

Utilisation des barèmes
trichobothriotaxiques comme critère
d'âge chez la mygale
Trysothele pissii
(Araneae, Dipluridae)

par J.C. BONARIC^o, M. EMERIT^o et R. CALDERON^{oo}

Résumé

Le déterminisme de l'augmentation du nombre de trichobothries des pattes de l'Araignée Mygalomorphe *Trysothele pissii* (Dipluridae) a été étudié tout au long du développement postembryonnaire de la série des "nymphe" d'un élevage, ce qui s'ajoute à des travaux analogues antérieurs portant sur diverses Aranéomorphes.

On a mis en évidence par comparaison de nombres moyens de trichobothries des tibias, basitarses et tarse des appendices, diverses sources de variabilité (entre la droite et la gauche d'un individu, entre individus différents au même stade, entre exuvies successives provenant du développement d'une araignée). Ces nombres moyens ont conduit à établir un barème utile pour les écologistes et physiologistes qui emploient ce matériel; ce barème correspond à un profil trichobothriotaxique idéal à partir duquel il est possible désormais de définir le stade d'appartenance d'un animal immature capturé sur le terrain.

Summary

Following anterior studies concerning several Araneomorph spiders, the determinism of the trichobothriotaxic increase on the legs has been studied throughout postembryonic development of a mygalomorph spider *Trysothele pissii* (Dipluridae). Several sources of trichobothriotaxic variability (intra- and interindividual, sexlinked, ontogenic) were quantitatively defined. A scale table, for use by ecologists and physiologists, was prepared for each stage of the postembryonic development using the average number of trichobothria. In this way the rank of an immature caught in the field may be established.

Introduction

La répartition des trichobothries sur les pattes des Araignées et son évolution au cours du développement ont été utilisées à plusieurs reprises depuis 1964, pour identifier le rang

^o Laboratoire de Zoologie, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Place E. Bataillon, F-34060 Montpellier.

^{oo} Departamento de Biología, Universidad de Valparaíso, Casilla 130 V, Valparaíso, Chile.

des stades postembryonnaires. Citons les travaux de VACHON (1965) sur *Pholcus phalangioides*, EMERIT (1964 et 1972) sur *Gasteracantha versicolor*, EMERIT et BONARIC (1975), BONARIC (1975) sur *Pisaura mirabilis*, EMERIT, BONARIC et BLANDIN (1978) sur diverses Pisauridae, SCIOSCIA (1982) sur la Sparassidae *Polybetes pythagoricus*.

Il est ainsi devenu possible pour certains auteurs de mener à bien des études de dynamique de populations (PENICAUD, 1979) ou de physiologie sur des animaux du terrain dont il était important de connaître le stade précis de développement (BONARIC, 1980).

Dans un travail antérieur, nous avons défini certains caractères de la trichobothriotaxie d'une Araignée chilienne *Tryssothele pissii* SIMON, 1889 (Dipluridae) (CALDERON, 1983; EMERIT, BONARIC et CALDERON, 1984). Nous étendons ainsi à une Mygalomorphe ce qui jusqu'à présent se limitait à quelques Aranéomorphes. La seule autre Mygale dont la trichobothriotaxie a été observée est *Nemesia caementaria* (Ctenizidae); toutefois, les observations de BÜCHLI (1970) sur ce matériel sont restées inachevées.

Choix du matériel

Tryssothele pissii est un matériel actuellement bien connu sur le plan morphologique (CALDERON, 1983).

Disposant d'importantes collections et de séries complètes d'exuvies, nous nous sommes servis de cet animal à des fins descriptives et théoriques, afin de voir si la trichobothriotaxie de cette Mygale présentait des caractères originaux par rapport aux autres Araignées étudiées à cet égard (mode d'apparition des trichobothries nouvelles, définition et délimitation des territoires, séparation des phases).

En entreprenant cette étude, nous avons constaté que *Tryssothele* représentait un excellent matériel pour établir un barème trichobothriotaxique en raison du grand nombre de ses trichobothries, d'une augmentation régulière de ce nombre de stade en stade (il n'y a pas de stades bloqués comme chez les *Pholcus*). Le nombre total de trichobothries passe d'une quarantaine d'organites jusqu'à plus de 800 au moment de la maturité sexuelle qui apparaît en moyenne vers le 10ème stade chez les femelles.

