

C.R. Col. Arachnologie Fr., Les Eyzies, 1976

QUELQUES REFLEXIONS SUR LA TRICHOBOTHRIOTAXIE
DES ARANEIDES.

par

Michel EMERIT

-o-o-o-o-

Il est prématuré de donner, même de façon partielle, une synthèse du développement trichobothriotaxique des Aranéides. Trop peu de groupes sont connus à ce sujet, en particulier de nombreuses familles de Mygalomorphes, de Cribellates et d'Haplogynes. Nous nous contenterons ici de soulever quelques problèmes, en essayant de lier entre elles des connaissances encore fractionnaires par une hypothèse de travail.

Que pouvons nous d'abord tirer, sur le plan de la trichobothriotaxie, de l'examen des trichobothries au microscope électronique à balayage ? Outre qu'il n'est plus possible de les confondre, comme cela se passe quelquefois en microscopie photonique, avec des poils chémiorécepteurs (8), les sculptures de leur cupule permettent de leur donner un âge et une orientation (fig. 10).

C'est ainsi que les cupules de beaucoup d'Araneidae et des Archaeidae, largement épanouies, s'orientent de plusieurs replis formant des auréoles excentrées, dont le nombre s'accroît avec l'ancienneté de la trichobothrie (10) : il est d'autant plus grand que

celle-ci est apparue plus précocement au cours du développement postembryonnaire.

Par ailleurs, ces auréoles présentent des éléments de disymétrie (^a) grâce auxquels il est possible de donner une orientation à la cupule et de repérer ainsi la direction de l'induction trichobothriotaxique (^b). Chez Pisaura mirabilis, où une disymétrie de la muraille externe de l'embase cupulaire permet d'arriver au même résultat, tous les organites d'un même groupe ont la même orientation (fig.9). Nous avons donné en 1975 le nom de "territoires" à ces groupes de trichobothries, qui sont issues les unes des autres à partir d'une trichobothrie initiale (ou trichobothrie pilote, la seule à exister au stade 1 nymphal (6,7)).

Le déterminisme de l'apparition et de l'enrichissement des territoires tout au long du développement postembryonnaire est maintenant bien connu chez quelques Araignées : deux Araneidae (Gasteracantha versicolor) (4) (Nephila madagascariensis) (5), une Pisauride (Pisaura mirabilis) (1, 6, 7), une Liphistiide

(^a) observables aussi chez des Hahniidae, des Dictynidae, des Clubionidae (11, planche 3) (12, figures 3 à 8).

(^b) à rapprocher du travail de P. CALS (3) qui vient de mettre en évidence sur les appendices d'un Iso-pode et d'un Dictyoptère des champs morphogénétiques polarisés, à partir de l'orientation de structures cuticulaires sécrétées par les cellules épidermiques.

(Heptathela kimurai) (14), un Pholcide (Pholcus phalangioides) (15), enfin une Mygale (Nemesia caementaria) (2). Nous y ajouterons ici les résultats encore inédits obtenus à partir de l'élevage complet d'un Cribellate (Filistata insidiatrix, Filistatidae), et des observations, également inédites, d'appendices d'Araignées âgées appartenant à un certain nombre de familles.

Chez les Gastéracanthes (4), les trichobothries, présentes sur le tibia et le basitarse, mais absentes du tarse, sont disposées sur chaque article en deux territoires situés en position latéro-dorsale de part et d'autre de l'axe médio-dorsal de la patte (fig. 1). Ces territoires s'enrichissent de stade en stade en mécanorécepteurs nouveaux par leur partie proximale. L'un des territoires tibiaux s'étale latéralement pour former un damier de trichobothries, l'autre s'étire le long de l'article en une seule rangée de mécanorécepteurs et tend distalement à se rapprocher de la ligne médio-dorsale.

