

Quelques remarques à propos des premiers stades libres du développement post-embryonnaire des araignées

A. CANARD¹

Résumé

La connaissance du cycle de développement d'une espèce est souvent indispensable pour son étude écologique. Mais peu d'auteurs ont effectué des élevages, la bibliographie ne donne-t-elle pas toujours des renseignements à ce sujet. Par contre les premiers stades du développement semblent être assez bien étudiés pour la plupart des Araignées.

Des données bibliographiques et des observations personnelles montrent toutefois que la distinction entre les phases larvaire et juvénile n'est pas encore parfaitement claire notamment en ce qui concerne le «stado D» de A. Holm ou la «prénymphé» de M. Vachon.

L'utilisation du microscope électronique à balayage donne quelques résultats à ce sujet, mais une étude plus complète reste encore à entreprendre.

Resumen

El conocimiento del ciclo de desarrollo de una especie, es a menudo indispensable, para su estudio ecológico. Pero son pocos los autores que lo han estudiado y la bibliografía no siempre aporta información sobre ello. Por el contrario, los primeros estados de desarrollo, parecen estar bastante bien estudiados en la mayoría de las arañas.

Los datos bibliográficos y las observaciones personales, muestran, no obstante, que la diferencia entre la fase larvaria y juvenil, no está todavía perfectamente clara, especialmente con relación al «estado D» de A. Holm o «preninfa» de Vachon.

Con el microscopio electrónico de barrido hemos obtenido algunos datos sobre ello, pero un estudio más completo está todavía por hacer.

Summary

The knowledge of the development cycle of a species, is frequently indispensable for its ecological study. But up to now few authors have study it and the bibliography not always brings sufficient information on it. On the contrary the early stages of development seem to be rather well studied in the majority of spiders.

The bibliography and personal observations, show, nevertheless, that the difference between the larvarian phase and the juvenile one, is not perfectly clear yet, specially with relation to «stage D» of A. Holm o «prenimpha» of M. Vachon.

With the electronic microscope (skanning) we have obtained some data on it, but a complete study has not been done yet.

INTRODUCTION

L'étude écologique d'une espèce nécessite souvent une bonne connaissance de son développement et de sa croissance. En ce qui concerne les Ara-

(1) Laboratoire de Zoologie générale et d'écophysiologie.
Université de Rennes.

néides, et avant d'aborder l'étude du cycle vital, il est important de connaître le nombre de stades post-embryonnaires, et si possible de pouvoir les distinguer les uns des autres. Dans cette optique, nous avons entrepris l'élevage du Clubionidé *Agroeca brunnea* (Blackwall). L'observation des premiers stades libres de cette espèce nous amène à préciser ici certains points concernant les caractéristiques du stade D de A. HOLM (1940) appelé aussi prénymphe par M. VACHON (1957).

A. HOLM (1940) définit, suivant la présence ou l'absence d'un certain nombre d'organes externes, des stades incomplets (A, B, C et D), et des stades complets (I, II, III...). Lorsqu'il est présent, car il n'existe pas chez toutes les familles, le stade D est le second stade libre. Il peut posséder, suivant les espèces, à la différence de celui qui le précède, un certain nombre de caractères communs avec les stades complets, tels que: des dents sur les griffes tarsales, des trichobothries, des serrules aux maxilles, des fusules aux filières, un organe tarsal.

M. VACHON (1953 et 1957) définit différentes phases dans le développement postembryonnaire. La première est dite larvaire; elle correspond aux stades incomplets de Holm et comprend au maximum quatre stades: deux prélarves, une larve et une prénymphe. Vient ensuite une phase nympho-imaginale (=stades complets de Holm, et adultes). Chacun des stades post-embryonnaires est défini par un ensemble de quatorze caractères. La prénymphe correspond au stade D de Holm. M. VACHON (1957) la définit ainsi: elle possède un certain nombre de caractères de la nymphe, «parfois élevé (8, 9 ou 10) auxquels s'ajoutent donc plusieurs caractères propres aux larves dont les plus importants se rapportent au comportement: la prénymphe —comme la larve et à l'opposé de la nymphe— vit aux dépens de réserves d'origine maternelle (vitelline), à l'intérieur du cocon ou sur la toile de ponte et ne capture pas de proies».