L'intérêt d'établir un barème trichobothriotaxique se justifie par le fait que l'un d'entre nous entreprend actuellement sur ces Araignées des études de dynamique de population sur le terrain. *Tryssothele pissii* présente une importance écologique car c'est l'une des Araignées chiliennes dominantes dans le Parc National La Campana (Granizo, Chili) où se poursuivent ces études.

Méthode d'élevage

L'élevage entrepris dans des batteries de tubes individuels en étuve climatisée à Montpellier, provient de l'éclosion de deux cocons prélevés avec leur femelle pondreuse sur le terrain, au Chili le 20.10.1981 (Référence n° RC 1 et RC 2 de CALDERON). Les animaux ont été maintenus à une température de 23°C (± 1) en atmosphère saturée, soumis à une photopériode de 12/12 et nourris avec des grillons et des asticots; sur les 300 individus élevés, dont la plupart ont servi à des études histologiques et morphologiques, 25 ont pu

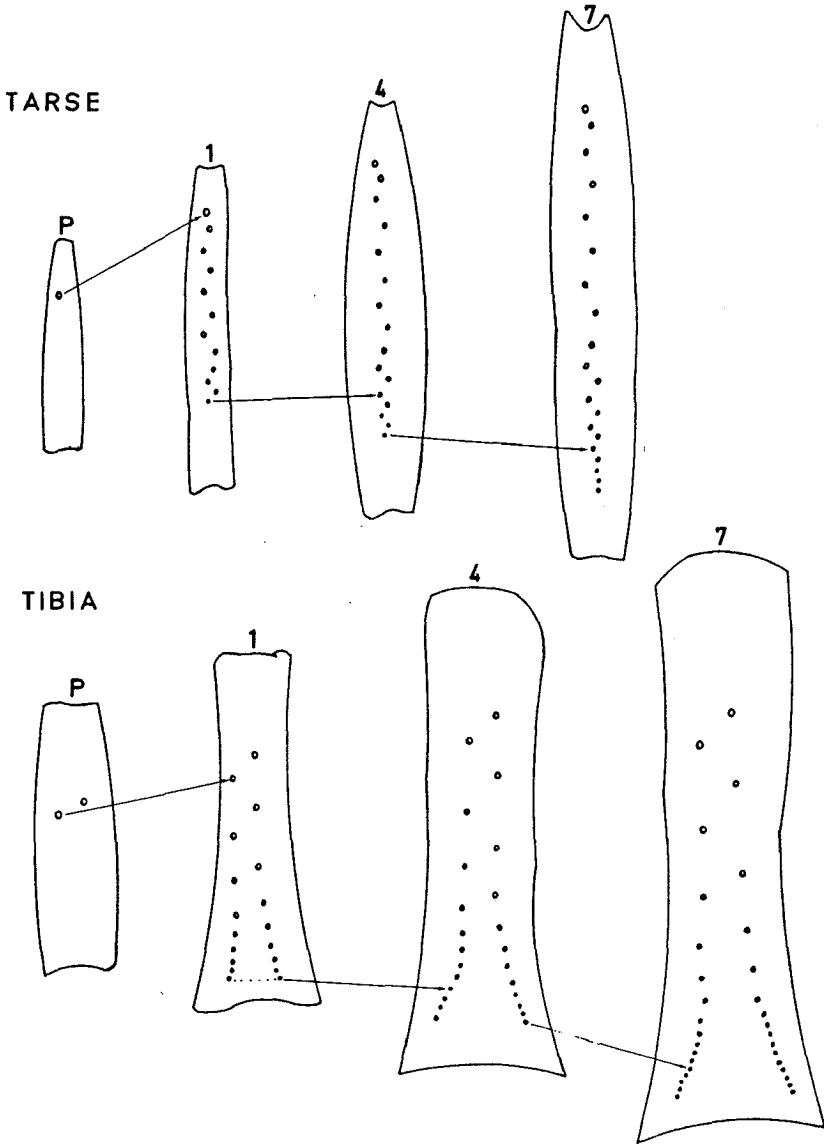


Fig.1 : Trichobothriaxie du tibia et du tarse de la prénymphe et trois stades nymphaux de *Trysothele pissii* (Nymphes 1, 4 et 7, vue dorsale) (certaines correspondances entre trichobothries homologues sont indiquées par des flèches).

