

CYCLE VITAL DE *TELEMA TENELLA* DANS LA GROTTÉ-LABORATOIRE
DE MOULIS ET STRATEGIES DE REPRODUCTION CHEZ LES ARAIGNEES
CAVERNICOLES.

par

C. JUBERTHIE

Equipe de Biologie souterraine
Laboratoire souterrain du CNRS
Moulis
09200 Saint-Girons (France).

I - INTRODUCTION

Tous les animaux souterrains, Invertébrés et Vertébrés, ont développé une stratégie de reproduction et de développement de type K, qui atteint ses traits les plus marqués chez les espèces les plus spécialisées à la vie souterraine. Cette stratégie privilégie la survie de l'individu aux dépens du nombre d'oeufs ou de jeunes produits ; elle se traduit par une baisse de la fécondité aboutissant à l'oeuf unique à chaque ponte, par une augmentation des réserves vitellines dans l'oeuf, une protection des jeunes, et dans les cas les plus extrêmes par la suppression de toute alimentation larvaire, l'adulte se formant exclusivement à partir des réserves accumulées dans l'oeuf. Les cas les plus typiques ont été observés pour la première fois chez les Coléoptères Bathysciinae à cycle contracté du groupe *Speonomus longicornis* par Sylvie GLACON (1953) ; ces résultats ont été confirmés dans tous les élevages conduits dans la grotte-laboratoire de Moulis. Les stratégies de type K ont été observées chez des espèces vivant dans des milieux dits "prévisibles", dans lesquels les ressources alimentaires sont dispersées et peu variées ; comparés aux espèces épigées, les troglobies, spécialement les Coléoptères Bathysciinae, présentent parmi les plus beaux exemples de stratégie K.

Dans la révision des Leptonetidae (1913), Louis FAGE décrit pour la première fois le cocon de *Telema tenella*, et l'oeuf unique de 0,4 mm qu'il renferme ; il les représente fig. 21, planche 69.

A la suite de FAGE tous les auteurs ont considéré comme acquis que *Telema tenella* pond un oeuf unique dans chacun de ses cocons, énorme par rapport à la taille de la femelle (JEANNEL 1926, VANDEL 1964, DELAMARE DEBOUTTEVILLE 1971). *Telema tenella* apparaissait chez les Araignées troglobies comme l'exemple le plus poussé de modifications liées à la vie souterraine et de stratégie de type K.

Sous l'impulsion d'A. LOPEZ, après qu'il ait découvert l'existence d'un spermatophore chez *Telema tenella*, une série d'études cytologiques en microscopie électronique a été consacrée à cette Araignée. Ces recherches ont montré que *Telema tenella* présente entre autres originalités, des spermatophores (LOPEZ 1977, JUBERTHIE et LOPEZ 1980, JUBERTHIE, LOPEZ et KOVOOR 1981), des sphérocristaux dans son mésentéron (JUBERTHIE et LOPEZ 1980, LOPEZ 1982), des glandes exocrines sur les pattes extrudant leur sécrétion sur un plateau, inconnues chez les autres Araignées, (EMERIT et JUBERTHIE 1983). Si l'on ajoute qu'ont été décrits, la glande de mue et le système neuroendocrine (BONARIC et JUBERTHIE 1983), la spermathèque (LOPEZ et JUBERTHIE-JUPEAU 1983), les glandes coxales

(LOPEZ, JUBERTHIE-JUPEAU et BONARIC 1983), les glandes sérigicènes et la structure des cocons (KOVOOR et LOPEZ 1983), l'anatomie interne de *Telema tenella* est actuellement la mieux connue chez les Araignées.

En revanche, aucune donnée nouvelle n'a été apportée, depuis 1913, sur la biologie de la reproduction et le développement de cette Araignée cavernicole. La grotte-laboratoire de Moulis présentant les conditions climatiques requises, un élevage de *Telema tenella* y a été entrepris avec succès depuis Décembre 1981, avec l'aide technique de Gisèle RUFFAT⁽¹⁾. Cet élevage fait suite à une tentative avortée de colonisation de la grotte de Moulis à partir d'adultes importés par Pierre BONNET.

Rappelons que *Telema tenella* est connue d'un très petit nombre de grottes des Pyrénées Orientales dans la région du Mont Canigou : grotte de Can Britxot, grotte et galerie de "La Mine" près de la Preste, grotte de Sirach près de Ria, grotte de Sainte-Marie, Grotte de Can Pey, grotte de la Fou (LOPEZ et SALVAYRE 1977, LOPEZ 1982). Une Telemidae, probablement *Telema tenella*, a été trouvée en Catalogne espagnole par BELLES et RIBERA dans la Cueva del Far, et retrouvée par nous dans cette même grotte en compagnie de nos collègues de Barcelone en 1985 ; elle est en cours d'étude par Carles RIBERA.

Elle est le seul représentant des Telemidae en zone tempérée européenne. Lorsqu'une seconde espèce de ce qui allait devenir la famille des Telemidae, *Apneumonella oculata* Fage 1921, oculée, encore partiellement pigmentée, à pattes relativement courtes, a été décrite d'une grotte du Kulumuzi située à quelques mètres au-dessus du niveau de la mer, à 24°5 - 26°C, au Tanganyka, SIMON et FAGE en 1922 en ont conclut : "*Telema* nous apparaît vraiment comme le représentant d'une faune chaude, qui a émigré sous les tropiques où on la retrouve encore avec ses caractères primitifs tandis qu'elle n'a laissé en Europe qu'une espèce de cette époque disparue et qui n'est parvenue jusqu'à nous que grâce à l'abri que lui offraient les grottes profondes contre les variations climatiques fatales".