Chez Pisaura mirabilis (6), ou même les tarses sont pourvus de trichobothries, il existe sur le tibia, de part et d'autre de l'axe médio-dorsal, deux territoires, un distal et un proximal (fig. 2), qui s'enrichissent par leur base, mais aussi par des intercalations de trichobothries nouvelles au sein de lignes préexistantes (ce que nous avons appelé "mode intercalaire"). Cette disposition se retrouve, simplifiée, dans le tarse, qui s'enrichit toutefois suivant un mode uniquement basal. Quant au basitarse, il ne porte qu'une ligne impaire médio-dorsale de trichobothries, s'enrichissant par une combinaison des deux modes. Nous avons interprété cette dernière disposition comme étant une imparité secondaire (rejet en ligne dorsale d'une formation paire), ce qui pourrait

être contesté à la lueur de ce que nous allons voir maintenant chez Filistata insidiatrix (fig. 4). Ici, tibia et basitarse portent chacun, en tout et pour tout une ligne médio-dorsale de trichobothries, ligne qui est issue d'une trichobothrie pilote apparue au stade 1 nymphal, et s'enrichit par mode basal. Aucune trace de formations paires. On peut alors se demander si le territoire dorsal des Pisaires n'aurait pas une existence réelle (nous pourrions le désigner par le sigle "D" dans une nomenclature trichobothriotaxique récemment proposée pour ce groupe) (7).

L'observation d'adultes appartenant à un certain nombre de familles montre qu'une trichobothriotaxie de type Pisaure est très répandue chez les Araignées. On la trouve en effet chez des Mygales (Nemesia) (fig. 3), des Oecobiidae (Oecobius), des Drassides (Drassodes), Philodromides (Philodromus), Pholcides (Pholcus), Lycosides (Lycosa, Pardosa).

Intermédiaire entre les types Pisaure et Filistate, se trouve ce que nous nommerons le type Salticide, caractérisé par un tibia à trichobothriotaxie paire, alors que le basitarse et le tarse ne portent chacun qu'une ligne dorsale de trichobothries : appartiennent à ce type, outre les Salticides, les Thomisides (Thomisus), Agélénides (Agelena), Oxyopides (Oxyopes). Les Mygales de la famille des Dipluridae appartenant au genre Hexathele et étudiées par R.J. RAVEN sont selon les espèces, tantôt du type Pisaure, tantôt du type Salticide (13).

Certaines dispositions tarsales nous amènent à réfléchir sur les relations qui peuvent exister entre territoire dorsal et territoires latéraux. La convergence vers la base de l'article, en forme de "V", des deux lignes latérales de trichobothries tarsales

chez les Pisaires et les Mygales du genre Nemesia laisse supposer que phylogénétiquement, un territoire dorsal provient de la confluence de territoires latéraux qui se déplacent en position dorsale. Il serait donc, non primitif, mais très évolué. Il existe d'ailleurs chez les Olios (Eusparassidae) une disposition tarsale (fig. 5) intermédiaire entre les types Pisaure et Salticide : une formation en "Y", la hampe du Y étant constituée par plusieurs trichobothries alignées suivant l'axe médio-dorsal de l'article.

Toutefois, d'autres observations semblent contredire cette hypothèse, "hoc opus, hic labor est!" chez les Selenops (Selenopidae), qui sont voisins des Eusparassidae, la ligne dorsale de trichobothries formant la hampe du "Y" se prolonge entre les deux branches de celui-ci vers l'apex de l'article (fig. 6). Chez les Scytodes (Scytodidae), le basitarse et le tarse ne portent à leur extrémité distale qu'une seule trichobothrie, qui est en position médio-dorsale (fig. 8). Or, cette trichobothrie impaire existe aussi à l'extrémité du tibia, en plus des formations paires classiques (fig. 7).

L'observation des adultes ne suffit pas. Il serait dans tous les cas important pour éviter toute équivoque, d'obtenir le début du développement post-embryonnaire pour repérer les trichobothries pilotes qui y apparaissent et par voie de conséquence, déterminer le nombre exact de territoires d'un article. Nous ne faisons ici que reprendre une idée de A. HOLM (9) qui, en 1940, a proposé une phylogénie des Araignées fondée sur la trichobothriotaxie des premières nymphes, mais sans dégager la notion de territoire.

Conclusion.

Les observations faites montrent qu'on ne peut avoir aucune idée de la phylogénie de la tricho-

bothriotaxie par l'examen d'Araignées "archaïques" (ou prétendues telles) : le développement de l'appareil mécanorécepteur des Mygales évoque sur ce point celui des Pisaires, mais il est assez différent de celui des Filistates, qui sont pourtant les Labidognathes les plus proches des Mygales.

