, 86 rue Pasteur, 69007 Lyon, France.

Summary

Newly hatched siblings of *Araneus suspicax* were divided in two subgroups of ten individuals. Each subgroup was dispersed in an open field : either empty (control A) or with eggs (experimental B). Illumination intensity decreased from one side of the open field to the other, and eggs (condition B) were placed in the lowest illumination zone. Each group was observed every day and weighted on hatching day and dispersion day.

Hatching weight varied from one cocoon to another.

Under condition A, second instar spiders or young 2 huddled together generally in the most illuminated zone of the open field. Their weight decreased from hatching to the end of the experiment. Some of them molted for the third time.

Under condition B, the distribution of the groups of young 2 was independant of illumination. However, there were significantly more spiders in the shaded area (which contained eggs) than under condition A. Their weight either decreased (but less than under A), either was maintained or increased. The two last types were heavier the hatching day than the first one, and only some of them were able to reach a critical weight (about one milligram) and to change of developmental stage.

Oophagy induces a differential development of spiderlings, it favours the heavier ones.

Chez certaines espèces, les jeunes araignées, avant leur sortie du cocon, se nourrissent d'œufs non développés (LECAILLON, 1904; HOLM, 1940; BONNET, 1927, 1934; VALERIO, 1974; BLANDIN & CÉLÉRIER, 1981; CANARD, 1984; RAMOUSSE & WURDAK, 1984), et ce, à différents stades du développement post-embryonnaire (CANARD, 1984).

Chez les Argiopidés (*Araneus diadematus*, *A. quadratus*, et *A. suspicax*), ce comportement a été observé au cours du premier stade complet alors que les jeunes sont encore dans le cocon (CANARD, 1984; RAMOUSSE & WURDAK, 1984). Mais aucune étude détaillée de ce comportement n'a été réalisée. L'analyse de l'oophagie a été entreprise chez les juvéniles d'*Araneus suspicax*. En effet, l'organisation sensorielle des premiers stades de cette espèce a été décrite (WURDAK & RAMOUSSE, 1984) et un répertoire comportemental établi. En particulier, les premiers stades complets, extraits du cocon et disséminés dans une enceinte se regroupent jusqu'au moment habituel de l'essaimage. Différents facteurs (en particulier, l'intensité de l'éclairage) orientent alors le groupement dans ces conditions (RAMOUSSE & LE GUELTE, 1984).

Cette étude utilise cette propriété comportementale pour caractériser l'oophagie et ses effets tant sur le groupement de jeunes dispersés que sur leur ontogenèse.

Matériel et méthodes

Les femelles d'*Araneus suspicax*, élevées et fécondées au laboratoire, pondent plusieurs cocons à intervalles réguliers dans leur retraite. La masse des œufs de chaque cocon est dégagée de la soie et placée dans une boîte de Petri. Les expérimentations sont réalisées dans une enceinte photo et thermo-régulée (L 7-19h : 25° C; D 19-7h : 15° C). L'éclairage orienté (140 μW/cm²) diminue de 30% d'un bord à l'autre de la boîte de Petri.

Seuls les cocons contenant au moins dix oeufs non éclos sont utilisés. Les jeunes d'un même cocon sont séparés en deux lots de 10 individus dès l'éclosion. Ces derniers sont disséminés, de façon aléatoire, dans une arène circulaire (9,5 cm de diamètre; 1 cm de hauteur). L'un des lots placé dans une arène vide, sert de témoin (condition A). Les individus du second lot, sont dispersés dans une arène contenant dix oeufs non développés réunis dans le secteur le plus sombre (secteur 3, condition B).

Dans chaque condition, chaque lot est pesé avec une balance sensible au 1/10 de mg:

- en début d'expérience,
- le jour de l'essaimage,
- puis tous les trois jours.

Chaque jour, à la même heure, la position des araignées d'un lot est repérée à l'aide d'une grille divisant la surface de l'arène en neuf secteurs égaux. De plus, leur position verticale, les comportements de cannibalisme, la présence et le nombre des mues 2 et 3 sont notés.

Résultats

Evolution temporelle

Trente quatre lots ont été observés dans chaque condition.

