

Résistance à la sécheresse, revêtement tégumentaire et valence écologique de Salticidés

par
Alain Canard

avec la collaboration technique de Jo Le Lannic

Résumé: Une méthode expérimentale est mise au point afin de tester la résistance à la sécheresse des araignées. Parmi les espèces étudiées au moyen de cette méthode, *Aelurillus v-insignitus*, présente une quasi-absence de pertes d'eau en atmosphères sèches. Des explications de cette adaptation aux milieux secs sont fournies par une étude du tégument de différentes espèces de Salticidés au moyen du microscope électronique à balayage. Les soies sont en général d'autant plus denses et larges que les espèces colonisent des milieux secs, leur ensemble constitue, un revêtement dont la surface totale est alors supérieure à celle du tégument sous-jacent. La mise en parallèle du taux de recouvrement par les soies et de la valence écologique connue des différents Salticidés fournit des indications complémentaires à celles déduites à partir des distributions d'espèces.

Summary: An experimental method was devised to test spider resistance to dryness. Among the species studied, *Aelurillus v-insignitus* did not loose any water even in a dry atmosphere. Explanation of this adaptation to life in dry places was found in scanning electronical microscope studies of cuticular hairs. Species that live in dry places possessed larger and more abundant hairs. All their hairs made a cover which had a total surface greater than that of the tegument. The cover ratio gave further indications on the ecological valence of species already established for distribution.

1. INTRODUCTION

A lors que l'abondance et la richesse spécifique des araignées semblent peu élevées lorsque l'humidité du milieu est faible, les Salticidés sont au contraire assez nombreux et abondants en milieux secs. De plus, plusieurs de ces espèces vivant dans des biotopes particulièrement chauds et secs sont actives le jour et ne peuvent pas, de ce fait, se soustraire à la sécheresse ou aux températures élevées. Les Salticidés sont également présents dans les autres types de milieux. En conséquence, l'ensemble de leurs espèces présente une gamme de valences écologiques parmi les plus étendues de tout l'ordre des Aranéides.

Il nous a paru intéressant d'une part de vérifier cette apparente bonne résistance à la sécheresse de certaines espèces de Salticidés, et d'autre part d'en cerner les raisons. Pour cela, nous avons établi un protocole d'analyse expérimentale afin de vérifier s'il existait bien une résistance physiologique à la dessiccation et non des comportements particuliers pour se soustraire aux conditions de sécheresse, ou des apports d'eau insoupçonnés. Les travaux antérieurs concernant les divers éléments de la balance hydrique des arthropodes (EDNEY 1977) ou plus particulièrement des araignées (NEMENZ 1954; CLOUDSLEY-THOMSON 1956; ...) nous ont conduit à développer des recherches sur l'évapo-transpiration avec, dans un premier temps, une étude de la structure du tégument.

Les travaux concernant la valence écologique des espèces, assez développés sur les araignées depuis TRETZEL (1952), sont basés sur la présence des espèces dans les différents milieux. Ils ne permettent pas toujours de faire la part entre les trois éléments liés: sécheresse, chaleur, ensoleillement. Aussi une analyse sur la seule résistance à la sécheresse permet-elle d'évaluer cet élément de la valence écologique en le distinguant des autres. Ainsi, par exemple, une espèce peut apparaître indistinctement xérophile, thermophile ou héliophile en raison des milieux qu'elle colonise. Si elle se révèle physiologiquement non xérophile, sa valence se limite alors à la thermophilie ou à l'héliophilie.

2. MATERIEL ET METHODES

Les espèces étudiées sont choisies parmi les plus communes en Bretagne (COUTANT 1991). Pour l'étude des pertes en eau, nous nous sommes limité à trois espèces qui nous ont paru traduire au mieux la grande gamme de biotopes colonisés, ce sont: *Aelurillus v-insignitus* (milieux secs), *Euophrys frontalis* (milieux mésophiles à végétation dense) et *Sitticus floricola* (milieux humides). Le tégument a été observé chez 11 espèces: *Aelurillus v-insignitus* (Lucas, 1846), *Dendryphantès rudis* (Sundevall, 1832), *Euophrys frontalis* (Walckenaer, 1802), *Euophrys petrensis* Koch C.L., 1837, *Heliophanus flavipes* (Hahn, 1831), *Heliophanus tribulosus* Simon, 1868, *Marpissa nivoyi* (Lucas, 1846), *Myrmarachne formicaria* (De Geer, 1778), *Phlegra fasciata* (Hahn,