Un Liphistiomorphe (Heptathela kimurai), dont une partie du développement a été étudié par M. VACHON (14) mérite une mention spéciale : son absence de trichobothriotaxie tibiale que l'on ne retrouve pour le moment chez aucune autre Araignée, et la présence de trichobothries au tarse du pédipalpe doivent être des caractères archaïques. Cette dernière disposition existe d'ailleurs chez certaines Mygales (13). L'autre pôle de cette évolution est représenté par les Tetragnathidae (et des Uloboridae) qui présentent des trichobothries fémorales ! Un autre caractère d'Heptathela l'éloigne du type représenté par Nemesia : la parité de la trichobothriotaxie, tant sur le basitarse que sur le tarse, parité que nous avons retrouvé sur des Liphistius desultor âgés.

Les Lephistiides mis à part, il existe vraisemblablement au moins une double évolution de la trichobothriotaxie des Araignées : la super-famille des Araneoidea a réalisé un type entièrement pair, au tibia et au basitarse. Toutes les autres Araignées connues à ce sujet ont une trichobothriotaxie du basitarse construite sur le mode impair, avec réalisation progressive de l'imparité dans le tibia et le tarse qui, contrairement à celui des Araneoidea, est, sauf exception, pourvu de trichobothries.

Laboratoire de Zoologie II
Université des Sciences
34000-MONTPELLIER.

BIBLIOGRAPHIE.

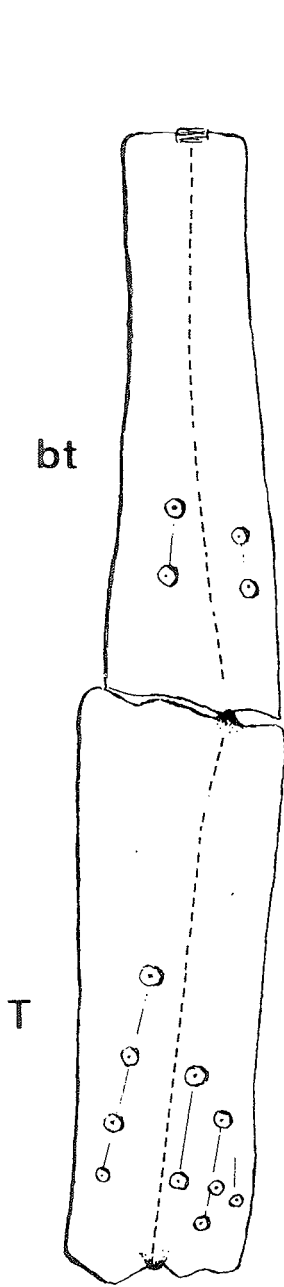
=====

- (1) - BONARIC, J.C., 1975.- Utilisation des barèmes trichobothriotaxiques comme critère d'âge chez Pisaura mirabilis Cl. (Araneae, Pisauridae). Ann.Sci.nat., Zool.Bio.anim., 12, 17, 4: 521-534.
- (2) - BUCHLI, H.H.R., 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.
- (3) - CALS, P., 1974.- Mise en évidence, par le microscope électronique à balayage, de champs morphogénétiques polarisés, exprimés par les cellules épidermiques normales dans l'appendice locomoteur des Arthropodes. C.R.Acad.Sci., D, 279, 8: 663-666.
- (4) - EMERIT, M., 1972.- Le développement des Gastéranthes (Aranéides, Argiopidae). Une contribution à l'étude de la morphogénèse de l'appendice arachnidien. Bull.Mus.roy.Afr.cent.Tervuren, 195: 1-103.
- (5) - EMERIT, M., 1974.- Observations sur la trichobothriotaxie des Néphiles. Bull.Mus.nat.Hist.nat 3, 260, Zool. 182 : 1613-1626.
- (6) - EMERIT, M., BONARIC, J.C., 1975.- Notion de territoires trichobothriotaxiques et leur évolution au cours du développement postembryonnaire de Pisaura mirabilis (Araneae, Pisauridae). Proc. 6th. intern. arachnol.Congr. Amsterdam, 1974 : 187-190.