OBSERVATION DES PREMIERS STADES LIBRES d'*Agroeca brunnea*

— MORPHOLOGIE EXTERNE

A. HOLM (1940) a déjà donné quelques détails sur la morphologie externe des trois premiers stades libres des Clubionidés. Nous nous proposons de définir ci-après et de rassembler dans le tableau I illustré par les figures 1 à 12 les caractéristiques concernant plus précisément *Agroeca brunnea*.

TABLEAU I

organes	stades suivant l'éclosion	premier	second	troisième
yeux		ébauchés		fonctionnels
cuticule	{ pigmentation — soies — spicules	absente		présente
		simples, rares (extrémité des pattes)	diverses, peu nombreuses	diverses nombreuses
		nombreux	peu nombreux	absents
chélicères	{ canal à venin — dents aux marges	non ouvert		ouvert
		absentes		présentes
organe tarsal		absent		présent
filières		non fonctionnelles		fonctionnelles
trichobothries		absentes		présentes
griffes des tarsi		simples (3)	simples (2)	pectinées
serrules des maxilles		absentes	absentes ou présentes	présentes

Premier stade suivant l'éclosion

L'équipement sensoriel est quasi-inexistant. On observe une troisième griffe courte aux pattes ambulatoires.

Second stade libre

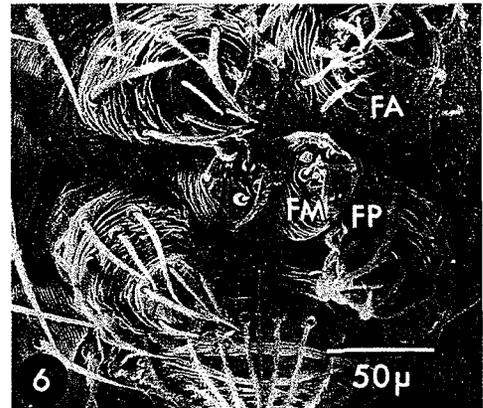
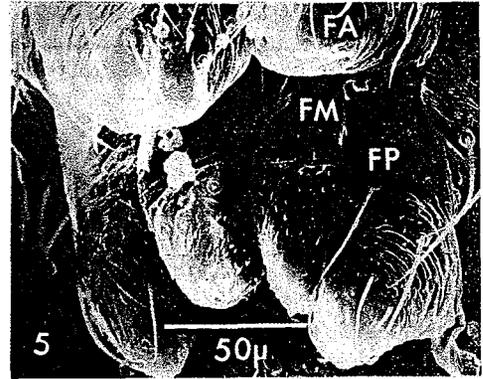
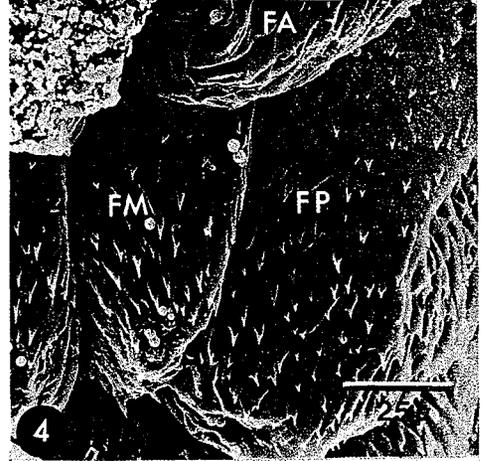
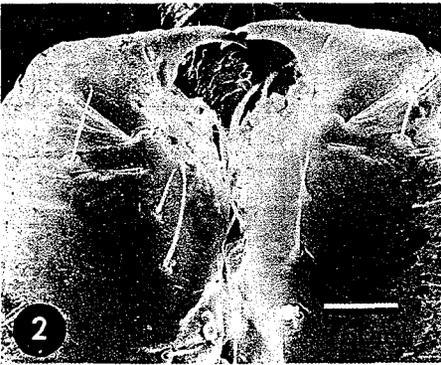
Presque tous les organes sensoriels sont présents. Il n'y a plus que deux griffes aux tarsi des pattes ambulatoires. Les crochets des chélicères sont longs et pointus, mais le canal à venin ne débouche pas encore à l'extérieur.

