

Données sur le développement, la
croissance, le cycle biologique et
l'évolution démographique de la Mygale
(***Atypus affinis*** Eichwald, 1830)
(Atypidae, Mygalomorpha)

par Alain CANARD^o

Résumé

Le cycle biologique d'*Atypus affinis* en Bretagne atteint 5 à 7 ans. Les mâles sont adultes aux stades 7, 8 et 9. Les femelles atteignent la maturité aux stades 8 ou 9; elles peuvent subir ensuite des mues qui alternent avec les pontes. La croissance, de type en "S", est modelisée. La courbe de survie traduit une assez faible mortalité au cours des stades juvéniles.

Abstract

The life-history of *Atypus affinis* in Brittany lasts 5 to 7 years. Males become adult at stages 7, 8 or 9. Females reach maturity at stages 8 or 9. Possible successive moults alternate with egg-laying. A model for their "S" type growth is presented. The survivorship curve reveals a relatively low mortality during juvenile stages.

Introduction

Si l'on sépare les Araignées suivant leurs modes de chasse, les Mygales du genre *Atypus*, avec leur toile en tube fermé, constituent à elles seules un groupe original formé de trois espèces Ouest-paléarctiques (CANARD, 1983) dont *Atypus affinis* est la plus commune en France. Bien que ce groupe comprenne peu d'espèces, il ne faut pas négliger son impact dans le milieu car les densités de populations sont parfois très élevées. Dans les zones de végétation épaisse des landes armoricaines, elles atteignent jusqu'à 8-9 individus/m² soit une biomasse moyenne de 200 mg/m² (2 kg/ha) (CANARD, 1984). Nous avons déjà étudié le début du développement d'*A. affinis* et déterminé le nombre de stades au cours de la période de vie grégaire dans le tube maternel (fig. 1). Pour la vie solitaire, le

^o Laboratoire de Zoologie et Ecophysiologie, Av. Gral Leclerc, F-35042 Rennes Cedex (France).

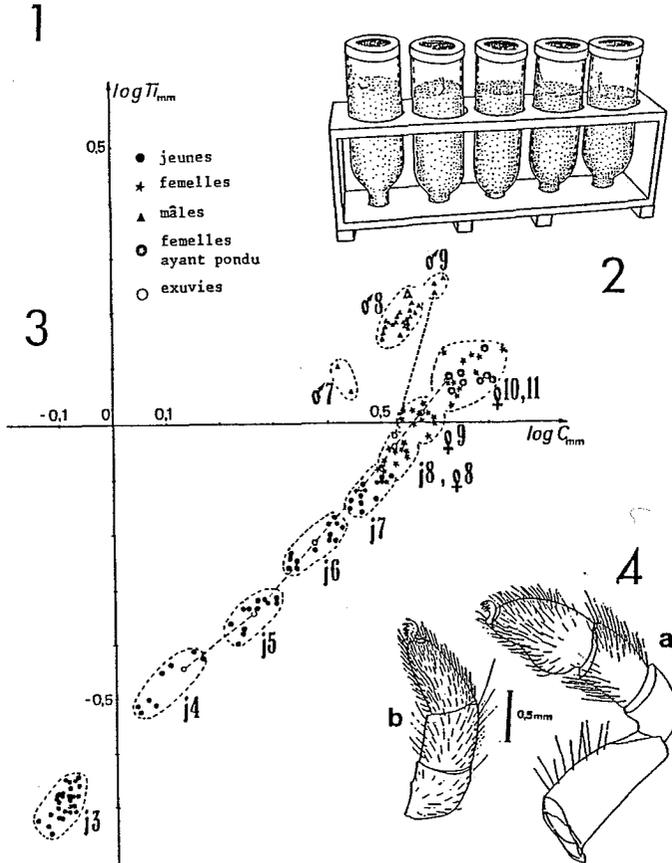
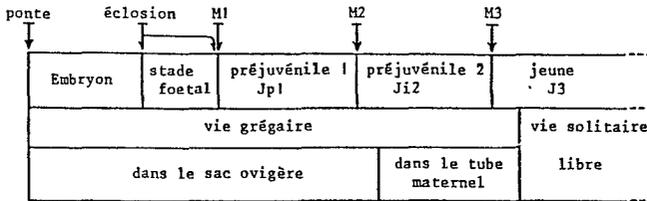


Fig. 1 : Les différentes étapes du début du développement d'*Atypus affinis*.