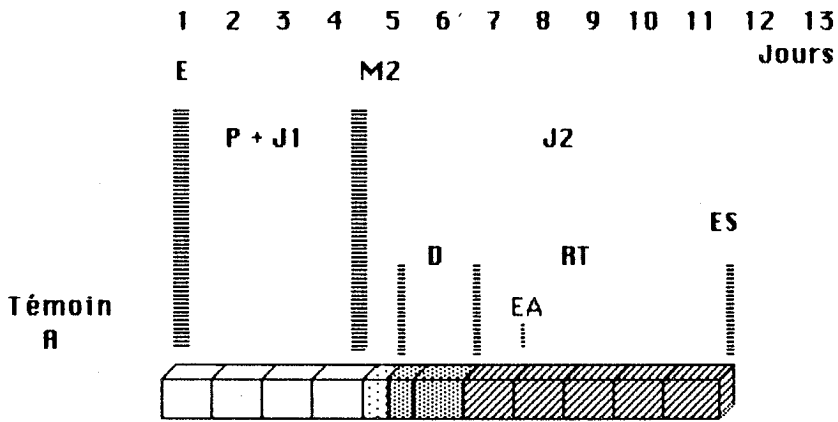
Au stade *pullus*, suivant l'éclosion (E), les animaux ne se déplacent pas, car ils ont les pattes le long du corps et l'abdomen replié sur le céphalothorax. Ce stade ne dure que quelques heures et n'est pas pris en compte.

Au stade *post-pullus*, le premier stade libre, les araignées (jeunes I ou larves) ne secrètent pas de soie et ne réalisent que des déplacements de faible amplitude. Aucun regroupement n'a été observé.

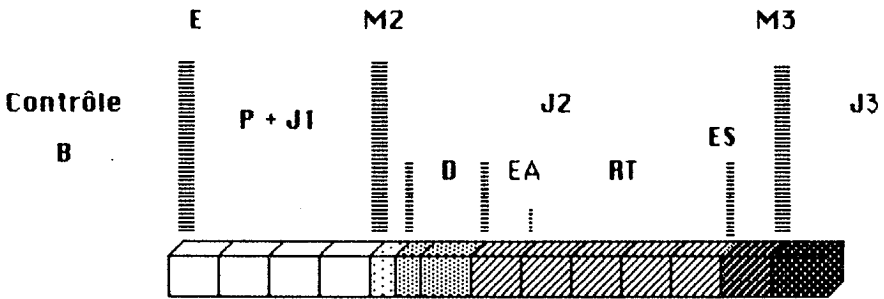
Il n'y a pas synchronisation de la mue 2 des individus d'un lot. Le temps-médian pour que tous les individus d'un lot muent est : 2 (0, 34) jours en A et 2 (0, 20) jours en B. Après la deuxième mue (M2), les jeunes 2 (ou premiers stades complets ou premières nymphes) présentent une organisation sensorielle et comportementale qualitativement comparable à celle de l'adulte, à l'exception du comportement constructeur de toile "géométrique" qui ne s'exprime qu'en fin de stade. Ces juvéniles se déplacent activement (D) en déposant des fils de cheminement. Dans la condition B, certains s'arrêtent sur les oeufs non éclos et engagent leurs chélicères dans les oeufs, il est difficile de les séparer de l'oeuf sur lequel ils se trouvent. Dès le jour suivant la mue 2, ils se regroupent (RT) dans un secteur de l'arène. Ils restent ainsi plusieurs jours en contact étroit les uns avec les autres avant de se disperser. Ce moment de dispersion dans l'arène correspond à celui de l'essaimage (ES) des jeunes laissés dans le cocon. Des comportements agonistiques peuvent alors s'observer. Les animaux, qui circulent au niveau du sol, s'élèvent en tissant des fils aériens (EA), peu après leur rassemblement.

Douze jours après l'éclosion, quelques individus muent pour la troisième fois (M3, fig 1).

Aucune différence significative dans l'évolution temporelle ne peut être mise en évidence entre la condition A et B jusqu'au moment de la dispersion. Après celle-ci, le développement se poursuit en B (passage au stade suivant J3) alors qu'il est stoppé en A.



m P + J1 = 4 (0,56) jours m M2 fin = 4,5 (0,74) j.
 m RT début = 6 (0,91)j. m ES = 11 (0,91)j.
 m EA = 7 (0,79) j.



m P + J1 = 4 (0,47) jours m M2 fin = 4,5 (0,62) j.
 m RT début = 6 (1,21) j. m ES = 11 (1,21) j.
 m EA = 7 (0,67) j. m M3 début = 12 (0,81) j.
 m M3 fin = 13 (0,90) j.

Fig. 1 : Durées médianes des évènements dans les arènes

E : éclosion, P + j1 : stade Pullus et Jeune 1, M2 : début de la seconde mue, M2 fin : tous les individus de l'arène ont mué pour la seconde fois, RT : regroupement total des jeunes 2, ES : es-saimage, M3 : troisième mue, J3 : stade 3.