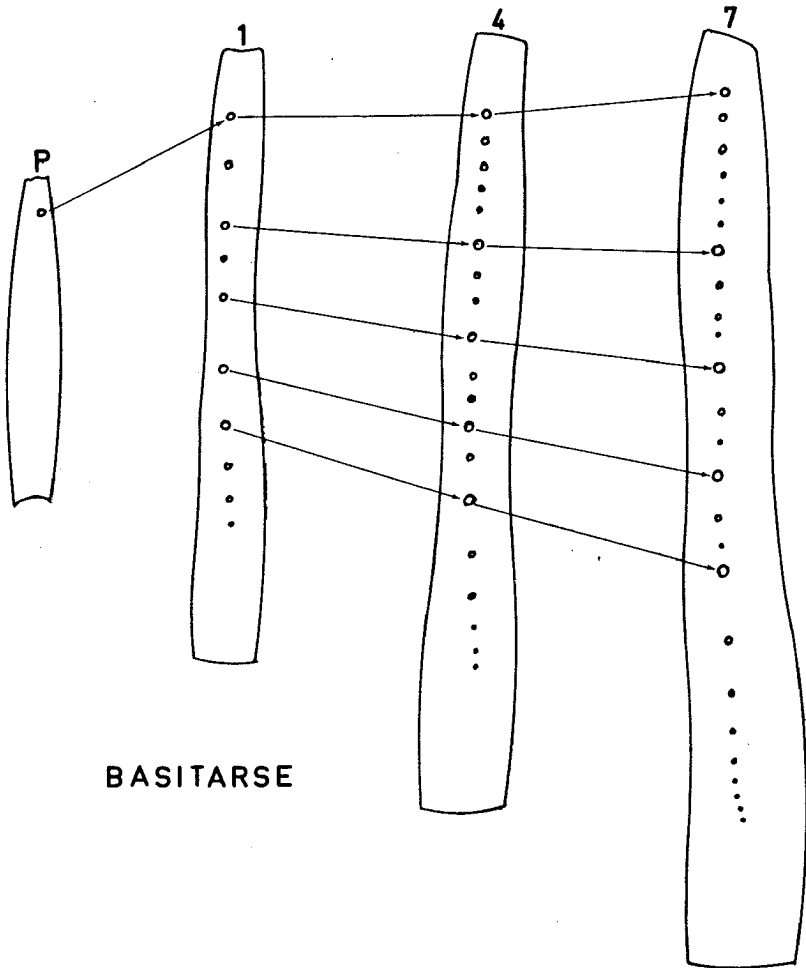


Fig.2 : Trichobothriotaxie du basitarse de *Trysothele pissii* (Nymphes 1, 4 et 7, vue dorsale)
(certaines correspondances entre trichobothries homologues sont indiquées par des flèches).

être suivis tout au long du développement postembryonnaire jusqu'à la maturité sexuelle chez les mâles ou un stade équivalent chez les femelles (c'est-à-dire jusqu'aux stades nymphaux 7-8 atteint au bout de 2 ans environ).

La répartition et le mode d'apparition des trichobothries

Les trichobothries sont localisées sur trois articles (tibia, basitarse et tarse) des pattes locomotrices et sur le tibia et le tarse des pédipalpes. Le mode d'apparition des trichobothries nouvelles a été étudié récemment (EMERIT, BONARIC et CALDERON, 1984). Les territoires annoncés chez la prénymphe par une trichobothrie promotrice se complètent graduellement de nymphe en nymphe selon un déterminisme classique. Sur les tibias deux lignes de trichobothries s'enrichissent selon un mode basal, sur le basitarse une ligne médiodorsale s'accroît selon les modes basal et intercalaire et sur le tarse un territoire "dorsal" à interprétation équivoque forme une ligne sinueuse à accroissement basal (Figs 1-2).

Interprétation des variations trichobothriotaxiques

En plus du déterminisme d'accroissement trichobothriotaxique lié au développement postembryonnaire, il existe une variation trichobothriotaxique dépendant du sexe des animaux et une variation aléatoire due à ce que les divers territoires n'évoluent qu'en synchronisme relatif les uns par rapport aux autres. Il peut exister ainsi une différence entre les effectifs en trichobothries des appendices homologues de droite et de gauche chez un même animal. Dans l'établissement d'un barème, les effets de cette variation doivent être minimisés en traitant plusieurs appendices et en travaillant sur des moyennes obtenues à partir de plusieurs animaux.