1826), *Salticus scenicus* (Clerck, 1758) et *Sitticus floricola* (Koch C.L., 1837). Les pertes en eau sont étudiées grâce à un montage (figure 1) dont l'élément essentiel est une balance de précision (Mettler au 1/100mg) muni d'un système d'enregistrement des variations pondérales. Les individus étudiés sont tout d'abord maintenus 24 heures à jeun dans une enceinte à humidité saturante, puis placés dans des capsules grillagées métalliques afin qu'ils ne s'échappent pas et introduits sur le plateau de la balance. La balance est enfermée dans un espace translucide où l'humidité est contrôlée par un compartiment de "régulation hydrique" contenant une solution de potasse dont la concentration permet d'obtenir le taux d'humidité voulu. Humidité et température sont contrôlées par une sonde. L'ensemble de l'appareillage est situé dans une pièce elle-même climatisée (20°C).

Les résultats fournis concernent la moyenne des pertes de 5 individus par espèces.

Les observations du tégument ont été réalisées au microscope électronique à balayage, les échantillons étant préparés par la méthode du point critique. La densité et la surface des soies ont été calculées à partir de photographies prises en microscopie électronique.

3. RESULTATS

3.1 Analyse des pertes en eau

Les pertes pondérales évoluent très différemment suivant les espèces étudiées (figure 1): *Sitticus floricola* perd, dans un air à 70-80% H.R., une quantité d'eau

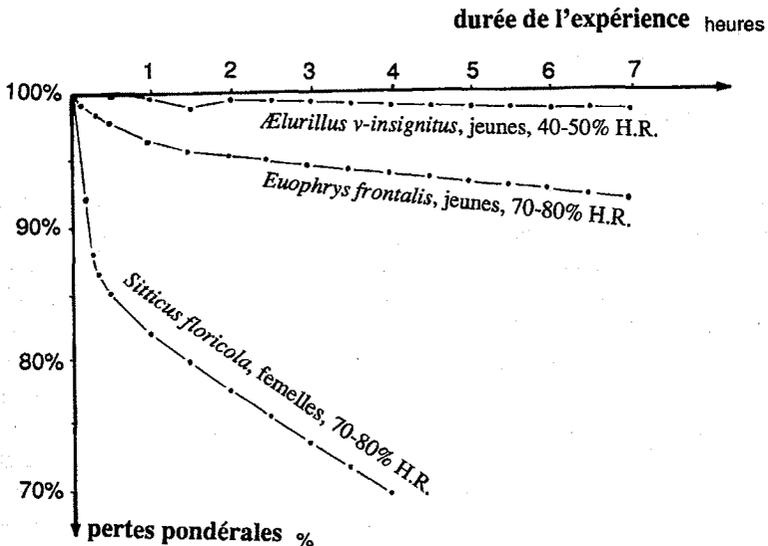


Fig. 1 : Pertes en eau chez des Salticidés soumis à des milieux d'humidités relatives contrôlées

considérable dépassant 30% de son poids en 4 heures; *Euophrys frontalis*, soumis aux mêmes conditions hydriques, perd moins de 10% en 7 heures, alors que *Aelurillus v-insignitus* ne perd quasiment pas de poids, même lorsque les individus subissent des humidités relatives de 40-50%.

3.2 Observation du revêtement tégumentaire

Le revêtement tégumentaire est très différent suivant les espèces. Les variations jouent à la fois sur la densité des soies et leur forme (planche I, tableau I).

Tab. I: nombres de soies par unité de surface (n), surface moyenne des soies (s) et taux de recouvrement maximal du tégument par les soies du dos de l'abdomen (Tx).

Espèces	soies/mm ²	surf. soie (m ²)	taux de recouvr. (Tx)
<i>Myrmarachne formicaria</i>	220	70	2%
<i>Sitticus floricola</i>	810	30	2%
<i>Euophrys frontalis</i>	540	48	3%
<i>Euophrys petrensis</i>	3300	31	10%
<i>Heliophanus flavipes</i>	900	230	21%
<i>Marpissa nivoyi</i>	1350	340	46%
<i>Heliophanus tribulosus</i>	1400	400	56%
<i>Phlegra fasciata</i>	1710	510	87%
<i>Aelurillus v-insignitus</i>	1760	510-630	90-111%
<i>Dendryphantus rudis</i>	1720	720	124%
<i>Salticus scenicus</i>	1070	1330	142%