Telema tenella a conservé son statut d'espèce "relicte", survivante en Europe d'une faune tropicale, mais son cas n'est plus si exceptionnel depuis que l'on a découvert d'autres Telemidae en zone tempérée : USA. *Usofila gracilis* Keyserling in Marx 1891 de l'Alabaster Cave en Californie, *U. pacifica* (Banks, 1894) de l'état de Washington et retrouvée en Alaska (1947), *U. flava* de l'Utah et *U. oregona* du Wyoming décrites par CHAMBERLIN et IVIE (1942), ainsi que des spécimens non encore rapportés à une espèce ou non décrits de plusieurs grottes de la Sierra Nevada en Californie (ELLIOT et coll. 1985) ; Japon, *U. ? nipponica* Yaginuma 1972 ; Afrique du Sud, *Cangodercus lewisi* Harington 1951 et BRIGNOLI (1980) de la Cango Caves Oudtshoorn. Les découvertes en zone tropicale ont confirmé la présence des Telemidae, dans la litière des forêts tropicales : *Apneumonella* inédites du Zaïre et d'Angola (BARROS MACHADO, 1951 et 1956), de Côte d'Ivoire (LEGENDRE et LOPEZ, 1978), *Apneumonella jacobsoni* Brignoli 1973 de Sumatra à 920 m d'altitude, des îles Seychelles, *Seychellia wiljoi* Saaristo 1978 de 300 à 800 m d'altitude et *S. lodoiceae* Brignoli 1980 dans l'humus et les feuilles fanées de *Lodoicea maldivica*, de Nouvelle-Guinée - Papouasie, *Jocquella leopoldi* Baert 1980 près de la côte nord, à Yoro, à 200 m d'altitude. Elles ont également été retrouvées dans de nouvelles grottes de la zone tropicale : Telemidae inédits des grottes du Gabon et du Congo Brazzaville (LAWRENCE, 1958), *Telema mayana* Gertsch 1973, de la Cueva Sepacuite dans l'Alta Verapaz au Guatemala, et *Usofila pecki* Brignoli 1980, de la grotte Taphozous en Nouvelle Calédonie.

II - MATERIEL ET METHODES D'ELEVAGE

Les *Telema* mises en élevage sont des adultes des deux sexes et des jeunes récoltés dans la grotte de Can Britxot le 2 décembre 1981 (A. LOPEZ, J. C. BONARIC, M. EMERIT et C. JUBERTHIE), le 13 octobre 1982 (C. JUBERTHIE et B. DELAY), à

(1) Je remercie Gisèle RUFFAT pour son aide dans l'élevage de *Telema tenella*.

"La Mine" le 18 novembre 1983 (C. JUBERTHIE et DELAY) et le 22 juin 1984 (C. JUBERTHIE, M. BOUILLON).

En tout 24 individus ont été mis en élevage, 16 femelles et 8 jeunes.

1er lot : 10	2 sub.	3 jeunes	2.XII.81
2e lot : 3			13.X. 82
3e lot : 2			18.XI.83
4e lot : 1		3 jeunes	22.VI.84

Le nombre des mâles récoltés dans les deux grottes que ce soit par nous-mêmes ou par A. LOPEZ au cours d'autres chasses est très inférieure à celui des femelles. Deux interprétations sont possibles : dans la première le sex-ratio est déséquilibré en faveur des femelles ; dans la seconde les mâles seraient moins régulièrement sur les toiles où sont faites les récoltes et se déplaceraient à la recherche de femelles.

II. 1 - Méthode d'élevage.

Chaque individu est élevé isolément dans une boîte en plastique.

Les femelles adultes sont mises dans des boîtes en plastique de 8 cm de diamètre et de 5 cm de hauteur ; le fond des boîtes est recouvert d'une couche d'argile de 0,5 cm d'épaisseur provenant de la grotte de Moulis : deux petits morceaux de concrétion sont plantés verticalement dans l'argile à quelques centimètres l'un de l'autre de manière à faciliter la construction de la toile de l'Araignée (fig. 1).

Deux heures après leur installation, les femelles ont en général commencé la construction de leur toile ; dès le lendemain toutes ont construit une petite toile lâche, en nappe attachée sur les concrétions et les bords de la boîte en plastique et située de 0,5 cm à 3,5 cm au-dessus du fond argileux, ce qui est la hauteur maximum autorisée par l'enceinte d'élevage.

Les 2 mâles adultes, disponibles à l'origine, ont été conservés quelques jours dans 2 boîtes du même type. Ils ont été ensuite mis successivement avec des femelles différentes, chaque fois pour une durée de 15 jours. Ils se tiennent le plus souvent sur des annexes de la toile de la femelle et ils y vivent, sans problème apparent.

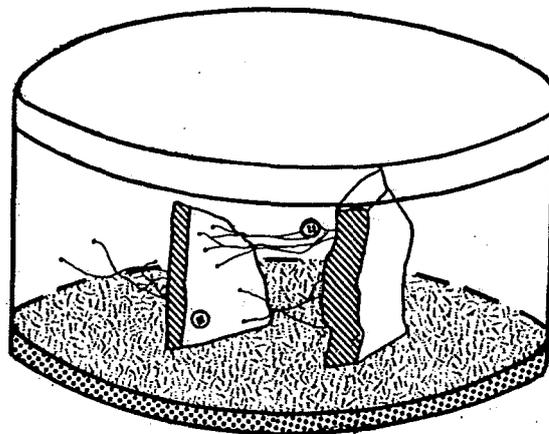


Fig. 1 - Schéma des boîtes d'élevage.

Les sub-adultes et les très jeunes individus sont élevés dans des boîtes en plastique rondes, plus petites (diamètre = 5 cm ; hauteur 3 cm), aménagées de façon identique.

L'élevage est conduit dans la deuxième salle de la grotte-laboratoire, à 11,5 °C environ.

II. 2 - Nourriture.

Les *Telema* sont nourries avec de jeunes Collemboles souterrains, *Pseudosinella*

impediens, provenant d'élevages conduits dans des boîtes rondes en plastique à fond de plâtre humide, et nourris de levure de bière et de féculé.

III - REPRODUCTION

III.1 - Cocon.

Les cocons mesurent de 1,5 à 1,8 mm de diamètre. Leur forme se rapproche de celle d'une lentille plan convexe. Chaque cocon peut être dissocié aisément en une flasque soyeuse bombée et une flasque soyeuse presque plate, les deux flasques étant soudées à leur circonférence.

Les cocons sont soit collés sur les concrétions soit attachés à un lacs de fils tendus de la toile, dont certains semblent servir de hauban, à la périphérie ou entre les concrétions.

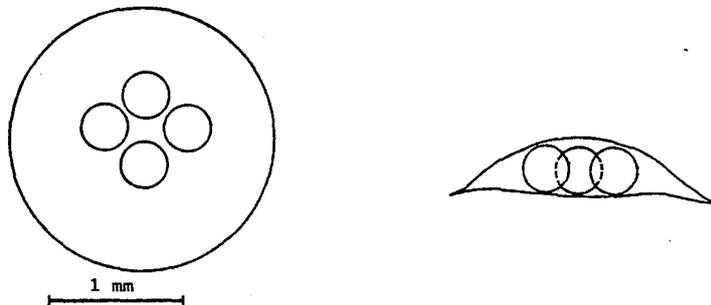


Fig. 2 - Aspect du cocon.