Fig. 2 : Enceintes employées pour l'élevage.

Fig. 3 : Diagramme de distribution des logarithmes de la longueur du tibia ($\log Ti$) en fonction de la largeur du céphalothorax ($\log C$).

Fig. 4 : Derniers articles de la patte-mâchoire de sub-adultes : a, mâle; b, femelle.

nombre de stades juvéniles est encore inconnu, mais on sait qu'il existe au moins une mue au cours de la période adulte chez *A. piceus* (BERTKAU, 1885).

Les études sur la croissance des Araignées nous ont appris que le taux de croissance est différent suivant les espèces (BONNET, 1930) et, qu'il "varie continuellement du début à la fin du développement" (JUBERTHIE, 1955). Les études générales sur la croissance biologique démontrent que les courbes de croissance sont presque toujours des courbes en "S" dont les équations peuvent se calculer (PINEAU, 1965).

Les Atypidés sont classés par JUBERTHIE (1954) dans les "Araignées pérennes", groupe où le cycle biologique dépasse 2 ans et où existent des mues "post-nuptiales". Plusieurs éléments du cycle de l'espèce *Atypus affinis* sont connus. La ponte a lieu en août-septembre dans le tube des femelles (ENOCK, 1885; BROEN et MORITZ, 1964) soit une dizaine de mois après la période vraisemblable d'accouplement. BLACKWALL (1861) parle de 30 à 40 oeufs par cocons, BROEN et MORITZ (1964) en dénombrent 49. ENOCK (1885) comptant les jeunes dans les tubes des femelles, en trouve plus de 100, jusqu'à 157. BRISTOWE (1933, 1958) estime lui aussi la ponte à 100-150 oeufs et donne comme valeur moyenne pour 4 pontes: 101 oeufs. BERTKAU (1885) pense qu'*Atypus piceus* pond plusieurs années de suite. Rappelons que chez les autres Mygales d'Europe, *Cteniza moggridgei* pond 2 ou 3 étés consécutifs après une seule saison d'accouplement (BUCHLI, 1968) alors que *Nemesia caementaria* pond tous les deux ans en alternance avec des mues adultes (BUCHLI, 1970). la dispersion a lieu en avril. Les jeunes quittent le tube maternel tous ensemble et montent dans la végétation en dévidant de la soie derrière eux, mais il ne semblerait pas qu'ils s'envolent comme le font d'autres Araignées (BRISTOWE, 1958), bien que BERLAND (1922) semble le laisser entendre, mais sans le dire précisément.

La vie solitaire commence après cette dispersion; la seconde mue n'aurait lieu que plus d'un an après. ENOCK (1885) note l'apparition de l'exuvie de cette seconde mue au mois d'août, soit 16 mois après la dispersion. La durée de la période de croissance n'est pas connue avec précision; ENOCK (1885) et BRISTOWE (1933, 1958) l'estiment à 4 ans, mais sans compter, semble-t-il, la vie grégaire dans le cocon maternel. Dès le début de la phase solitaire, les jeunes tissent un tube qui, en principe, ne sera pas quitté. Le tube est agrandi périodiquement, l'Araignée y effectue sa croissance jusqu'à l'état adulte.

Devenues adultes, les mâles quittent leurs tubes et partent à la recherche des femelles. On les rencontre alors, au printemps et surtout à l'automne. Ils pénètrent ensuite, lorsqu'ils en ont trouvé un, dans le tube d'une femelle. L'accouplement a été décrit chez *Atypus muralis* par GERHARDT (1929) et chez *A. affinis* par CLARK (1965). Les mâles restent un certain temps avec les femelles et l'on peut alors trouver les deux sexes dans le même tube; ils sont ensuite souvent mangés, mais parfois certains ressortent "indemnes" (ENOCK, 1885).