Troisième stade libre

L'équipement sensoriel est complet. On distingue sur le crochet des chélicères l'ouverture du canal à venin.

Cas particulier du tégument abdominal

Observé au microscope électronique à balayage, l'aspect général du tégument abdominal varie au cours des premiers stades libres. Chez *Agroeca brunnea* il présente un plissement qui s'accroît avec les stades. A titre de comparaison, nous avons observé aussi celui d'Argiopidés (*Argiope bruennichi* (Scop.), *Araneus cornutus* Clerck). Les résultats sont regroupés dans le tableau II et sont illustrés par les figures 13 à 17.

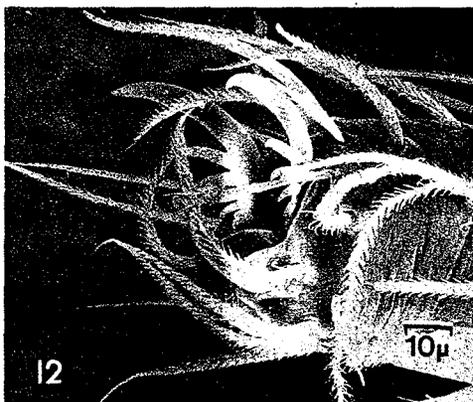
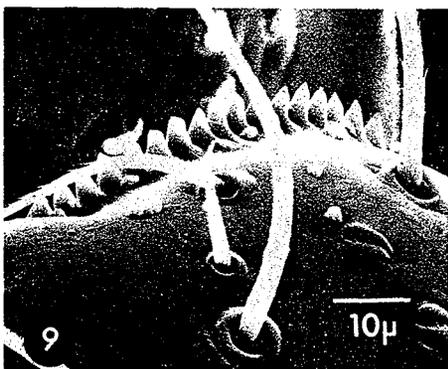
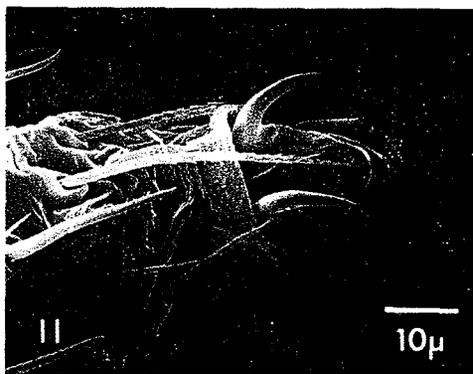
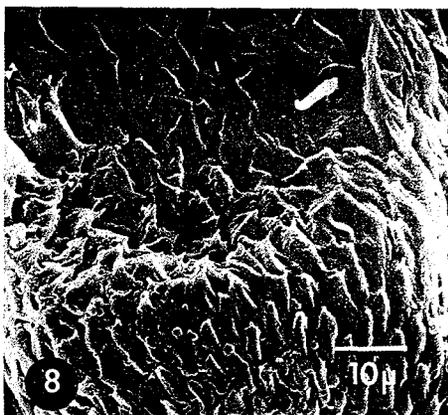
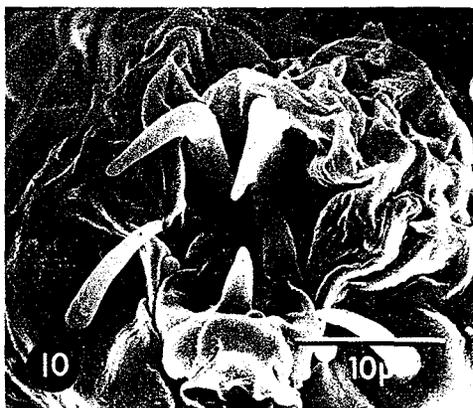
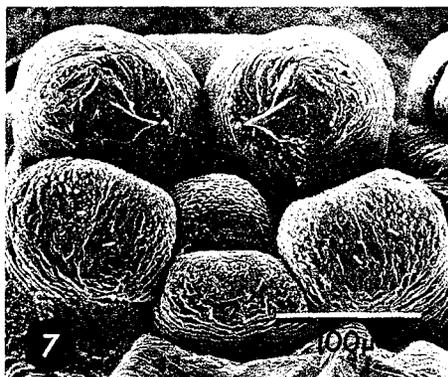


LEGENDE DES FIGURES:

Détails de morphologie externe des trois premiers stades libres d'*Agroeca brunnea*.