Leur disposition dans l'espace est aléatoire ; ils sont horizontaux, verticaux, ou plus ou moins inclinés.

Plusieurs cocons sont en général présents en même temps, ce qui résulte de l'espacement des pontes dans le temps, et, comme nous le montrerons, de la lenteur du développement embryonnaire.

La soie qui compose les cocons et les glandes séricigènes qui la produisent ont été décrites par KOVOOR et LOPEZ (1983).

III.2 - Période de ponte, nombre d'oeufs, fécondité.

Durée de la période de ponte. Les femelles mises en élevage étaient au stade adulte depuis une durée indéterminée ; statistiquement certaines d'entre elles devaient déjà être en période de reproduction.

Depuis leur mise en élevage, 6 d'entre elles sont en période de ponte, et ne présentent pas d'indice d'arrêt ; elles n'ont pas montré de période d'interruption saisonnière, si ce n'est des durées entre 2 pontes plus longues et réparties de façon aléatoire.

Ainsi, comme d'autres Arthropodes souterrains terrestres élevés dans la grotte-laboratoire de Moulis, sous des conditions thermiques peu variables (1°C au plus au cours d'une année), la nourriture étant renouvelée de façon régulière, les femelles de *Telema tenella* pondent tout au long de l'année. Elles ne présentent donc pas de cycle endogène saisonnier dans leur reproduction.

Nombre de cocons. Les 13 femelles ayant pondu durant 2 ans 1/2, 1 an 1/2 ou 7 mois selon le moment de leur mise en élevage, ou mortes après 1 an d'élevage, ont construit 87 cocons (tableau n° 1).

	Date mise en élevage	Période de reproduction minimale	Nombre de cocons			Total des cocons	Nombre cocons par an	Nombre moyen de cocons par an
			1982	1983	1984 1.01 au 1.09			
n° 7	7.12.81	2 ans 1/2	5	2	5	12	4,8	4,1 cocons par an
n° 1	7.12.81	2 ans 1/2	4	6	1	11	4,4	
n° 4	7.12.81	2 ans 1/2	5	4	2	11	4,4	
n° 3	7.12.81	2 ans 1/2	5	4	1	10	4	
n° 8	7.12.81	2 ans 1/2	3	4	2	9	3,6	
n° 5	7.12.81	2 ans arrêt	4	3		7	3,5	
n° 2	7.12.81	1 an	5	+		5		
n° 6	7.12.81	1 an	2	+		2		
n° 10	19.10.82	1 an 1/2	-	3	1	4	4	
B 16	13.10.82	1 an 1/2	-	5	1	6	6	
B 17	13.10.82	1 an 1/2	-	2	1	3	3	
n° 21	25.11.83	Commence	-	-	4	4		
n° 22	25.11.83	Commence	-	-	3	3		

Tab. 1 - Nombre de cocons fabriqués par *Telema tenella*.

Le nombre moyen de cocons pondus chaque année est de 4 (écart de 2 à 6). Il n'y a pas de différence significative entre le nombre de cocons pondus la première et la seconde année pour les 6 femelles qui fournissent des données ($X = 4,1$ en 1982 ; $X = 3,8$ en 1983).

A chaque ponte la femelle ne fait qu'un cocon.

Nombre d'oeufs par ponte. Les oeufs ont été dénombrés dans 60 cocons ; les 197 oeufs obtenus se répartissent ainsi (tableau n° 2).

Nombre d'oeufs	0	1	2	3	4	5
Nombre de cocons	3	1	6	26	26	0

Tab. 2 - Nombre d'oeufs par cocons.

La majorité des cocons (5/6) renferme 3 ou 4 oeufs, avec un pourcentage identique pour les cocons à 3 et à 4 oeufs. Seulement 1/10 des cocons renferme 2 oeufs. Un seul cocon renferme 1 oeuf. Trois cocons ne renferme aucun oeuf.

La conclusion nette qui se dégage est que *Telema tenella* dépose dans le cocon de 3 à 4 oeufs en général, et que la ponte d'un seul oeuf dans le cocon est un cas tout à fait exceptionnel.

La récolte d'un cocon avec 4 oeufs dans la grotte de Can Britxot (EMERIT com. personnelle), de 2 cocons avec 4 oeufs dans la même grotte par C. JUBERTHIE et de deux cocons avec 2 et 3 oeufs par (LOPEZ com. personnelle) montre que les résultats en élevage et dans les grottes concordent.

La conclusion de FAGE reprise par tous les auteurs selon laquelle *Telema tenella* ne pond qu'un seul oeuf reposait donc sur l'observation d'un cas exceptionnel et doit être révisée. De ce fait, *Telema tenella* est loin d'avoir atteint le stade extrême de réduction du nombre des oeufs pondus caractéristique des troglobies les plus évolués.

L'examen du nombre d'oeufs déposés par les femelles au long de leur période de

ponte montre que pour la période de 2 ans 1/2 observée, il n'y a pas de différence significative entre le nombre des oeufs pondus en début et en fin de période. Les nombres diffèrent selon les femelles et dans le temps de façon aléatoire.

Fécondité. La fécondité annuelle est de l'ordre de 12 oeufs ; sur une période de 2 ans 1/2 les femelles ont pondu, en moyenne, 30 oeufs.

Taille des oeufs. Le diamètre des oeufs est de 0,45 mm en moyenne ; le diamètre de l'oeuf unique est identique ; ceci correspond à la taille indiquée par FAGE.

IV.1 - Durée du développement embryonnaire.

A ce jour, 13 jeunes sont nés en élevage. Dans 3 cas, 2 des 3 ou 4 oeufs que renfermaient les cocons sont éclos.