La densité des soies, calculée sur le tégument du dos de l'abdomen, c'est-à-dire dans une région du corps où l'exocuticule manque et où l'endocuticule est fine (BARTH in FOELIX 1979), varie dans une proportion de 1 à 15. La forme des soies varie aussi considérablement, elles sont longues et fines chez *Myrmarachne formicaria* ou *Sitticus floricola*, larges, en forme d'écailles, chez les autres espèces où elles atteignent leur surface maximale chez *Salticus scenicus*. Dans plusieurs cas, le bord des soies est denté. Ces structures peuvent permettre un accrochage des soies entre-elles (*Aelurillus v-insignitus*). Le taux de recouvrement maximum des soies (Tx), calculé à partir de leur nombre (n) et de leur surface (s): $Tx = n \times s / \text{surface du tégument}$, est supérieur à 100% chez plusieurs espèces. Ce recouvrement du tégument par une couche de soies est une protection évidente contre le rayonnement solaire. Cette "isolation par l'extérieur", semblable aux processus employés dans les constructions humaines, permet aussi de limiter les pertes en eau.

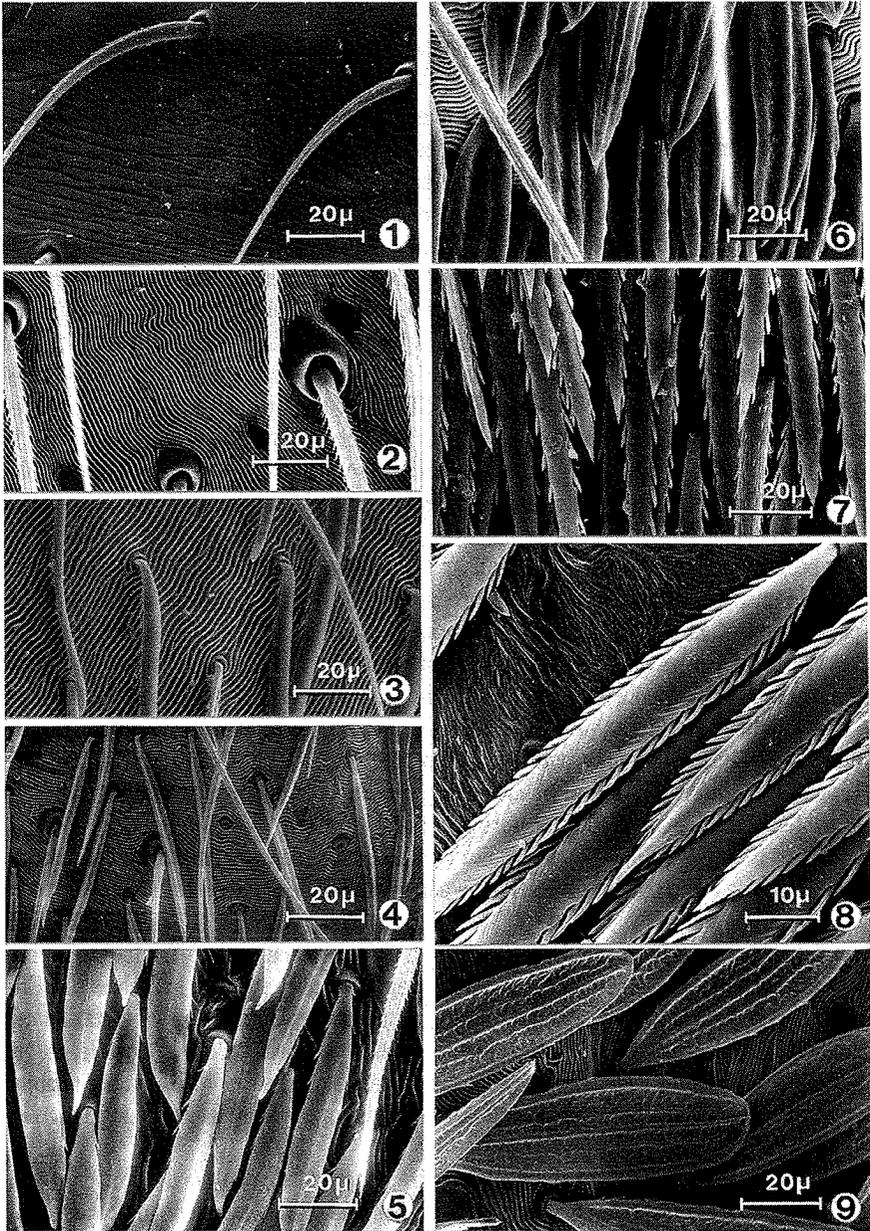


Planche I : Revêtement tégumentaire de l'abdomen de Salticidés, - 1 *Myrmarachne formicaria*, - 2 *Euophrys frontalis*, - 3 *Sitticus floricola*, - 4 *Euophrys petrensis*, - 5 *Heliophanus tribulosus*- 6 *Dendryphantès rudis*, - 7 *Phlegra fasciata*, - 8 *Aelurillus v-insignitus*, - 9 *Salticus scenicus*.