Devenus adultes, les femelles vivent plusieurs années (2 à 3 ans). BRISTOWE (1958) en a gardé une en captivité pendant 5 ans. Il n'y a pas de données chiffrées sur l'évolution démographique des *Atypus*, mais il en existe encore peu sur les Aranéides.

Méthodes

Pour connaître divers points de la biologie d'*Atypus affinis*, comme le nombre et la durée des stades de développement, ou le taux de croissance, nous avons élevé cette

espèce. Les enceintes d'élevages sont des bouteilles de verre déculottées remplies aux trois-quarts de sable (fig.2). Des grillons de différentes tailles sont donnés comme proies. Une étude sur des animaux prélevés dans le milieu (landes armoricaines) est entreprise parallèlement.

La biométrie est employée, nous n'en précisons pas ici le détail (cf. CANARD, 1984); les paramètres utilisés sont la largeur du céphalothorax (C) et la longueur du tibia I (Ti).

Résultats et discussion

* Mise en évidence des stades de développement par la biométrie.

Nous avons réalisé plusieurs diagrammes de distribution des valeurs linéaires mesurées sur *Atypus affinis* : c'est l'évolution des valeurs du logarithme de la longueur du tibia (log Ti) en fonction du logarithme de la largeur du céphalothorax (log C) qui fournit les résultats les plus probants (fig. 3). Il existe de bonnes corrélations entre les logarithmes de Ti et C pour les jeunes ($r = 0,998$); elles sont un peu moins bonnes pour les femelles ($r = 0,918$) et les mâles ($r = 0,858$). Les axes majeurs réduits des distributions sont peu différents pour les jeunes et les femelles; pour les mâles, il s'agit d'une droite à peu près parallèle aux deux premières. Il n'y a pas de valeurs intermédiaires entre celles des mâles et celles des jeunes. Le dimorphisme sexuel apparaît d'emblée, au moins pour les données prises en compte ici, ce qui exclut toutes possibilités de reconnaître les sexes avant la maturité en employant ces critères. En conséquence, le tarse de la patte-mâchoire nettement élargi chez le mâle subadulte (fig.4) est le seul caractère que nous connaissons pour distinguer les sexes avant la maturité.

* Croissance linéaire.

Trois types de courbes ont été testés. Ils correspondent à des fonctions logistiques, exponentielles d'inverse et de Gompertz. Le meilleur ajustement aux valeurs observées a été obtenu avec le modèle exponentielles d'inverse : (fig.5)

$$C = ae^{-b/t} - d$$

Ce résultat permet d'envisager la croissance linéaire des Aranéides sous un aspect nouveau car il semble possible d'employer une seule courbe et non plus différents segments de droites. En raison de corrélations mises en évidence entre les logarithmes de la largeur du céphalothorax (c) et le poids frais (PF) soit: $\log C = 0,32 \log PF - 0,12$, on peut aussi calculer tous les paramètres du modèle de courbe correspondant à l'évolution pondérale. Ces données calculées sur des valeurs moyennes ne sont pas directement transposables aux courbes de croissance individuelles car l'unité employée pour l'axe des abscisses est le stade de développement, or, les durées de stades, statistiquement égales pour la population, présentent des variations lorsque l'on envisage des cas individuels.