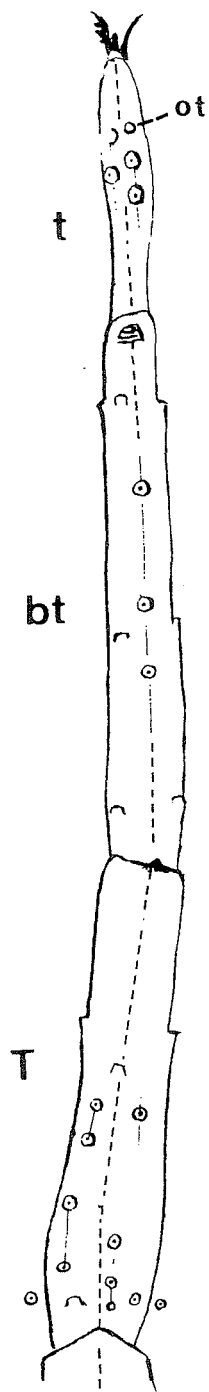
- (7) - EMERIT, M., BONARIC, J.C., 1975.- Contribution à l'étude du développement de l'appareil mécano-récepteur des Araignées : la trichobothriotaxie des Araignées de Pisaura mirabilis Cl. (Araneae Pisauridae). Zool. Jb., Anat., 94 : 358-374.
- (8) - FOELIX, R.F., CHU-WANG, I.W., 1973.- The morphology of Spiders sensilla. I. Mechanoreceptors. II. Chemoreceptors. Tissue and Cells, 5 : 451-478.
- (9) - HOLM, A., 1940.- Studien über die Entwicklung und Entwickelungsbiologie der Spinnen. Zool. Bidr. Uppsala, 19 : 1-214.
- (10) - LEHTINEN, P.T., 1975.- Notes on the phylogenetic classification of Araneae. Proc. 6th. internat. arachnol. Congr., Amsterdam 1974 : 26-29, 3pls.
- (11) - PLATNICK, N.I., 1975.- A revision of the south american Spider genus Trachelopachys (Araneae, Clubionidae). Amer. mus. Novit., 2589 : 1-25.
- (12) - RAVEN, R.J., 1976.- A new Spider of the genus Hexathele, Ausserer (Dipluridae: Mygalomorphae) from Australia. Proc. Roy. Soc. Queensl., 87: 53-61.
- (13) - VACHON, M., 1958.- Contribution à l'étude du développement postembryonnaire des Araignées. 2^e note. Orthognathes. Bull. Soc. Zool. Fr., 83: 429-461.
- (14) - VACHON, M., 1965.- Contribution à l'étude du développement postembryonnaire des Araignées. Troisième note. Pholcus phalangioides (Füssl.) (Pholcidae). Bull. Soc. Zool. Fr., 90, 5-6: 607-620.

Fig.9 : Trichobothriotaxie de Pisaura mirabilis (Pisauridae) : une partie du territoire AT du tibia de la P4 droite, avec les trichobothries 3AT3 (T), 5AT4, 7AT5, 10AT6 (pour la nomenclature, voir (7)). (Grossissement : 960x).

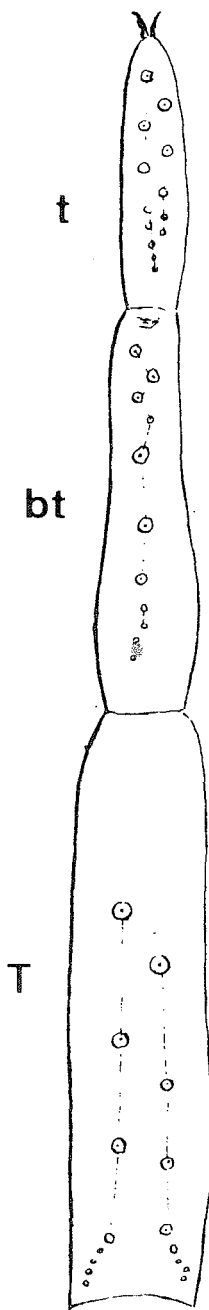
Fig.10: La trichobothrie 4AS2 (T) de Pisaura mirabilis montrant l'élément de dissymétrie de sa cupule. En bas du cliché, un poil chémiorécepteur (C).