Fig. 1 à 3. — Chélicères (stades libres 1, 2 et 3).

Fig. 4 à 6. — Filières (stades libres 1, 2 et 3) (FA = filière antérieure, FM = filière médiane, FP = filière postérieure).



Détails de morphologie externe des trois premiers stades libres d'*Agroeca brunnea*.

Fig. 7. — Région antérieure du prosome (vue ventrale) (stade libre 1).

Fig. 8 et 9. — Maxille (stade libre 1).

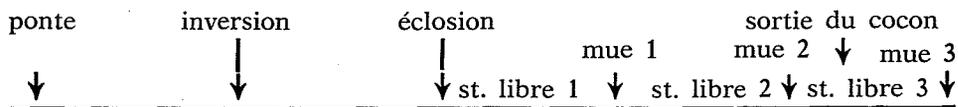
Fig. 10 à 12. — Griffes des pattes ambulatoires (stades libres 1, 2 et 3).

TABLEAU II

stades libres espèces	premier	second	troisième
<i>Agroeca brunnea</i>	légèrement plissé avec des spicules	plissé avec des soies	plissé avec des soies
<i>Argiope bruennichi</i> <i>Araneus cornutus</i>	Non plissé avec des spicules	plissé avec des soies	plissé avec des soies

BIOLOGIE

Le cocon d'*Agroeca brunnea* est formé de deux chambres superposées dont seule la supérieure contient des oeufs et dans laquelle a lieu la première mue. La seconde mue a lieu dans la chambre inférieure. C'est au cours du troisième stade libre que les jeunes Araignées quittent le cocon. Le début du développement d'*Agroeca brunnea* est schématisé ci-dessous:



Nous avons ouvert de nombreux cocons (35) afin d'y observer les animaux qu'ils contenaient. C'est ainsi que nous avons vu, à plusieurs reprises (6 cocons), des *Agroeca* au second stade libre avec les chélicères plantés dans des oeufs non développés. Leur abdomen distend ne laissait aucun doute sur leur occupation. Dans d'autres cocons (11) tous les oeufs sont arrivés à maturité et tous les animaux ont pu atteindre le troisième stade libre sans que l'on observe entre temps de cannibalisme. Les autres cocons observés (18) étaient parasités par des Hyménoptères Ichneumonidés. Les *Agroeca* au cours du second stade libre sont donc capables de percer les chorions des oeufs avec les crochets de leurs chélicères, puis de se nourrir de leur contenu. Il faut noter que s'ils mangent parfois les oeufs non développés, ils ne s'attaquent pas entre eux.