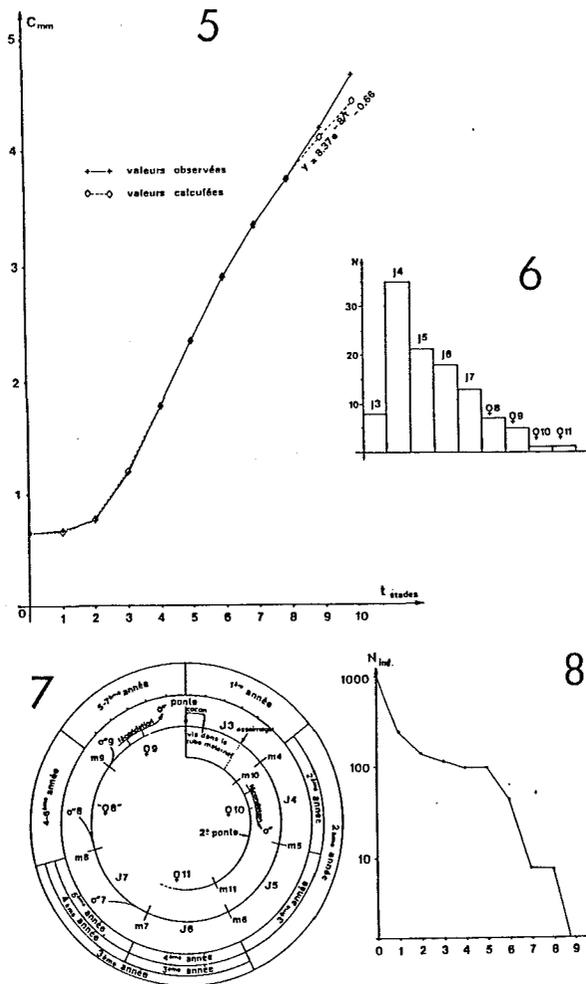


Fig. 5 : Modèle de type "exponentielle d'inverse" trouvé comme correspondant le mieux à la courbe de croissance de la largeur du céphalothorax (sur l'axe des abscisses, 0 : Jp1, 1 : Ji2, 2 : J3, ...).

Fig. 6 : Répartition par stades des nombres de captures d'*Atypus affinis* effectuées par des méthodes non sélectives.

Fig. 7 : Schéma d'interprétation du cycle biologique.

Fig. 8 : Estimation de la courbe de survie.

* *Stades d'acquisition de la maturité, longévité des adultes.*

La reconnaissance des adultes s'effectue aisément en ce qui concerne les mâles, en notant la présence de leur bulbe copulateur. Cette identification est moins nette pour les femelles : nous les considérons comme adultes lorsque leur fente génitale est ouverte et que l'on y distingue les ouvertures des spermathèques.

D'après les mesures de biométrie, les mâles appartiendraient à 3 groupes de valeurs que nous assimilons aux stades 7, 8 et 9. La longévité des mâles n'est pas très grande car ils agrémentent souvent le repas des femelles après l'accouplement. En élevage, un seul mâle, sur 5 individus à s'y être introduits, est ressorti vivant du tube d'une femelle.

Les femelles semblent atteindre l'état adulte au stade 8. La fente génitale est alors ouverte et les gonades sont présentes (dissection). Mais il faudrait ici une étude histologique plus précise car, d'une part, nous n'avons jamais trouvé de mâles avec des femelles 8, d'autre part, nous n'avons pas observé de pontes chez ces femelles.

Les pontes ou les jeunes sont trouvés avec des femelles que la biométrie nous fait classer dans les stades 9, 10 et 11. En élevage, des femelles ont mué l'année suivant leur ponte, ce qui confirme l'existence de mues adultes chez cette espèce. L'année où les femelles pondent, il n'y a pas de mue, aussi dans ces cas les stades durent-ils 2 ans. Le taux de croissance au cours des mues post-nuptiales, mesuré sur des animaux d'élevage, est très faible (1,04 en moyenne), mais cela tient peut-être à de mauvaises conditions de nourriture. Dans un cas, une femelle ayant pondu une année et mué l'année suivante a pondu à nouveau après avoir été fécondée.

Il apparaît que, s'il n'y a pas eu de fécondation (puis de ponte), la femelle mue au cours de l'été suivant.