M : durée médiane d'une phase à partir de l'éclosion et son écart médian absolu en jours.

Position du groupe des jeunes 2 dans les arènes

Le secteur dans lequel se réunissent les juvéniles varie d'un lot à l'autre (Figure 2).

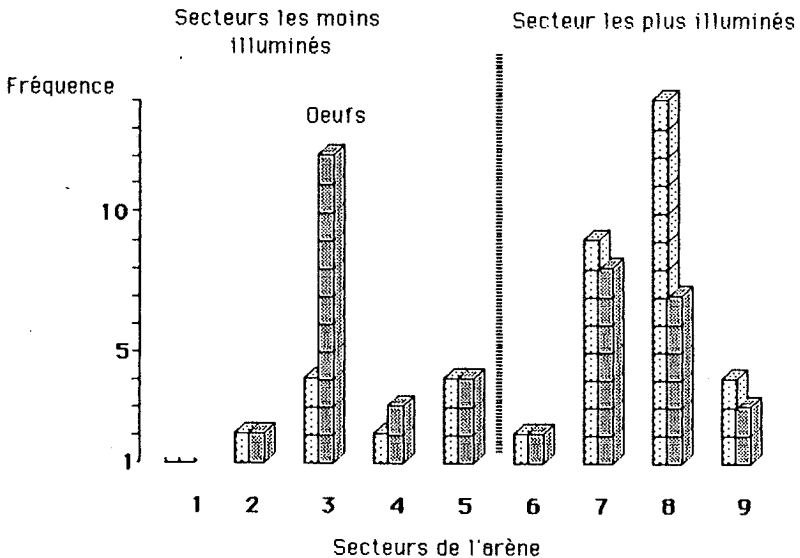


Fig. 2 : Répartition des groupes de jeunes 2 dans les arènes

- Arènes témoins A
- Arènes témoins B

Dans chaque arène, deux zones sont définies : la zone la plus illuminée comprend les secteurs 6, 7, 8, 9, et la zone la moins illuminée les secteurs 1, 2, 3, 4, 5.

Dans la condition témoin, les jeunes 2 se regroupent dans la zone la plus illuminée de l'arène ($\text{Khi}^2 = 3,96$; $N = 34$; $p < 0,05$; $P = Q = 0,5$).

Dans la condition expérimentale, les rassemblements se font indépendamment de l'éclairage de l'arène ($\text{Khi}^2 = 0,86$; $N = 34$; $p > 0,05$; $P = Q = 0,5$) ; en effet, pour onze lots sur trente quatre, les araignées se sont réunies sur les oeufs.

La comparaison de la répartition des groupes de jeunes entre ces deux zones dans les deux conditions met en évidence que la présence d'oeufs dans le secteur 3 favorise le groupement des araignées dans celui-ci ou ses voisins bien qu'ils soient situés dans la zone sombre de l'arène ($\text{Khi}^2 = 4,67$; $p < 0,05$; $N = 68$; $\text{ddl} = 1$)

Evolution pondérale

Le poids de cinquante deux lots a été mesuré dans chaque condition.

Avec la précision des mesures adoptée, le poids médian des lots à l'éclosion (PE) est, respectivement pour la condition A et B, de 5,9 (Ecart Median Absolu = 0,57) mg et de 6,0 (0,57) mg avec comme valeur extrême 4,8 mg et 8,8 mg. Les deux lots d'une ponte d'araignée présentent des poids comparables à l'éclosion. Par contre, d'un cocon à l'autre les poids varient, qu'ils soient pondus par la même femelle ou non. Ainsi, les poids des jeunes issus de dix huit cocons pondus par la même femelle (du 17/09/84 au 28/02/85) s'échelonnent de 3,1 à 8,0 mg avec une médiane de 5,5 (1,1) mg pour dix individus.

Dans la condition A, le poids de tous les lots diminue au cours de l'expérimentation : au moment de la dispersion le poids médian (PD) est alors de 4,5 (0,50) mg. La perte pondérale (PE-PD) est corrélée positivement au poids à l'éclosion (Corrélation de Kendall : $z = 3,63$; $N = 52$; $p < 0,05$). Elle est de l'ordre de 2% du poids d'éclosion par jours.