4. DISCUSSION-CONCLUSION

La méthode expérimentale employée fournit des résultats qui paraissent intéressants, même s'ils ne sont encore qu'indicatifs. Elle nous permet ici de mettre en évidence la très bonne résistance à la sécheresse d'*Aelurillus v-insignitus*. Il est encore possible d'améliorer la technique, notamment en remplaçant le module d'enregistrement par un ordinateur couplé grâce à une interface adéquate. Le seul problème que nous avons rencontré correspond à un rejet intempestif d'excréments (au total un seul cas observé, chez *Aelurillus v-insignitus*); car la perte pondérale ne correspondant plus alors seulement aux pertes hydriques. Dans les résultats, les pertes pondérales dues aux échanges gazeux (O₂-CO₂) doivent être négligées. En se basant sur des intensités respiratoires élevées (BLANDIN & CELERIER 1981), les pertes dues à ces échanges sont de l'ordre de 0,01%/heure (IR = 0,030 mm³/mg/h). L'étude expérimentale de la résistance à la sécheresse présente l'intérêt de dissocier, pour estimer la valence écologique, les trois facteurs liés au cours des analyses à partir de la seule distribution des espèces: chaleur-ensoleillement-sécheresse.

Les économies d'eau que peuvent réaliser les espèces résistantes à la sécheresse, par rapport aux autres, portent sur la nature des produits excrétés et sur les pertes d'eau par la respiration et par l'évapo-transpiration. Les différences de pertes en eau dues à l'excrétion ne pourraient jouer que sur la concentration des éléments rejetés, car en ce qui concerne le métabolisme azoté, le seul élément trouvé chez toutes les espèces d'araignées étudiées est la guanine (ANDERSON 1966). Les différences de pertes en eau dues au système respiratoire pourraient être intéressantes à évaluer, d'autant plus que l'appareil trachéen des Salticidés est particulièrement développé (LAMY 1902) et que le système trachéen est plus performant que le système pulmonaire (LEVI 1967). Toutefois NEMENZ (1954), dans son étude sur les pertes en eau des araignées, avance que les pertes d'eau par la respiration ne dépassent pas le 1/70e ou le 1/80e de la perte totale.

On peut donc considérer que la limitation des pertes en eau dues à l'évapo-transpiration est particulièrement importante dans l'adaptation des espèces à la sécheresse. Elle peut se réaliser, comme chez beaucoup d'autres arthropodes par une augmentation des barrières tégumentaires. Mais chez les araignées, l'opisthosome est extensible, ce qui limite les possibilités d'épaississement cuticulaire. La réponse évolutive par développement d'une barrière à l'évaporation au moyen d'une couche de soies est donc particulièrement efficace.

En ce qui concerne le revêtement tégumentaire, les valeurs calculées du taux de recouvrement par les soies doivent être considérées comme étant seulement indicatives, car la surface du tégument abdominal est variable suivant le degré de dilatation de cette partie du corps. Toutefois, une mise en parallèle des valeurs de ce taux et de la valence écologique connue des espèces fournie par différents auteurs (tableau II) semble assez concordante.

Espèces	Tx	valence écologique	auteurs
<i>Myrmarachne formicaria</i>	2%	photophile, thermophile	(BRAUN, 1970)
<i>Sitticus floricola</i>	2%	photophile, hygrobionte	(TRETZEL, 1952)
<i>Euophrys frontalis</i>	3%	héliombrophile, hémihygrophile	(TRETZEL, 1952)
<i>Euophrys petrensis</i>	10%	héliombrophile, hémihygrophile (?)	(TRETZEL, 1952)
<i>Heliophanus flavipes</i>	21%	photophile, xérophile thermophile	(TRETZEL, 1952) (BRAUN, 1970)
<i>Marpissa nivoyi</i>	46%	hygrophile (?)	
<i>Heliophanus tribulosus</i>	56%	photophile, xérophile (?)	(CANARD, 1984)
<i>Phlegra fasciata</i>	87%	photophile, xérophile	(BRAUN, 1970)
<i>Aelurillus v-insignitus</i>	90-111%	photophile, xérophile (?)	(TRETZEL, 1952)
<i>Dendryphantès rudis</i>	124%	photophile, xérophile (?)	(CANARD, 1984)
<i>Salticus scenicus</i>	142%	thermophile	(TRETZEL, 1952)

Tab. II: Mise en parallèle du taux de recouvrement par les soies du tégument du dos de l'abdomen (Tx) et de la valence écologique des espèces données dans quelques travaux.