* *Etude du cycle biologique.*

La fécondation a lieu en hiver et l'on trouve des mâles dans le tube des femelles en novembre et décembre. Bien que les mâles errants soient surtout trouvés en automne (nos captures ont eu lieu du 20.9 au 21.12), quelques-uns d'entre eux apparaissent en mai-juin (observations déjà effectuées par DRESKO, 1946 et MERRETT, 1967); nous en avons capturé un en juin (15.6). Il est donc possible qu'il y ait à cette période quelques cas de fécondation. Nous n'avons jamais trouvé de mâle dans le tube d'une femelle gardant sa progéniture; il est vraisemblable que les femelles n'acceptent pas les mâles dans ces conditions. La fécondation n'est suivie que d'une seule ponte, en juillet. Les jeunes issus des cocons restent avec la femelle jusqu'à la dispersion qui a lieu dans la nature en mars-avril, mais peut intervenir dès janvier dans les élevages.

Nous observons (fig.3) que la majorité des mâles deviennent adultes au stade 8. Nous n'avons capturé qu'un seul mâle adulte encore dans son tube en juillet. Dans quelques tubes seulement, vides et percés à leur extrémité supérieure d'un orifice circulaire net, nous avons trouvé les exuvies de mâles subadultes. Compte-tenu du grand nombre de captures effectuées, ce résultat n'est pas logique et nous aurions dû obtenir un plus grand nombre de subadultes. Une faible proportion de mâles pourrait expliquer cela. Une autre explication serait que les futurs mâles effectueraient deux mues annuelles en ne devenant

subadultes qu'au printemps; ce qui expliquerait leur absence dans nos captures en automne et en hiver. Or, nous avons surtout effectué nos prélèvements à ces périodes. Il semble y avoir deux mues par an (printemps et été) au cours des premiers stades solitaires (J4 à J6 ou 7). Nous ne savons encore si c'est un cas général ou le fait de quelques individus d'élevage bien nourris. Par contre, tous les animaux mis en élevage depuis le stade J7 n'ont mué qu'une seule fois par an, en été, ce qui semble être le cas dans la nature.

Nous considérons que la majorité des femelles devient adulte au stade 8, mais la réalité de cette maturité ne nous semble pas encore prouvée (cf. chapitre précédent).

Nos observations et déductions à propos du cycle biologique d'*Atypus affinis* sont résumées dans la figure 7. La durée du cycle biologique complet atteint 5 à 7 ans au minimum. Le nombre de mues annuelles des premiers stades solitaires qui pourrait varier suivant les individus et le nombre total de stades, lui-même variable, expliquent les différences dans la durée du cycle.

* *Structure de population et courbe de survie.*

Les captures obtenues par des méthodes non sélectives et réalisées tout au cours de l'année peuvent donner une idée de la structure de population dans le milieu au cours de l'année (fig.6). Le stade J3, plus court que les autres, est peu représenté dans nos captures, ce qui est tout à fait justifié par sa présence dans le milieu pendant seulement quelques mois. Les mâles adultes n'ont pas été capturés au cours de prélèvements de ce type, ce qui tient certainement à la brièveté de leur survie. De même, nous avons capturé trop peu de femelles pour que nous ayons pu en obtenir avec leurs pontes. Mais il est possible d'estimer le nombre d'oeufs correspondant aux femelles capturées, à partir des valeurs moyennes du nombre d'oeufs par ponte (Tabl.I) et de la proportion annuelle de femelles ayant des pontes (Tabl.II).

Le nombre d'oeufs pondus par les femelles capturées ($6_{\varphi 9}$, $1_{\varphi 10}$ et $1_{\varphi 11}$) devrait donc être de:

$$(14,8 \times 5) + (33,2 \times 1) + (38,8 \times 1) = 146 \text{ oeufs.}$$

Les différents stades ayant presque tous, chez *Atypus*, une durée annuelle, nous déduisons la table et la courbe de survie de la structure démographique (Tabl.III; fig.8). Nous supposons pour cela une proportion sexuelle de 1 mâle pour 1 femelle.

Dans nos captures, il y a respectivement 7%, 82% et 11% de mâles 7, 8 et 9, soit pour un effectif d'environ 9 mâles : 1 ♂₇, 7 ♂₈, 1 ♂₉.