Variabilité trichobothriotaxique entre les côtés droits et gauches d'individus appartenant au même stade (Tableau I)

Les cartes trichobothriotaxiques de deux appendices homologues de droite et de gauche sont, en principe, symétriques. Toutefois, le tableau I montre qu'il existe une différence entre les deux trichobothriotaxies, celle-ci apparaissant même sur des moyennes obtenues à partir de lots de 25 individus. L'application d'un test "t" de comparaison de moyennes pour de petits échantillons indépendants (1) montre que les différences entre moyennes homologues des deux côtés ne sont pas significatives. Nous pouvons donc prendre indifféremment les valeurs de gauche ou de droite lors de nos études trichobothriotaxiques.

(1) Nous admettons qu'il n'existe aucune inférence entre la droite et la gauche. En outre, les distributions en question sont symétriques et ont des variances du même ordre de grandeur, ce qui nous autorise à appliquer le test de comparaison des moyennes proposé par LAMOTTE (1961).

STADES DU DEVELOPPEMENT	DROITE		GAUCHE		s^2_d	$t(x_1, x_2)$	SIGNIFICATION DES DIFFERENCES
	n_1	$\bar{X}_1 \pm sm$	n_2	$\bar{X}_2 \pm sm$			
Prénympe	25	19,16 \pm 0,08	25	19,08 \pm 0,03	0,02	0,53	-
Nymphes I	25	173,20 \pm 3,25	25	173,44 \pm 2,42	1,13	0,23	-
Ny II	25	205,08 \pm 2,47	25	205,52 \pm 2,19	0,93	0,46	-
Ny III	25	233,08 \pm 2,95	25	233,56 \pm 3,50	1,29	0,42	-
Ny IV	25	262,08 \pm 3,58	25	262,68 \pm 3,35	1,39	0,51	-
Ny V	25	292,64 \pm 5,40	25	293,32 \pm 5,96	2,27	0,45	-
Ny VI	25	321,44 \pm 7,28	25	321,76 \pm 7,44	2,94	0,19	-
Ny VII (ou Ad)	25	346,84 \pm 13,86	25	346,60 \pm 17,00	6,17	0,10	-
Ny VIII (ou Ad)	11	371,09 \pm 12,50	11	371,00 \pm 15,98	8,59	0,03	-

\bar{X} : moyenne du nombre de trichobothries de droite (\bar{X}_1) et de gauche (\bar{X}_2).
sm : erreur standard de la moyenne ; n : nombre de données ; s^2_d : variance standard de la différence des moyennes.

$$t(x_1, x_2) = \frac{\bar{X}_1 - \bar{X}_2}{sd}$$

T 0,95 pour dl. 20 à 48 \approx 2

Tableau I : Variation de la trichobothriotaxie entre les côtés droits et gauches.

STADES DU DEVELOPPEMENT	n^{σ}	$\bar{X} \pm sm (\sigma^{\sigma})$	n^{\varnothing}	$\bar{X} \pm sm (\varnothing^{\varnothing})$	s^2_d	t	SIGNIFICATION DES DIFFERENCES
Prénympe	15	19,07 \pm 0,02	10	19,30 \pm 0,28	0,07	0,91	-
Nympe I	15	174,13 \pm 3,87	10	171,80 \pm 5,19	2,33	1,45	-
Ny II	15	205,93 \pm 2,93	10	203,80 \pm 3,85	2,13	1,53	-
Ny III	15	233,47 \pm 3,46	10	232,50 \pm 5,64	2,52	0,61	-
Ny IV	15	261,93 \pm 5,18	10	262,30 \pm 5,20	0,37	0,21	-
Ny V	15	292,40 \pm 9,03	10	293,00 \pm 5,48	4,68	0,28	-
Ny VI	15	320,80 \pm 10,85	10	322,40 \pm 9,50	6,22	0,64	-
Ny VII (ou Ad)	15	344,60 \pm 13,20	10	350,20 \pm 26,69	10,69	1,71	-
Ny VIII (ou Ad)	5	367,80 \pm 5,23	6	373,83 \pm 21,95	12,86	1,68	-

\bar{X} : moyenne du nombre de trichobothries (côté droit).
sm : erreur standard de la moyenne ; n : nombre de données.
T 0,95 pour dl 9 à 23 \approx 2

Tableau II : Variation de la trichobothriotaxie en fonction du sexe.