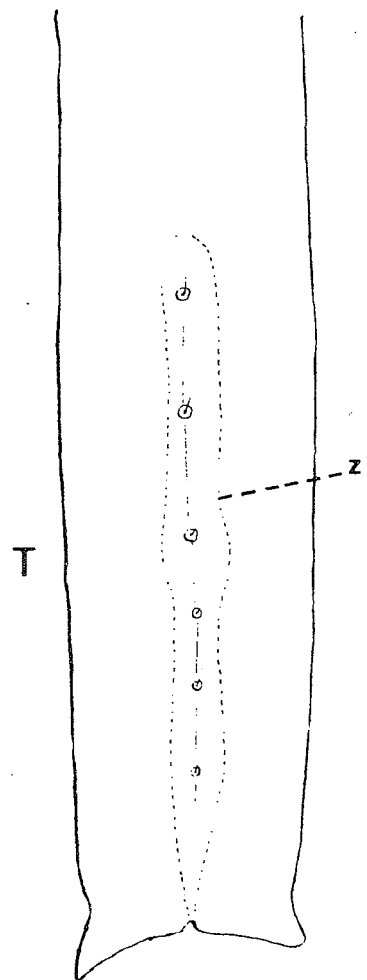
1



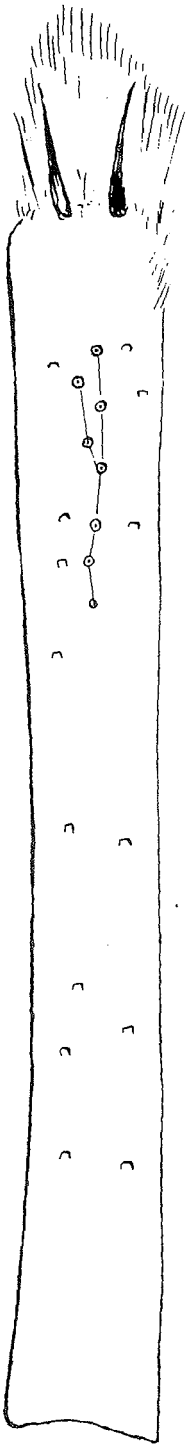
2



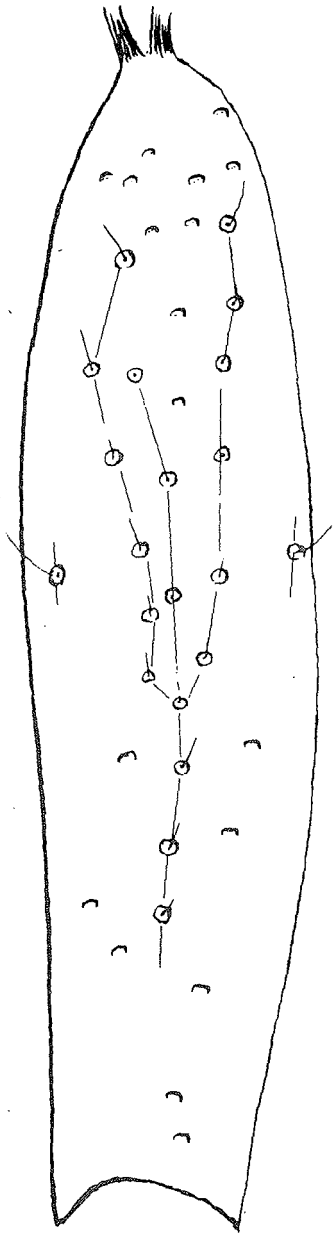
3



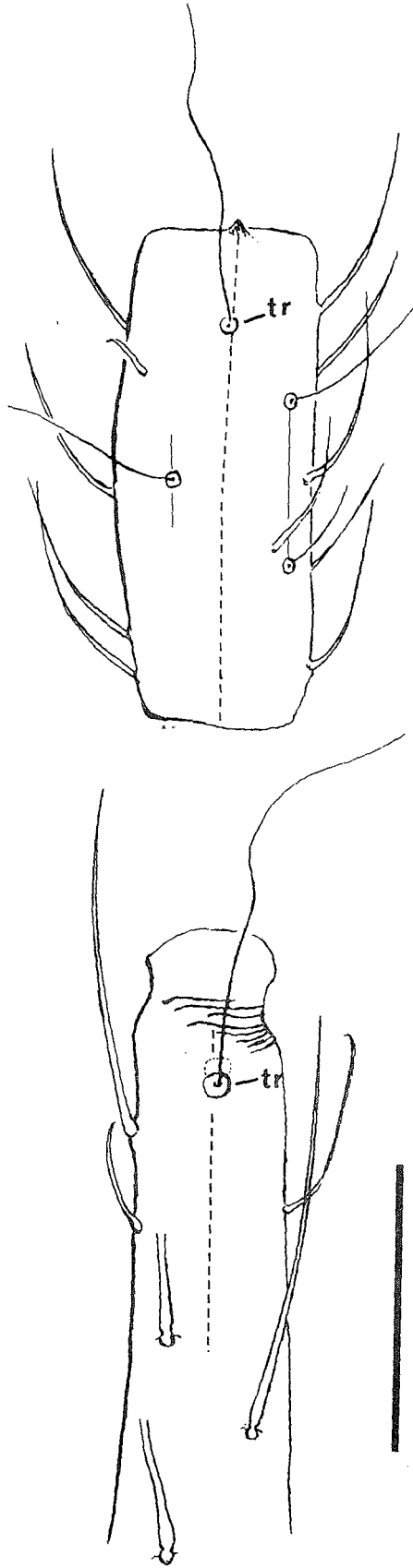
4



5



6



7

8



DISCUSSION.

Mr. P. BLANDIN :

- Y-aurait-il une relation entre les dispositions trichobothriotaxiques et le mode de vie : sédentaire (toile irrégulière ou toile géométrique) ou errante ?

Mr. M. EMERIT :

- Il se pourrait bien, puisqu'une trichobothriotaxie de type pair se trouve chez les Araneoidae, que cette disposition soit conservée par une vie sur des toiles (géométriques ou non), la plupart des messages vibratoires parvenant directement aux griffes tarsales par l'intermédiaire de fils. Par contre chez les Araignées errantes, ces messages sont constitués surtout par des mouvements d'air dans la détection desquels les trichobothries jouent un rôle essentiel. Il faut s'attendre à une trichobothriotaxie de type plus élaboré, évoluant vers une imparité progressive, sans que l'on sache la raison d'être de cette nouvelle disposition.

Mr. C. JUBERTHIE :

- Les trichobothries des Araignées ont-elles toutes la même morphologie ? L'une de vos photographies au microscope électronique à balayage montre que la cupule n'est pas sphérique mais ovoïde et orientée selon l'axe d'un champ morphogénétique ; des trichobothries de ce type pourraient renseigner l'animal sur le sens des déplacements d'air. Avez-vous observé une relation entre l'équipement ou la morphologie des trichobothries et le mode de vie ?