Les oeufs d'un cocon pondus le 7.04.1982 sont au stade embryonnaire IV₇ le 7.01.1983, c'est-à-dire 9 mois après la ponte ; les pattes de l'embryon à ce stade n'ont pas achevé leur croissance. Les oeufs d'un cocon pondus entre le 13.02 et le 11.03.1982 sont au stade de la mue embryonnaire après éclosion, le 7.01.1983 ; celle-ci se situe donc entre 10 mois 3 jours et 10 mois et 3 semaines. Un oeuf pondu entre le 7 et le 14.04.1982 a donné un jeune qui a quitté le cocon entre le 22 et le 25.03.1983 c'est-à-dire 11 mois et demi après l'éclosion. Un oeuf pondu entre le 16 et le 28.07.1982 a donné un jeune qui est sorti du cocon entre le 24.05 et le 9.06.1983, soit de 10 mois à 10 mois et 3 semaines après la ponte.

La durée du développement embryonnaire, de la ponte à la mue embryonnaire qui suit l'éclosion, est donc de l'ordre de 10 mois à 11,5 °C (écart 9 à 11 mois) ; la durée qui sépare la sortie du jeune du cocon de l'éclosion est de l'ordre de 15 jours à 1 mois.

Le développement embryonnaire est donc exceptionnellement lent ; c'est le plus long qui soit connu à ce jour chez les animaux souterrains ; il dure plus longtemps que celui du Crustacé *Troglocaris anophthalmus* qui est de 7 mois et demi à 11,5 °C (JUBERTHIE-JUPEAU 1975).

IV 2 - Durée du développement post-embryonnaire.

Elle peut être estimée à partir de la durée du développement d'un très jeune individu devenu adulte, et de la durée du stade subadulte connue chez trois exemplaires.

Un très jeune récolté au premier stade qui suit la sortie du cocon, semble-t-il, le 2.12.1981, a mué une première fois le 14.01.83 (13 mois plus tard), une deuxième fois le 26.03.84 (14 mois plus tard), et une troisième fois le 11.10.1984 (7 mois plus tard), cette dernière exuviation le transformant en mâle adulte. Il a donc mis 3 ans et effectué 3 mues entre la sortie du cocon et l'adulte.

La durée du stade sub-adulte est de l'ordre de 1 an ; 3 jeunes récoltés sub-adultes à Can Britxot le 2.12.1981 ont, en effet, mué de 12 à 13 mois plus tard.

En conclusion, le nombre des stades libres est de 3 ; la durée du développement depuis la sortie du cocon jusqu'à la mue imaginaire est de l'ordre de 3 ans.

IV.3 - Durée de la vie adulte.

Au 2-12-85, les plus anciennes femelles sont en élevage depuis 4 ans ; sur les 10 femelles mises à l'origine en élevage, 3 seulement sont mortes et une a été tuée accidentellement ; la majorité des femelles restantes continuent à pondre ce qui est un argument pour les considérer comme des femelles en pleine période de maturité sexuelle et non proche du terme de leur vie.

En supposant que les 9 femelles mises en élevage représentent toutes les classes d'âge, leur petit nombre laissant cependant planer une incertitude, la durée de la vie adulte des femelles peut être estimée à 12 ans environ, puisque seulement 3/9 sont mortes naturellement en 4 ans.

V - CYCLE DE REPRODUCTION ET DE DEVELOPPEMENT

Le cycle vital de *Telema tenella* s'établit donc ainsi :

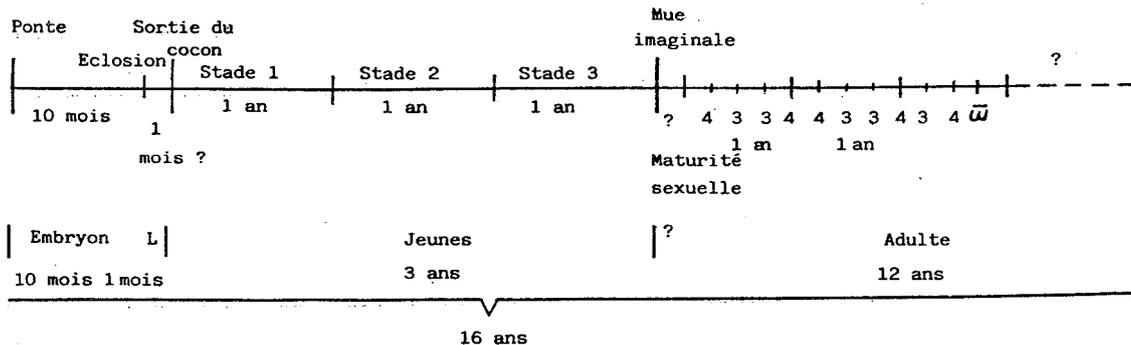


Fig. 3 - Représentation schématique du cycle vital de *Telema tenella*.

Le temps qui sépare la première ponte de la mue imaginaire c'est-à-dire la durée de la période qui conduit à la maturité sexuelle, reste indéterminé à ce jour.

En conclusion, *Telema tenella* met environ 4 ans pour devenir adulte (Ponte - Mue imaginaire) et semble avoir une espérance de vie de 16 ans.

VI - CARACTERES DISTINCTIFS DES STADES DE DEVELOPPEMENT

Dans le cocon, après l'éclosion ou juste à sa suite, le jeune effectue une mue, la seule avant qu'il ne sorte du cocon. Il y a donc un stade larvaire dans le cocon.

De ce fait, la formule de développement serait, en adoptant la terminologie de Max VACHON, (L) N₁ N₂ N₃ Ad.

VII - CONCLUSIONS ET STRATEGIES DE REPRODUCTION ET DE DEVELOPPEMENT CHEZ LES ARAIGNEES CAVERNICOLES

1 - *Telema tenella* montre des traits d'adaptation à la vie souterraine dont les plus marqués sont la lenteur de son développement embryonnaire et l'espérance de vie très longue.

2 - En revanche, elle est loin d'avoir atteint un degré de stratégie démographique K aussi avancé que celui qui caractérise les espèces troglobies les plus spécialisées. Elle pond, en effet, de 3 à 4 oeufs en moyenne à chaque ponte, ce qui infirme les données de la littérature lui attribuant la fabrication d'un oeuf unique à chaque ponte.

3 - L'absence de données sur les espèces peu évoluées des litières de forêts et des grottes des zones tropicales ne permet pas de déterminer si le petit nombre d'oeufs pondus est une caractéristique de la famille et s'il est dans ce cas lié à la petite taille de la femelle, ou s'il y a un certain degré de réduction de leur nombre par rapport à celui des espèces épigées des forêts tropicales.