Variabilité trichobothriotaxique liée au sexe (Tableau II)

Chez *Trysothele pissii*, les mâles atteignent leur maturité à partir du stade nymphal 7 alors que les femelles deviennent adultes à partir du stade nymphal 9 seulement. Dans ce qui suit nous avons comparé des individus du même stade d'élevage. Le tableau II ne permet de déceler aucune différence significative du nombre de trichobothries d'un sexe à l'autre. Un barème général peut donc être établi indifféremment à partir d'immatures des deux sexes, ce qui simplifie son élaboration.

Accroissement de la trichobothriotaxie au cours du développement (Tableau III)

STADES DU DEVELOPEMENT	Pn	Ny I	Ny II	Ny III	Ny IV	Ny V	Ny VI	Ny VII (ou Ad)	Ny VIII (ou Ad)
\bar{x}_1	19,16	173,20	205,08	233,08	262,08	292,64	321,44	346,84	371,09
sm	0,08	3,25	2,47	2,95	3,58	5,40	7,28	13,86	12,50
n_1	25	25	25	25	25	25	25	25	11
s^2_d	0,67	1,14	1,08	1,31	1,80	2,54	4,23	8,00	
t	188,81	29,81	26,91	25,37	22,80	18,08	12,35	8,57	
SIGNIFICATION DES DIFFERENCES	+	+	+	+	+	+	+	+	
<p>\bar{x}_1 : moyenne du nombre de trichobothries (côté droit). n_1 : nombre de données ; sm : erreur standard de la moyenne. t 0,99 pour dl 34 à 48 = 2,6</p>									

Tableau III : Variation de la trichobothriotaxie au cours des stades successifs. (Barème trichobothriotaxique)

Le tableau III révèle l'existence de différences hautement significatives entre les effectifs en trichobothries d'un stade à l'autre.

L'évolution des effectifs trichobothriotaxiques ont aussi un grand intérêt théorique que nous avons signalé en 1984 (EMERIT, BONARIC et CALDERON). Le graphique de la figure 3 met en évidence une rupture de pente de la courbe trichobothriotaxique au niveau de la première nymphe; la prénymphe "se démarque" nettement par ce caractère de la série des nymphes. A partir de la nymphe I, la courbe d'aspect linéaire sur 5 stades s'infléchit chez les stades âgés, sans toutefois atteindre un palier. A partir du stade nymphal 9, il n'existe pratiquement plus que des femelles, les mâles étant tous devenus adultes. Les femelles de *Trysothele* comme celles d'autres Mygalomorphes connus sur ce point et des Cribellates (*Filistata insidiatrix* par exemple), ont des mues post-nuptiales. Nous n'avons pas pu élever assez loin les femelles provenant du cocon pour suivre la vie des adultes et observer

ce phénomène; toutefois, nous avons obtenu une ou plusieurs exuviations à partir des femelles de terrain qui avaient pondue. L'examen des exuvies et de l'animal a permis de noter une poursuite de l'accroissement numérique et non une stabilisation de la trichobothriotaxie de ces adultes.