Par contre, dans la condition B, deux catégories de lots se distinguent. Pour l'une d'elles (25 lots), le poids s'accroît ou se maintient jusqu'au moment de la dispersion, au delà duquel le poids décroît. Pour la seconde catégorie (27 lots), le poids des araignées diminue; mais au moment de la dispersion leur poids est significativement supérieur à celui de leur témoin (Wilcoxon : $z = 4,30$; $N = 27$; $P < 0,05$). Donc, dans tous les cas, les araignées consomment des oeufs. Cependant, le développement des individus d'un lot n'est pas uniforme. Des pesées individuelles confirment que seuls quelques individus par lot grossissent fortement.

Présence de la troisième mue

Dans la condition témoin aucune des araignées ne mue pour la troisième fois.

Dans la condition expérimentale, par contre, cette mue est observée dans vingt deux lots sur cinquante deux (Nombre médian de mues = 2 (1, 18)). Dans tous ces cas, le poids de chaque lot au moment de la dispersion est égal ou supérieur au poids initial. Le poids médian à l'éclosion (6,2 (0,76) mg) est significativement plus élevé que celui des lots sans mues 3 (5,7 (0,35) mg; Mann Whitney : $z = 2,21$; $n_1 = 30$; $n_2 = 22$; $p < 0,05$). La présence d'oeufs non éclos et leur consommation par des jeunes 2 (suffisamment gros) rendent possible le développement de ceux-ci jusqu'au stade jeune 3 (comparaison de la fréquence de mue 3 entre les deux conditions : $\text{Khi } 2 = 27,30$; $N = 104$; $\text{ddl} = 1$; $p < 0,05$).

La position du regroupement des araignées dans l'arène (sur les oeufs ou non) ne semble pas intervenir ($\text{Khi } 2 = 0,97$; $N = 53$; $\text{ddl} = 1$; $p > 0,05$).

Enfin, le nombre de mues 3 observé dans un lot est lié à l'accroissement de poids entre l'éclosion et le moment de la dispersion (Corrélation de Kendall : $z = 2,51$; $N = 22$; $p < 0,05$).

Des pesées individuelles au moment de la dispersion (juste avant une exuviation possible) montre que seuls les individus atteignant un poids critique voisin de 1,0 mg muent pour la troisième fois.

Cannibalisme

Le cannibalisme vis à vis de congénères ne s'observe que très rarement (deux cas sur cent quatre) dans nos conditions bien qu'il y ait contrainte spatiale. Dans ces deux cas, il ne s'est manifesté que vers la fin de la période d'observation (16 et 17 ème jour). Les araignées maintenues dans l'arène, au delà de cette période, meurent par inanition. Les animaux ayant mué pour la troisième fois, ne présentent pas de cannibalisme.

Conclusions et Discussion

Chez *Araneus suspicax*, les jeunes 2, mis en présence d'oeufs non développés, présentent un comportement d'oophagie. Celui-ci entraîne soit un ralentissement de la perte de poids des juvéniles, perte qui se manifeste normalement au cours de ce stade, soit un maintien soit une augmentation de poids. Dans ces deux derniers cas, les jeunes 2 peuvent alors muer pour la troisième fois dès le jour suivant l'essaimage. L'oophagie provoque une accélération du développement.

Toutefois, la troisième mue ne peut s'exprimer que lorsqu'un individu atteint un poids critique de l'ordre du milligramme au moment de la dispersion. Dans nos conditions, la conjonction d'un poids important à l'éclosion et d'une prise de poids consécutive à l'oophagie est nécessaire. Plus le poids d'un jeune est faible à l'essaimage, plus il doit s'alimenter. Il est alors contraint à capturer des proies à l'aide d'une toile. La construction de celle-ci est coûteuse (en matériel et temps de construction) et d'une efficacité aléatoire dépendant de l'appétit et du pouvoir de capture de l'araignée, de la présence de proies adéquates, de la valeur nutritive des premières proies capturées... Ceci peut être un des facteurs explicatifs de la forte mortalité qui caractérise, souvent, le premier stade hors du cocon (voir BLANDIN & CÉLÉRIER, 1981). L'oophagie accuse les différences initiales de poids et augmente la viabilité des jeunes araignées les plus grosses. Le cannibalisme entre juvéniles produit le même effet (TURNBULL, 1973; BLANDIN & CÉLÉRIER, 1981).

Mais si la prise de nourriture avant la troisième mue est nécessaire chez *Araneus suspicax*, étant donné que le poids des jeunes à l'éclosion est toujours inférieur au poids critique, elle ne l'est pas pour toutes les espèces (en particulier chez *Araneus diadematus* et chez *Nephila* BONNET, 1930). Dans ce cas, soit il n'y a pas de poids critique à atteindre pour muer, soit le poids des juvéniles de ces espèces est supérieur à ce poids seuil.