4 - *Telema tenella*, comparée à l'Araignée cavernicole, *Leptoneta microphthalma* Simon, de taille légèrement supérieure et appartenant aux Leptonetidae, l'une des familles les plus voisines des Telemidae, élevée par S. DELEURANCE (1955), montre une adaptation à la vie souterraine bien plus prononcée. Chez *L. microphthalma*, le cocon renferme en effet un nombre plus élevé d'oeufs (de 4 à 10 ; X = 6 pour 20 pontes) ; sa fécondité est plus élevée, l'intervalle entre les pontes paraissant s'établir à 60 jours ; sa durée du développement embryonnaire est plus courte (150 jours environ pour la sortie du cocon, et 100 jours très approximativement pour l'éclosion dans le

cocon). Par ailleurs, chez les Araignées, la durée du cycle de développement et le type de croissance relative sont très différents selon le groupe considéré et la taille des adultes ; ils sont propres à des phylums, des genres et des familles (JUBERTHIE 1954, 1955) ; ces données montrent que la comparaison entre les Telemidae du genre *Telema* et les Leptonetidae du genre *Leptoneta* est justifiée ; a contrario, elles montrent qu'il est difficile, faute de documents et de revue générale, de déterminer dans quelle mesure les traits du cycle vital de *L. microphthalma* traduisent réellement une adaptation à la vie souterraine ainsi que S. DELEURANCE (1955), et A. VANDEL (1964) à sa suite, l'interprètent.

5 - De façon générale, les données sur les stratégies de reproduction et les stratégies démographiques des Araignées cavernicoles sont dispersées, souvent ponctuelles, et loin d'être représentatives des groupes fort nombreux qui ont colonisé les entrées et les parties profondes des grottes. Nous présentons un premier bilan, peut-être incomplet car des observations rapportées de façon accessoire dans des travaux essentiellement systématiques ont pu nous échapper.

Stratégies de reproduction. C'est FAGE (1931) qui a dégagé les grandes lignes des adaptations des Araignées à la vie souterraine au niveau de leur reproduction. Il écrit : "les oeufs contenus dans chaque cocon sont d'autant moins nombreux et d'autant plus volumineux qu'ils appartiennent à une espèce plus inféodée au milieu souterrain". Les trois observations qu'il cite à l'appui de cette conclusion sont les suivantes : le cocon de *Leptoneta vittata* de la forêt du Dom renferme de 6 à 8 oeufs, tandis que celui de *L. leucophthalma*, espèce strictement troglobie n'en renferme que 2, beaucoup plus gros ; la troisième se rapporte à *T. tenella*, qui, même rectifiée à 3-4 oeufs par cocon au lieu d'un seul, va dans le sens de l'interprétation de FAGE. En revanche, autant que l'on puisse en juger, *Leptoneta microphthalma* avec 4 à 10 oeufs par ponte ne semble pas présenter de réduction significative du nombre des oeufs. Un certain nombre de comparaisons entre espèces affines corroborent les conclusions de L. FAGE.

Chez les Linyphiidae cavernicoles, Araignées de très petite taille comme les Leptonetidae, POULSON (1977, 1981) a montré que *Phanetta subterranea* qui vit dans les entrées des grottes et qui est oculé pond de 4 à 7 oeufs petits, tandis qu'*Anthrobia mammothia*, anophthalme, qui vit exclusivement dans les parties profondes des grottes du Kentucky (U.S.A.), pond 1 seul gros oeuf, rarement deux. D'après PACKARD (1886) les *A. mammothia* déposent dans la Mamouth cave des cocons orbiculaires et aplatis renfermant de 2 à 5 oeufs, gros pour une si petite Araignée car ils mesurent 0,3 mm de diamètre, ce qui au nombre près va dans le même sens.

Dans la même famille, M. DUMITRESCU et M. GEORGESCU (1980) ont trouvé, chez *Centromerus albidus*, espèce troglophile à large répartition européenne et qui, en Roumanie, vit dans deux grottes de la Dobrogea à la lumière diffuse et dans la zone à température variable, un cocon avec 4 nymphes, qui renfermait donc à l'origine au moins 4 oeufs ; chez *Centromerus dacicus*, espèce anophthalme endémique des grottes de la région de Cloşani (Olténie) en Roumanie où elle vit dans les fissures et les niches des parois concrétionnées, les cocons ne contenaient que 2 ou 3 oeufs. Toujours chez les Linyphiidae, du tableau 7 de BOURNE (1977) il semble que l'on puisse déduire le nombre moyen d'oeufs par cocon des 2 espèces de *Porrhomma* qu'il a élevées. Chez *P. convescum*, pourvues d'yeux de taille moyenne et pigmentés, qui vit dans la première partie de la grotte de la Bouna (Ain, France), de 36 à 81 m de l'entrée dans la galerie horizontale largement ouverte sur l'extérieur, BOURNE a suivi 3 et 7 cocons et les oeufs correspondants soit 18 et 48 ; le nombre moyen d'oeufs par cocon serait donc de 6 et de 7. Chez *P. myos*, espèce à système oculaire instable allant des individus anophthalmes à des individus à 8 petits yeux pigmentés, qui vit plus profondément dans la même grotte, de 125 à 150 m de l'entrée, le nombre moyen d'oeufs, établi sur 2 lots de 4 cocons serait de 4 et de 5, traduisant une fécondité plus faible.

On peut également citer des données isolées, sans comparaison avec une espèce proche, qui ont l'intérêt de montrer des degrés divers dans les stratégies des espèces qui composent les biocénoses des grottes.

Chez les Micryphantidae, *Lessertiella dobrogea*, de longueur du corps un peu supérieure à 2 mm, endémique d'une grotte de Dobrogea en Roumanie, troglobie récent ayant probablement colonisé le milieu souterrain lors de l'établissement du climat de steppe pendant le quaternaire, élevée par M. GEORGESCU (1973), une femelle, en six mois peut déposer de 17 à 20 pontes renfermant de 8 à 14 oeufs, exception faites des dernières qui ne contenaient que 3 oeufs.

Chez une Lycosidae, *Adelocosa anops* Gertch 1973, anophtalme, connue d'une seule grotte de lave, la Kolao Cave de l'île de Kauai, aux Hawaï, un cocon, trouvé à 75 m à l'intérieur, contenait 14 larves.