Les seuls résultats, en apparence non conformes, sont ceux concernant *Myrmarachne formicaria* et *Marpissa nivoyi*. Mais, dans les deux cas, il peut s'agir d'une évaluation trop approximative ou incomplète de la distribution de ces espèces. Ainsi, *Myrmarachne formicaria* est présente dans des milieux variés, mais fréquente des strates où l'humidité relative est élevée, ce qui n'exclut pas une certaine hygrophilie. De plus, l'aspect du tégument abdominal de cette myrmécomorphe est un peu différent des autres espèces et apparaît moins plissé. Aussi peut-on envisager une structure originale de sa cuticule. *Marpissa nivoyi*, peu fréquente en Europe moyenne (HARM 1977), est assez commune en Bretagne en bordure de mer ou d'étangs dans des zones de hautes graminées (*Ammophila arenaria*, *Molinia caerulea*). On pourrait la définir comme plutôt hygrophile. Toutefois, nous l'avons aussi récoltée dans des milieux en apparence très secs, dans les Causses, où elle fréquente aussi des zones de hautes graminées. Cette espèce est donc certainement plus euryhygre qu'il n'apparaît de prime abord, ce qui correspond à la valeur intermédiaire de son taux de recouvrement en soies. Bien que le revêtement tégumentaire des Salticidés n'explique pas à lui seul la résistance à la dessiccation observée chez certaines espèces, il fournit tout de même une bonne indication sur leur possible adaptation à des milieux secs.

REFERENCES

- ANDERSON, J.F. - (1966). The excreta of Spiders. *Comp. Biochem. Physiol.*, 17: 973-982.
- BLANDIN, P. & CELERIER, M.L. - (1981). Les araignées des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). Organisation des peuplements, bilans énergétiques, place dans l'écosystème. *Thèse Doct. Etat, Paris, Publ. Labo. Zool. Ecole Norm. Sup.*, 21: 1-586.
- BRAUN, R. - (1970). Zur Autökologie und Phänologie der Spinnen (Araneida) des Naturschutzgebietes "Mainzer sand". *Mz. Naturw. Arch.* 8, 1969: 193-288.
- CANARD, A. - (1984). Contribution à la connaissance du développement, de l'écologie et de l'écophysologie des aranéides de landes armoricaines. *Th. Doct. Etat, Rennes, annexe*: 1-152.
- CLOUDSLEY-THOMSON, M.A. - (1956). Transpiration through the cuticle in the spiders *Drassodes lapidosus* W. and *Tegenaria atrica* C.K., *Ent. month. Mag.*, 91: 308-309.
- (1957). Studies in diurnal rythms. V. Nocturnal ecology and water-relations of the British Cribellate spiders of the genus *Ciniflo* Bl. *J. Linn. Soc.*, 43: 134-152.
- COUTANT, O. - (1990). Araignées et Scorpions de l'Ouest de la France: catalogue et cartographie provisoire des espèces. XII Salticidae. *Bull. Soc. sci. Bretagne*, 61, n° h.s. I: 257-280.
- EDNEY, E.B. - (1977). Water balance in Arthropods. *Zoology and Ecology*, 9, Springer Verlag, N.Y.
- FOELIX, R.F. - (1979). Biologie der Spinnen. *Georg Thieme Verlag, Stuttgart*, 258 pp..
- HARM, M. - (1977). Revision der mitteleuropäischen Arten der Gattung *Phlegra* Simon (Arach.: Araneae: Salticidae). *Senckenbergiana biol.*, 58 (1-2): 63-77.
- LAMY, E. - (1902). Recherches anatomiques sur les trachées des Araignées. *Masson ed. Paris*, 145-280, pl. V-VII.
- LEVI, H.W. - (1967). Adaptations of respiratory systems of spiders. *Evolution*, 21: 571.
- NEMENZ, H. - (1954). Über den Wasserhaushalt einiger Spinnen, mit besonderer Berücksichtigung der Transpiration. *Öst. Zool. Z.*, 5: 123-158.
- TRETZEL, E. - (1952). Zur Ökologie der Spinnen (Araneae). Autökologie des Arten im Raum von Erlangen. *S.-B. phys. -med. Soc. Erlangen*, 75: 36-131.

Alain CANARD

Laboratoire de Zoologie et d' Ecophysologie, Université de Rennes I
Av. du Général Leclerc, F-35042 RENNES Cedex

Jo LE LANNIC

Centre commun de Microscopie à balayage, Université de Rennes I
Av. du Général Leclerc, F-35042 RENNES Cedex