Mr. M. EMERIT :

- Si toutes les trichobothries des Araignées

peuvent être rattachées à un modèle structural commun, elles présentent par contre une grande variété d'ornementations de la cupule et des soies (P.T. LEHTINEN, PLATNICK, M. EMERIT). Faute d'une quantité suffisante de documents, il n'est pas encore possible de tenter d'établir une corrélation entre l'aspect des trichobothries des Araignées et leur mode de vie, ou leur position systématique. Par ailleurs, si les bourrelets des cupules, elles-mêmes non sphériques, mais plus ou moins ovoïdes, tendent à s'organiser suivant une symétrie bilatérale, on ne sait toutefois pas si ces replis jouent un rôle dans la détection spatiale des déplacements d'air. Par contre, on sait que le sens des déplacements de la soie, transmis par la base de son radix, est noté par le jeu des tensions exercées sur plusieurs terminaisons neuronales de la trichobothrie (P. GORNER, 1965).

Mr. G. MOREL :

- Qu'en est-il de l'innervation des territoires trichobothriotaxiques impairs ?

Mr. M. EMERIT :

- La seule innervation trichobothriotaxique qui soit bien connue chez une Araignée est de type pair (Gasteracantha versicolor : M. EMERIT, 1969), et encore les méthodes utilisées (Azan, trichromes) n'ont pas permis de la suivre jusqu'au niveau de la trichobothrie elle-même. L'innervation de Filistata insidiatrix est en cours d'étude : il serait du plus haut intérêt de savoir si on y trouve des vestiges d'une parité originelle.