A contrario, chez les Araneidae et Nestidae de taille grande ou moyenne inféodés aux entrées de grottes, à la zone intermédiaire, ou parfois à la profonde, et pratiquement sans modifications morphologiques pouvant être reliées à la vie souterraine, le nombre des oeufs reste très élevé, traduisant un effort de reproduction important et une stratégie de type r. C'est ainsi que l'Araignée troglophile *Meta menardi*, de taille relativement grande (15 à 20 mm) qui tisse des toiles orbiculaires dans les entrées de grottes, les caves, les galeries de carrières, fabrique de très gros cocons qui renferment de 200 à 300 oeufs (DEROUET-DRESCO 1960). De même, chez des Nesticidae de Roumanie, les cocons de *Nesticus fodinarum*, espèce oculée, trouvés à une dizaine de mètres de l'entrée de la Pesteră din Corn renfermaient l'un 103 oeufs, l'autre 63 prélarves, et un cocon de *Nesticus biror*, espèce oculée, trouvé dans la Vadul Crisului suspendu à la toile dans une niche à 100 m de l'entrée renfermait 103 oeufs de 0,45 mm (M. DUMITRESCU, 1980). Chez *Nesticus pallidus* Emerton, oculé, et qui vit sur les stalactites à l'obscurité dans la Fountain Cave en Virginie, PACKARD a récolté un cocon avec 30 à 40 jeunes.

En conclusion dans les entrées des grottes et la zone intermédiaire, parfois au début de zone totalement obscure, les Araignées troglaphiles oculées, peu modifiées, qui y vivent, se nourrissant le plus souvent de la faune pariétale, présentent un effort de reproduction important et une stratégie de type r. Les *Meta* et les *Nesticus* sont de bons exemples.

Chez les Araignées troglobies de la partie profonde des grottes, les quelques comparaisons faites avec des proches parents épigés montrent qu'elles présentent une diminution de l'effort de reproduction. Cette conclusion est renforcée par le fait que de petites espèces épigées (Linyphiidae, Therididae), du même ordre de grandeur de taille que les Leptonètes, les Linyphiides et les Micryphantides, pondent un nombre nettement plus élevé d'oeufs, de 20 à 40 par cocons (JUBERTHIE, 1954).

Les cas d'augmentation de la taille des oeufs chez les Araignées troglobies se résument à deux, observés chez les couples suivants : *Leptoneta vittata* - *L. leucophthalma* ; *Phanetta subterranea* - *Anthrobia mammouthia*.

Sous réserve du peu d'espèces étudiées, il ne semble pas que les Araignées souterraines aient un degré aussi prononcé de réduction du nombre des oeufs et d'augmentation corrélative de leur taille que celui des Coléoptères Bathysciinae troglobies. Ceci s'accorde avec l'opinion formulée par BRIGNOLI en 1980 selon laquelle la majorité des Araignées souterraines paléarctiques sont des troglobies récents encore étroitement liées à des formes qui vivent aujourd'hui à l'extérieur dans les mêmes régions.

Nombre de mues et de nymphes. Le nombre des mues et des stades nymphaux, qui séparent la sortie du cocon de l'adulte, est très directement lié à la taille de l'adulte chez les Araignées Aranéomorphes épigées, et les variations selon les familles, les genres ou les espèces portent sur une mue en plus ou en moins. Chez les Linyphiidae épigées et cavernicoles leur nombre est identique, 4 pour celles qui ont été étudiées, chiffre identique chez les Theridides épigées de même taille. Le nombre de stades réduit à 3 chez *T. tenella* découle plutôt de la très petite taille de l'Araignée que d'une quelconque adaptation à la vie souterraine.

Ralentissement du cycle vital. Le ralentissement du cycle vital est certainement le phénomène le plus caractéristique de l'adaptation des Araignées au mode de vie

souterrain.

L'allongement de la durée du développement embryonnaire a été observé dans tous les cas étudiés : *P. myops* dans le couple *Porrhomma convexum* (57 j contre 31 à 15°-20°C), entre *A. mammothia* et *P. subterranea* (3,5 mois contre 2,5) dans le trio *L. dobrogica* troglobie, *A. subitanea* troglophile et *D. cristatus* épigé (30, 21 et 14 j respectivement) ; il atteint une durée exceptionnelle chez *Telema tenella* (10 mois en moyenne). Le ralentissement du développement post-embryonnaire se calque sur le précédent ; par exemple 4 mois, 3 mois, 2,5 mois pour le trio d'espèces précédentes. Il atteint ses records chez *Telema* avec 3 ans dans un groupe de familles où la mue annuelle et une longue durée de développement sont inconnues chez les épigées. Le cycle vital présente donc un ralentissement chez les Araignées troglobies.

D'après L. DRESCO-DEROUET (1960), le ralentissement du cycle vital apparaîtrait tôt lors du processus de colonisation des grottes par les Araignées. En effet, l'Araignée troglophile *Meta menardi* présente un cycle de développement qui dure de 15 à 20 mois. D'après l'auteur ce cycle serait plus long que celui des espèces épigées, malheureusement la comparaison est faite avec *Nephila madagascariensis* de Madagascar, espèce à femelle énorme, sans aucune parenté avec *Meta*. Pour être bien assise, la comparaison aurait dû être faite avec *Meta segmentata* ou *Meta mengei* qui vivent dans les buissons. L'interprétation est, cependant, crédible car les Araignées Aragogidae, auxquelles appartient *Meta*, ont un cycle annuel (JUBERTHIE 1955).

Quant à la durée de la vie adulte, une seule comparaison est solide ; chez *A. mammothia* elle dure de 4 à 5 ans, contre 9 mois chez *P. subterranea*. L'espérance de vie de *Telema tenella*, 16 ans, est tout à fait exceptionnelle.

Réduction des dépenses énergétiques. D'après POULSON (1980), les stratégies développées par les Araignées troglobies tendent à économiser l'énergie ; elles investissent moins dans les parties inertes (revêtement chitineux du corps et des appendices, enveloppes des oeufs). Ceci se traduit chez *Anthrobia* par une diminution du poids des enveloppes de l'oeuf (0,15 mg), par comparaison à *Phanetta* (0,30 mg) et une réduction du nombre des enveloppes de 3 à 1.

Diminution de la prédation. D'après POULSON la prédation sur les *Anthrobia* est réduite du fait que cette Araignée troglobie tisse sa toile hors des zones à haute densité de prédateurs Carabiques, qu'elle ne migre pas vers les zones à haute densité de proies qui attirent les prédateurs, et qu'elle se déplace peu.