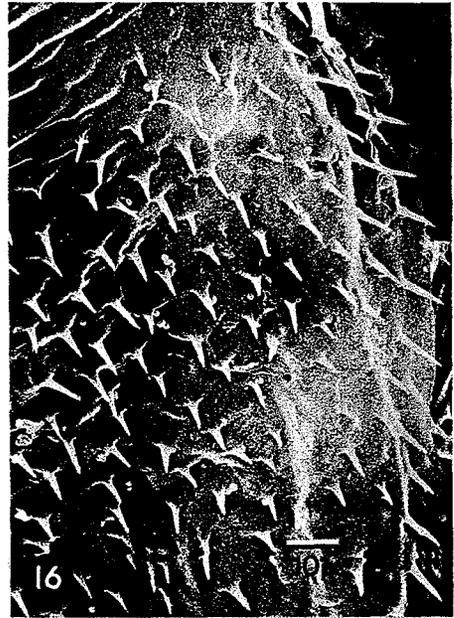
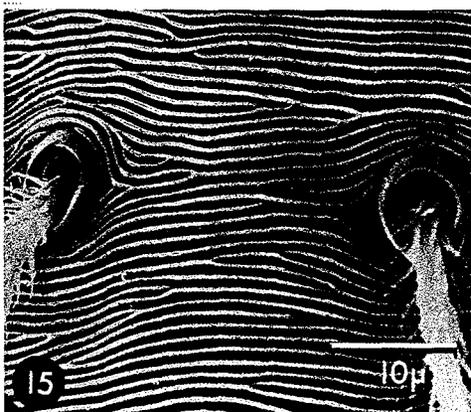
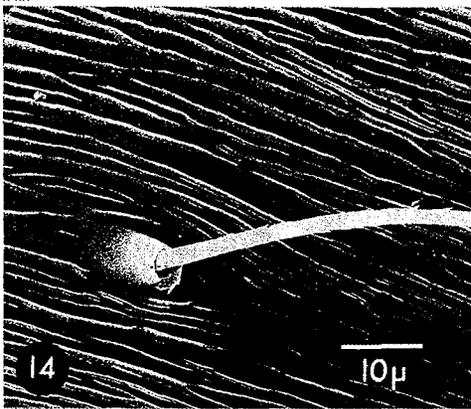
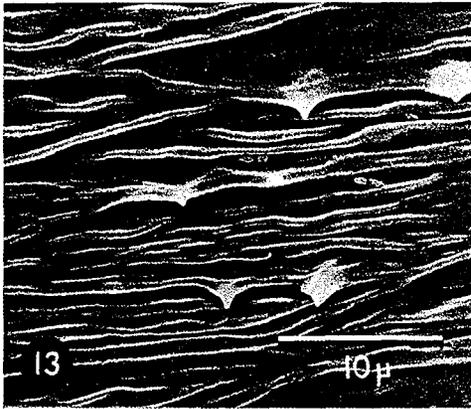
DISCUSSION

Si l'on utilise la nomenclature de A. HOLM, basée, rappelons-le, sur la morphologie externe, les trois premiers stades libres d'*Agroeca brunnea* sont successivement les stades C, D et I. Si l'on utilise les définitions de M. VACHON, le premier stade libre est une larve; le second correspond morphologiquement à la prénymphe, mais sa biologie avec le fait qu'il ne vive pas sur ses propres réserves en ferait une nymphe. Les caractères trophiques ne correspondent donc pas aux caractères morphologiques. Or le cas d'*Agroeca brunnea* n'est pas isolé et il a déjà été observé chez différentes espèces d'animaux capables de se nourrir alors que morphologiquement ils correspondent

au stade préjuvénile *. Ils se nourrissent soit d'oeufs non développés comme chez *Drassodes lapidosus* (WALCK). (HOLM, 1940) et *Chiracanthium erraticum* (WALCK). (LECAILLON, 1904), soit de leur propre mère comme chez *Amaurobius fenestralis* (STROEM) (HOLM, 1940). Si des animaux peuvent se nourrir au cours de la phase larvaire alors que ce fait serait caractéristique de la phase juvénile, il faut noter aussi que dans certains cas des animaux peuvent muer sans avoir ingéré de nourriture alors qu'ils sont dans la phase juvénile. Ils vivent encore sur leurs réserves vitellines et leur digestif est encore en cul-de-sac, comme R. LEGENDRE (1958) l'a montré sur des individus du premier stade juvénile chez *Dolomedes*. De plus, lorsque l'on considère des animaux d'une même espèce au même stade, la prise de nourriture n'est pas le fait de tous les individus; or il n'est pas possible de faire appartenir les uns à la phase larvaire, les autres à la phase juvénile. Tous ces arguments montrent que les caractères trophiques ne sont pas de bons critères de définition des stades. L'utilisation de la morphologie externe présente par contre un certain nombre d'avantages; d'une part il y a peu de différences individuelles; ainsi chez *Agroeca brunnea*, au stade préjuvénile, le seul détail variable est la présence ou l'absence de serrules aux maxilles; d'autre part les caractères externes sont constants au cours de l'intermue.