* *Proportion sexuelle et tables de fécondité.*

Nos élevages ne nous ont pas encore permis de calculer la proportion sexuelle. Nous n'avons donc encore aucune donnée expérimentale à ce sujet. Nous l'avons supposée provisoirement de 1 mâle pour 1 femelle (chapitre précédent), même si l'on observe à ce point de vue des différences notables entre les espèces d'Araignées (BONNET, 1938).

Nombre d'oeufs ou de jeunes	Caractéristiques des femelles			Nombre d'oeufs moyen/stade
	Poids mg (après la ponte)	C mm	Stade supposé	
50	120,3	3,46	♀ 9	59,3
61	129,1	3,56		
67	133,3	3,56		
58	180,8	4,25	♀ 10	74,8
75	214,9	4,21		
82	258,5	4,43		
84	227,5	4,45		
107	280,5	5,11	♀ 11	116,5
126	235,3	4,75		

Tableau I : Nombres d'oeufs ou de jeunes trouvés dans les tubes de femelles de différents stades.

Stades	Nombre total de femelles captu- rées	Nombre de femelles capturées avec leur ponte	Proportion de femelles ayant pondu	Nombre d'oeufs par femelle
♀ 8	16	0	0	0
♀ 9	12	3	0,25	14,8
♀ 10	9	4	0,44	33,2
♀ 11	3	1	0,33	38,8

Tableau II : Proportions de femelles ayant des pontes et estimation du nombre moyen d'oeufs par femelle pour chacun des stades.

Etats	Oeufs	J 4	J 5	J 6	J 7 ♂ 7	J 8 ♂ 8	♀ 9 ♂ 9	♀ 10	♀ 11	♀ 12
Années	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Effectifs	146	35	21	18	14 (13+1)	14 (7+7)	6 (5+1)	1	1	0
Nombre d'in- dividus sur- vivants : Lx	1000	240	144	123	.96	.96	.41	.07	.07	0
Log Lx	3	2,38	2,16	2,09	1,98	1,98	1,61	0,84	0,84	-

Tableau III : Essai d'établissement d'une table de survie pour *Atypus affinis*.

Conclusion

Atypus affinis a un cycle long qui atteindrait au minimum 5 à 7 ans dans les landes américaines. La ponte a lieu en juillet. Le nombre d'oeufs par ponte est d'autant plus grand que les femelles ont subi un plus grand nombre de mues. Il varie suivant nos observations de 50 à 126. Les jeunes mènent une vie libre dès le printemps qui suit la ponte, puis muent en été, c'est-à-dire à la fin de la première année du cycle. Il y a ensuite une mue annuelle en été, parfois une autre dans l'année, au printemps (stades J4 à J6-7). Les mâles deviennent adultes aux stades 7 (8%), 8 (81%) et 9 (11%). Ils quittent leur tube de chasse pour chercher les femelles qu'ils fécondent principalement à l'automne et en hiver. Ils survivent rarement à leur séjour dans le tube d'une femelle.

Si l'on considère leur morphologie et leur anatomie, les femelles semblent devenir adultes au stade 8, mais aucun accouplement ni aucune ponte n'a été observé au cours de ce stade. Lorsqu'une femelle est fécondée (automne, hiver), elle pond au cours de l'été suivant; si elle n'est pas fécondée, elle mue à cette même période. Lorsqu'il y a une ponte, il n'y a pas de mue au cours de l'été et le stade dure 2 ans. L'élevage a permis la mise en évidence de ces mues à l'état adulte, une femelle ayant pondu une année et mué l'été suivant a été ensuite à nouveau fécondée et a pondu une seconde fois. Il existe des femelles 9, 10 et 11 et peut-être des femelles 12.

La table de survie indique que la mortalité moyenne n'est pas très élevée en temps normal chez cette espèce, excepté au stade juvénile 3. On constate aussi que le cycle est particulièrement long d'où un renouvellement de la population beaucoup plus lent que chez les autres Aranéides. Ces deux caractères nous permettent de prévoir certaines caractéristiques de la distribution d'*Atypus* qui ne devrait se maintenir que dans des milieux où il ne survient pas de modifications "catastrophiques" du milieu: destruction partielle du biotope, incendies, etc... Par contre, dans des milieux ainsi protégés, l'espèce devrait bien se développer.