Les conclusions que POULSON (1980) a tirées de l'étude du couple *Phanetta - Anthrobia* s'appliquent aux autres Araignées troglophiles et troglobies. Selon ces conclusions, les Araignées troglophiles des entrées de grottes et de la zone intermédiaire des grottes sont des stratèges r qui réalisent plus ou moins leur potentialité r selon les conditions du milieu ; ces stratèges r ont une flexibilité reproductive, démographique et comportementale qui leur permet de s'adapter rapidement aux variations de ressources de l'environnement ; ils augmentent leur taux de reproduction (nombre d'oeufs, nombre de pontes) en période d'abondance, en allant chercher les proies et en capitalisant une augmentation locale et temporelle de ces dernières ; les femelles maximalisent la reproduction au meilleur moment, lors de la période d'abondance saisonnière, au cours de leur vie adulte qui est égale ou inférieure à 1 an. Au contraire, chez les Araignées troglobies, les besoins énergétiques sont plus faibles, en relation avec un métabolisme de base plus bas les pontes et les oeufs sont moins nombreux et étalés sur toute l'année ; ces Araignées présentent une flexibilité démographique très faible.

Les conséquences génétiques et les conséquences sur les potentialités de genèse des espèces sont importantes. En effet, la flexibilité phénotypique des Araignées troglophiles leur permet de s'adapter à un grand éventail de changement des conditions écologiques sans qu'une différenciation génétique soit nécessaire ; leurs possibilités élevées de migration et leur flexibilité phénotypique réduisent les chances de différenciation génétique locale.

Au contraire, chez les Araignées troglobies, telles qu'*Anthrobia*, *Telema*, *L.*

leucophthalma, la faible mobilité, la très faible flexibilité reproductive, la faiblesse des effectifs des dèmes, accroissent les chances de différenciation génétique locale qui peut atteindre le niveau de l'espèce.

RESUME

L'élevage de *Telema tenella* durant quatre années dans la grotte-laboratoire de Moulis a permis de décrire la fécondité, le cycle vital et sa durée, et d'estimer la durée de la vie des adultes. Le développement embryonnaire dure 11 mois, le développement post-embryonnaire 3 ans, et la durée de la vie adulte des femelles est estimée à 12 ans. La durée du développement embryonnaire est la plus longue parmi celles qui ont été décrites chez les Invertébrés troglobies ; la ponte renferme en moyenne de 3 à 4 oeufs, contrairement aux données de la littérature qui attribuaient à cette espèce 1 seul oeuf dans le cocon. Cette espèce présente donc des traits biologiques, caractéristiques des troglobies et que l'on peut décrire comme une stratégie démographique de type K moyennement avancée ; ce n'est donc pas un cavernicole ultra-évolué à ce point de vue.

SUMMARY

Rearing of several males and females of *Telema tenella* in the Laboratory cave of Moulis conduced to record data on life-cycle, fecundity, speed of embryonic, post-embryonic development, and length of adult life. Female lays 3 or 4 eggs in the cocoon ; the embryonic development length is 11 month, and the time interval between egg hatches and the maturity moult is 3 years ; female has an expectation of life of 12 years in captivity. The young moults three times.

BIBLIOGRAPHIE

- BAERT, L. - 1980 - Spiders (Araneae) from Papua New Guinea I. *Jocquella leopoldi* gen. n., sp.n. (Telemidae). Bull. Brit. Arachnol. Soc., 5 (1), p. 16-19.
- BONARIC, J.C. et C. JUBERTHIE - 1983 - Le système neuroendocrine rétro-cérébral et la "glande de mue" chez l'araignée cavernicole *Telema tenella* (Telemidae). Mém. Biospéol., X, p. 427-437.
- BOURNE, J.D. - 1977 - Contribution à l'étude du genre *Porrhomma* (Araneae, Linyphiidae). Caractères morphologiques, biométrie et écologie au niveau des populations de *P. convexum* (Westriny) et *P. myops* (Simon). Bull. Soc. Entomol. Suisse, 50, p. 153-165.
- BRIGNOLI, P.M. - 1973 - I Telemidae, una famiglia di ragni nuova per il continente americano. *Fragm. entomol.*, 8, p. 247-263.
- BRIGNOLI, P.M. - 1977 - Two new spiders from Sumatra. *Zoöl. Meded.*, 50, p. 221-229.
- BRIGNOLI, P.M. - 1978 - A few notes on a remarkable South African troglobitic spider, *Gangoderces lewisi* Harington, 1951. *Revue suisse Zool.*, 85, p. 111-114.
- BRIGNOLI, P.M. - 1980 - Araneae Telemidae et Ochyroceratidae in "Contributions à l'étude de la faune terrestre des îles granitiques de l'archipel des Seychelles". *Revue Zool. afr.*, 94, 2, p. 380-386.
- BRIGNOLI, P.M. - 1980 - Sur *Usofila pecki* n. sp. Araignée cavernicole de la Nouvelle-Calédonie (Araneae, Telemidae). *Revue Suisse Zool.*, 87, 2, p. 605-609.
- BRIGNOLI, P.M. - 1980 - La valeur biogéographique des Araignées cavernicoles. 8e Intern. Arachnol. Congr., Wien, p. 427-432.
- CHAMBERLIN, R.V. et W. IVIE - 1942 - A hundred new species of American spiders. *Bull. Univ. Utah biol. Ser.* 32, 13, p. 3-82.
- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, C. - 1971 - La vie dans les grottes - "Que Sais-je".