La variabilité intercocons du poids à l'éclosion (observée chez *Araneus suspicax*) a été mise en évidence chez diverses espèces d'araignées africaines (BLANDIN & CÉLÉRIER, 1981). De plus, chez ces dernières existe une variabilité individuelle au sein d'un cocon; variabilité que nous n'avons pas pu montrer chez *Araneus suspicax* (précision insuffisante de nos mesures?). Cependant, dans cette espèce, tous les individus d'un lot ne profitent pas également de la nourriture que constitue les oeufs non développés. Aussi, pouvons-nous émettre l'hypothèse d'une compétition interindividuelle au sein du cocon, basée sur les différences de poids entre les jeunes. La conjugaison de ces deux facteurs pourrait expliquer, en partie, les différences de développement observées entre individus d'un même cocon soumis à des conditions identiques d'élevage chez certaines espèces (RAMOUSSE, 1973; BLANDIN & CÉLÉRIER, 1981).

On peut penser que la mise en jeu des mécanismes liés à l'oophagie est fréquente. En effet, de nombreuses pontes d'Aranéides ont souvent à l'éclosion une certaine proportion d'oeufs non développés (LECAILLON, 1913; EMERIT, 1969; BLANDIN & CÉLÉRIER, 1981).

La manifestation de ce comportement d'oophagie ne contrecarre pas l'expression de la période grégaire caractéristique de ce stade deux. Au contraire, la présence d'oeufs dans la zone sombre d'une arène, où ont été dispersés des jeunes venant d'éclore, oriente le regroupement des premiers stades complets à leur niveau. Elle s'oppose à l'attraction exercée sur les juvéniles par la lumière. La présence d'oeufs et leur consommation ne modifient ni la durée de ce regroupement ni la tolérance des individus entre eux, même après la troisième exuviation.

Bibliographie

- BLANDIN, P., & CÉLÉRIER, ML., 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., 21, 586p.
- BONNET, P., 1927. - Etude et considérations sur la fécondité chez les Aranéides. *Mem. Soc. Zool. Fr.* 28 : 3 1-47.
- BONNET, P., 1930. - La mue, l'autotomie et la régénération chez les araignées avec une étude des *Dolomedes* d'Europe. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse* 59 : 237-700.
- BONNET, P., 1934. - Dimorphisme des oeufs et proportion des sexes chez les araignées. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 59 : 7-12.
- CANARD, A., 1984.- Contribution à la connaissance du développement, de l'écologie et de l'écophysologie des Aranéides de landes Armoricales. *Thèse Doc. Etat, Rennes.* 389p.
- EMERIT, M., 1969. - Contribution à l'étude des Gasteracanthés (Aranéides, Argiopides) de Madagascar et des îles voisines. *Thèse. Doc. Etat, Montpellier*, 434p.
- HOLM, A., 1940. - Studien Über die Entwicklungsbiologie der Spinnen. *Zool. Bid. Uppsala* 19 : 1-204.
- LECAILLON, A., 1904. - Sur la biologie et la psychologie d'une araignée (*Chiracanthium carnifex* FABR.). *Ann. Psychol.* 10 : 63-83.
- LECAILLON, A., 1913. - Infécondité de certains oeufs contenus dans les cocons ovigères des araignées. *C. R. Biol.* 74 : 285-286.
- RAMOUSSE, R., 1973.- Body, web-building and feeding characteristics of males of the spider *Araneus diadematus* (Araneae : Araneidae). *Psyche*, 80 : 22-47.
- RAMOUSSE, R., & LE GUELTE, L., 1984. Facteurs environnementaux et période "grégaire" chez l'araignée *Araneus suspicax*. *Revue Arachnol.* 5 : 275-286.
- RAMOUSSE, R., & WURDAK, E., 1984. - Biologie et comportement de la larve et de la première nymphe de l'araignée *Araneus suspicax*. *Revue Arachnol.* 5 : 275-286.
- TURNBULL, A. L., 1973. - Ecology of the true spiders (Araneomorpha). *Ann. Rev. of Entomology* 18 : 305-348.
- VALERIO, C., E., 1974. - Feeding on eggs by spiderlings of *Achaearanea tepidariorum* (Aranea : Theridiidae), and the significance of the quiescent instar in spiders. *J. Arachnol.* 2 : 57-63
- WURDAK, E., & RAMOUSSE, R., 1984.- Organisation sensorielle de la larve et de la première nymphe chez l'araignée *Araneus suspicax*. *Revue Arachnol* 5 : 287-299.