S'il nous semble préférable d'utiliser des définitions basées sur la morphologie externe, nous n'en considérons pas moins que la distinction proposée par M. VACHON entre la phase larvaire où l'animal vit sur ses propres réserves et la phase juvénile où il bénéficie d'un apport nutritif externe, est importante et à plusieurs implications, par exemple, sur la croissance ou sur l'écologie. Aussi il nous a semblé intéressant de voir s'il était possible de mettre en relation le comportement trophique et la morphologie externe à l'aide de caractères non encore utilisés. L'observation du tégument abdominal est un résultat de cette recherche. Les animaux pouvant se nourrir comme les jeunes ou les adultes ont le tégument abdominal nettement plissé. Dans l'optique où ce caractère permettrait un accroissement de l'abdomen pendant l'intermue, à la suite des repas, il était intéressant de savoir si ce plissement est présent, d'une part chez tous les individus au stade préjuvénile bien que tous ne se nourrissent pas, et d'autre part chez les larves où il n'y a jamais de prise de repas. Les résultats chez *Agroeca brunnea* ne sont pas entièrement probants car si tous les individus au stade préjuvénile ont le tégument de l'abdomen plissé, celui des larves l'est aussi, bien que légèrement. Par contre chez les Argiopidés les larves ne présentent pas de plissement. La mise en parallèle de la prise de repas avec l'aspect du tégument abdominal chez les espèces est donné par le tableau III.

(*) Nous préférons le terme de jeune à celui de nymphe et par conséquent stade préjuvénile à prénympe car le terme de nymphe nous semble trop caractéristique des Insectes holométaboles.



Aspect du tégument abdominal (abdomen en vue dorsale).

Fig. 13 à 15. — *Agroeca brunnea* (stades libres 1, 2 et 3).

Fig. 16 et 17. — *Argiope bruennichi* (stades libres 1, 2 et 3).

TABLEAU III

(La prise de nourriture est symbolisée par le signe +, son absence par le signe 0)

espèces étapes du développement	larve	stade préjuvénile	premier jeune
<i>Argiope bruennichi</i> <i>Araneus cornutus</i>	0 non plissé avec des spicules	(absent chez les Argiopidés)	+ plissé avec des soies
<i>Agroeca brunnea</i>	0 légèrement plissé avec des spicules	0 - + plissé avec des soies	+ plissé avec des soies

La recherche de critères morphologiques en accord avec le comportement trophique pourrait donner des solutions au sujet de la position du stade préjuvénile. Un de ces caractères pourrait ainsi être l'aspect du tégument abdominal; il nous semble aussi que l'étude précise de l'équipement sensoriel pourrait être fructueuse.

Comme nous les voyons, le cas d'*Agroeca brunnea* permet de poser le problème de la position du stade préjuvénile par rapport aux phases larvaire et juvénile; mais il n'est pas suffisant pour pouvoir le résoudre, et seules des études à de nombreuses espèces permettraient de proposer des solutions.

CONCLUSION

Comme cela a déjà été observé chez les Drassidés et d'autres Clubionidés au cours du second stade postembryonnaire libre, certains *Agroeca brunnea* peuvent se nourrir d'oeufs non développés. Outre son intérêt biologique, ce fait pose la question de l'appartenance du stade préjuvénile à la phase larvaire ou à la phase juvénile car le second stade libre est un intermédiaire entre la larve et le jeune. Les définitions de morphologie feraient classer ce stade dans la phase larvaire, celles de biologie dans la phase juvénile. Nous avons essayé de trouver des caractères de morphologie externe qui seraient directement liés à la prise de nourriture même lorsqu'elle n'est que facultative pour les individus d'un stade donné. L'aspect du tégument de l'abdomen observé au microscope électronique à balayage pourrait être un critère intéressant, mais son observation n'a encore porté que sur trop peu d'espèces.

Bibliographie

- HOLM, A., 1940. Studien über die Entwicklung und Entwicklungsbiologie der Spinen
Zool. Bid. Uppsala, 19, 1-204.
- LECAILLON, A., 1904. Sur la biologie et la psychologie d'une Araignée (*Chiracanthium carnifex* Fabricius). *Année psychol.*, 10: 63-83.

- LEGENDRE, R., 1958. Contribution à l'étude du développement embryonnaire des Araignées. *Bull. Soc. zool. Fr.* 83 (1): 60-75.
- VACHON, M., 1953. Commentaires à propos de la distinction des stades et des phases du développement post-embryonnaire des Araignées. *Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris.* 2e. série, 25: 294-297.
- VACHON, M., 1957. Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire des Araignées. Première note: Généralités et nomenclature des stades. *Bull. soc. zool. Fr.*, 82 (5-6): 337-354.