- Le point des Connaissances Actuelles. Presses Universitaires de France.
- DELEURANCE, S. - 1955 - Sur la biologie de *Leptoneta microphthalma* Simon. C. R. Acad. Sci. Paris, 241, p. 1865-1867.
- DRESCO-DEROUET, L. - 1960 - Etude biologique de quelques espèces d'Araignées lucicoles et troglaphiles. Archiv. Zool. expér. et Gén., 61, p. 271-354.
- DUMITRESCU, M. - 1980 - La monographie des représentants du genre *Nesticus* des grottes de Roumanie. IIe note. Trav. Inst. Spéol. "Emil Racovitza", 19, p. 77-101.
- DUMITRESCU, M. et M. GEORGESCU - 1980 - Quelques espèces du genre *Centromerus* (Araneae, Linyphiidae) trouvées en Roumanie. Trav. Inst. Spéol. "Emile Racovitza", 19, p. 103-123.
- ELLIOT, W., RUDOLPH, D.G., REDELL, J. et T. BRIGGS - 1985 - The cave fauna of California. N.S.S. Conv. Frankfort. (Sous-presse).
- EMERIT, M. - 1981 - Sur quelques formations tégumentaires de la patte de *Telema tenella* (Araignée Telemidae) observées au microscope électronique à balayage. Atti Soc. tosc. Sci. nat., Mém., sér. B, 88 suppl., p. 45-52.
- EMERIT, M. et C. JUBERTHIE - 1983 - Mise en évidence d'un équipement pluricellulaire tégumentaire sur la patte d'une araignée cavernicole : *Telema tenella* (Telemidae). Mém. Biospéol., X, p. 407-411.
- FAGE, L. - 1913 - Etudes sur les araignées cavernicoles II. Révision des Leptonetidae. Biospeologica XXIX. Arch. Zool. exp. gén., 5ème ser., X, p. 479-576.
- FAGE, L. - 1921 - Sur quelques araignées apneumones. C. R. Acad. Sci., Paris, 172, p. 620-622.
- FAGE, L. - 1931 - Araneae. 5e sér. précédée d'un essai sur l'évolution souterraine et son déterminisme. Biospeologica LV. Arch. Zool. exp. gén., 71, p. 99-291.
- GEORGESCU, M. - 1973 - Le développement post-embryonnaire de l'espèce cavernicole *Lessertiella dobrogica* Dumitrescu et Miller (Araneida, Micriphantidae). Trav. Inst. Spéol. "Emil Racovitza", 12, p. 63-73.
- GERTSCH, W.J. - 1973 - The cavernicolous fauna of Hawaiian Lava Tubes, 3. Araneae (Spiders). Pacific Insects, 15, 1, p. 163-180.
- GERTSCH, W.J. - 1973 - A report on Cave Spiders from Mexico and Central America. Assoc. Mex. Cav. Stud., 5, p. 141-163.
- JEANNEL, R. - 1926 - Faune cavernicole de la France, avec une étude des conditions d'existence dans le domaine souterrain. Lechevalier Ed., Paris.
- JEANNEL, R. - 1943 - Les Fossiles vivants des cavernes. Gallimard., Paris, 321 pp.
- JEANNEL, R. et E. G. RACOVITZA - 1908 - Enumération des grottes visitées, 1906-1907 (2ème sér.). Biospeologica VI. Arch. Zool. exp. gén., 4ème sér., 8, p. 327-414.
- JUBERTHIE, C. - 1954 - Sur le cycle biologique des Araignées. Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, 89, 3-4, p. 299-318.
- JUBERTHIE, C. - 1955 - Sur la croissance post-embryonnaire des Aranéides : croissance linéaire du corps et dysharmonies de croissance des appendices. Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, 90, p. 83-102.
- JUBERTHIE, C. et A. LOPEZ - 1980 - A propos du spermatophore et des sphérocristaux de l'araignée *Telema tenella* (Telemidae) : quelques données ultrastructurales. C. R. 5ème Coll. Arachnol. Barcelona, IX, 1979, p. 111-118.
- JUBERTHIE, C., A. LOPEZ et J. KOVOOR - 1981 - Spermiogenesis and Spermatophore in *Telema tenella* Simon (Araneae : Telemidae) - An ultrastructural study. Intern. J. Invert. Reprod. 3, p. 181-191.
- JUBERTHIE-JUPEAU, L. - 1975 - La ponte d'un Crustacé Décapode souterrain : cycle saisonnier et influence biologique. Ann. Spéol., 30, 1, p. 167-171.

- KOVOOR, J. et A. LOPEZ - 1983 - Structure et ultrastructure de l'appareil séricigène chez *Telema tenella* Simon (Araneae : Telemidae). Mém. Biospéol., X, p. 419-425.
- LOPEZ, A. - 1977 - Sur un nouveau mode de reproduction chez les Araignées : existence de spermatophores chez *Telema tenella* Simon 1882 (Telemidae). Bull. Soc. Zool. France, 102 (3), p. 261-266.
- LOPEZ, A. et H. SALVAYRE - 1977 - L'araignée cavernicole pyrénéenne *Telema tenella* Simon et son habitat. Bull. Soc. Et. Sci. nat. Béziers, NS, IV (45), 1976, p. 17-26.
- LOPEZ, A. et L. JUBERTHIE-JUPEAU - 1983 - Ultrastructure de la spermathèque chez *Telema tenella* Simon (Araneae, Telemidae). Mém. Biospéol., X, p. 413-418.
- LOPEZ, A., JUBERTHIE-JUPEAU, L. et J. C. BONARIC - 1983 - Structure et ultrastructure des glandes coxales chez *Telema tenella* Simon (Araneae : Telemidae). Mém. Biospéol., X, p. 433-437.
- LOPEZ, A. - 1982-1983 - Etat de nos connaissances sur l'Araignée souterraine *Telema tenella* Simon (Telemidae) "Fossile vivant" du Canigou. Bull. Soc. Et. Sci. Nat. Béziers N.S., IX (50), 1982-83, p. 20-28.
- MARX, G. - 1891 - A contribution to the knowledge of North American spiders. Proc. ent. Soc. Wash., 2, p. 28-37.
- PACKARD, A.S. - 1886 - The cave fauna of North America, with remarks on the Anatomy of the brain and origin of the blind species. Mem. Nat. Acad. Sc. Washington, 4, p. 3-156, 27 Pl.
- POULSON, T.L. - 1977 - A tale of two Spiders. Cave Res. Found. Annual Report. 8 pp.
- POULSON, T.L. - 1981 - Variations in Life History of Linyphiid Cave Spiders. Proc. 8e Int. Congr. Speleol., 1-2, p. 60-62.
- SAARISTO, M.I. - 1978 - Spiders from the Seychelle islands, with notes on taxonomy. Anns zool. fenn., 15, p. 99-126.
- SIMON, E. - 1882 - Etudes arachnologiques. 13ème mémoire. Ann. Soc. ent. Fr. (6) 2, p. 201-240.
- VANDEL, A. - 1964 - Biospéologie. Gauthiers-Villar Ed., Paris, 619 pp.
- YAGINUMA, T. - 1973 - Occurrence of a Telemid spider in Japan. Bull. biogeogr. Soc. Japan, 29, p. 17-27.