Bibliographie

- BERLAND, L., 1922. - Contribution à l'étude de la biologie des Arachnides (1er mémoire). *Ann. Soc. ent. Fr.* 91: 193-208.
- BERTKAU, P., 1885. - Über den Saisondimorphismus und einige andere Lebenserscheinung bei Spinnen. *Zool. Anz.* 8: 459-464.
- BLACKWALL, J., 1861-1864. - A history of the spiders of Great-Britain and Ireland. *Ray Society, London.* 1861: 1-174, 1864: 175-384.
- BONNET, P., 1930. - La mue, l'autonomie et la régénération chez les Araignées avec une étude sur les *Dolomedes* d'Europe. *Bull. Soc. hist. nat. Toulouse.* 59: 237-700.
- BONNET, P., 1938. - La proportion sexuelle chez les Araignées. *Bull. Soc. hist. nat. Toulouse.* 72(3): 241-256.
- BRISTOWE, W.S., 1933. - XXXVIII. Notes on the Biology of Spiders. IX. The British species of *Atypus*. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 11(10): 289-302.
- BRISTOWE, W.S., 1958. - The world of Spiders. *Collins, London:* 1-304.
- BROEN, B. VON et MORITZ, M., 1964. - Zur Biologie und Verbreitung des deutschen *Atypus* Arten (Araneae, Atypidae). *Zool. Anz.* 172(2): 147-151.
- BUCHLI, H., 1968. - Notes sur la Mygale terricole *Cteniza moggridgei* (PICK. CAMBR., 1874). *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 5(1): 1-40.
- BUCHLI, H., 1970. - Notes sur le cycle de reproduction, la ponte et le développement post-embryonnaire de *Nemesia caementaria* LATR. (*Ctenizidae, Mygalomorphae*). *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 7(1): 95-143.
- CANARD, A., 1983. - Les Araignées du Massif Armoricain. III Les Atypidés. *Bull. Soc. sci. Bretagne.* 55: 47-53.
- CANARD, A., 1984. - Contribution à la connaissance du développement, de l'écologie et de l'écophysiologie des Aranéides de landes armoricaines. *Thèse Doct. Etat Rennes.* 1-389, Annexe: 1-152.
- CLARK, D.J., 1969. - Notes on the biology of *Atypus affinis* EICHWALD (*Atypidae*). *Bull. British. arachnol. Soc.* 1(3): 37-39.
- DRESCO, E., 1946. - Sur quelques captures d'*Atypus* (*Araneae, Atypidae*). *L'entomologiste* 2(2): 70-72.
- ENOCK, F., 1885. - The life-history of *Atypus piceus* SULZ. *Trans. Ent. Soc. Lond.* 1885: 389-420.
- ENOCK, F., 1892. - Additional Notes and observations on the life-history of *Atypus piceus*. *Trans. Ent. Soc. Lond.* 1892: 21-26.
- GERHARDT, V., 1929. - Zur vergleichenden Sexualbiologie primitiver Spinnen. *Zeits. Morph. Okol. Tiere* 14(3): 699-764.
- JUBERTHIE, C., 1954. - Sur les cycles biologiques des Araignées. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse.* 89: 299-318.
- JUBERTHIE, C., 1955. - Sur la croissance postembryonnaire des Aranéides : Croissance linéaire du corps et dysharmonies de croissance des appendices. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse.* 90: 83-102.
- MERRETT, P., 1967. - The phenologie of spiders on heathland in Dorset. I Families *Atypidae, Dysderidae, Gnaphosidae, Clubionidae, Thomisidae* and *Salticidae*. *J. Anim. Ecol.* 36(2): 363-374.
- PINEAU, H., 1965. - La croissance et ses lois. *Thèse Doct. Etat Paris* : 1-307.