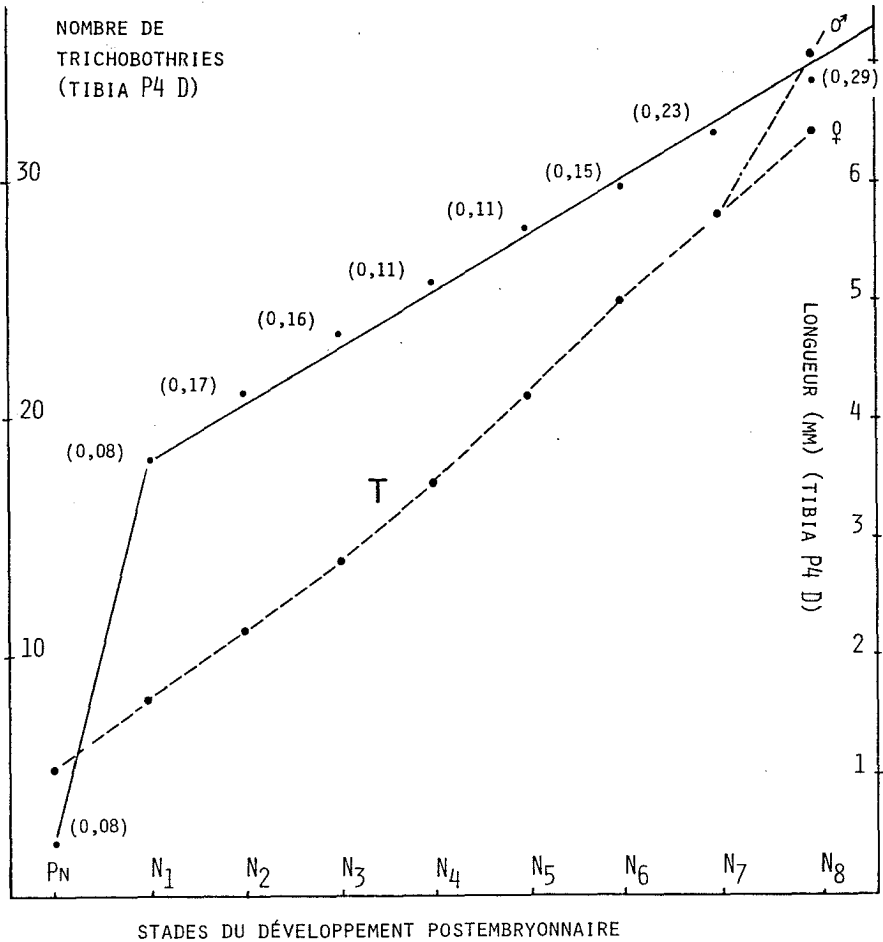


Fig.3 : Accroissement du nombre de trichobothries tibiales au cours du développement postembryonnaire de *Trysothele pissii* (les erreurs types sont indiquées entre parenthèses pour chaque stade). La courbe de croissance (T) du tibia, non disharmonique chez les immatures, est donnée à titre de comparaison.

Discussion

Indépendamment de la trichobothriotaxie, plusieurs critères morphologiques de détermination du rang des stades nymphaux ont été testés chez *Tryssothele pissii*; il s'agit du nombre de dents et de denticules placés sur les marges chélicériennes et du nombre de spinules sur les coxas des pédipalpes (CALDERON, 1983). Chez une Linyphiidae, l'indentation marginale des chélicères a été utilisée avec succès par CHRISTOPHE (1973).

Dans le cas de *Tryssothele*, aucun de ces critères n'est aussi fiable que la trichobothriotaxie, les dents chélicériennes étant trop peu nombreuses, le nombre de denticules chélicériens et de spinules des pédipalpes ayant une forte variabilité, qui implique des recouvrements d'un stade à l'autre.

Des critères biométriques ont été utilisés par CARMICHAEL (1973) sur des *Araneus*. Ils présentent dans notre cas l'inconvénient majeur de dépendre des conditions d'élevage, et par conséquent des difficultés surgissent dans la transposition des données aux animaux de terrain. Toute évaluation biométrique paraît trop variable pour servir de critère d'âge (CALDERON, 1983).

STADES DU DEVELOPPEMENT	Pn	Ny I	Ny II	Ny III	Ny IV	Ny V	Ny VI	Ny VII (ou Ad)	Ny VIII (ou Ad)
\bar{X} (P4)	4,08	40,68	48,72	56,32	63,40	70,44	77,00	82,36	88,27
sm	0,02	0,35	0,49	0,45	0,47	0,58	0,57	1,06	0,91
n	25	25	25	25	25	25	25	25	11
s^2_d		0,07	0,17	0,19	0,19	0,21	0,23	0,33	0,61
t		136,2	19,65	17,55	16,58	15,35	13,67	9,38	7,58
SIGNIFICATION DES DIFFERENCES		+	+	+	+	+	+	+	+
<p>\bar{X} : moyenne du nombre de trichobothries (4ème patte locomotrice droite) n : nombre de données ; sm : erreur standard de la moyenne. t 0,99 pour dl 34 à 48, 2,6</p>									

Tableau IV : Barème trichobothriotaxique simplifié.

Le comptage des trichobothries présente de plus chez *Tryssothele* l'avantage d'être relativement facile, puisque le plan d'organisation est plus simple que le modèle *Pisaura* où il existait quatre territoires sur le tibia et des séries à accroissement intercalaire sur le mode inversé. L'importance des accroissements d'effectifs dès les stades jeunes et l'absence de recouvrements nous ont enfin conduits à établir dans un but pratique un barème simplifié (tableau IV) obtenu à partir de la P4 droite seulement, ce barème se montrant aussi efficace que le barème général (tableau III). En cas d'ambiguïté, l'observateur pourra revenir à ce dernier.

Bibliographie

- BONARIC, J.C., 1975. - Utilisation des barèmes trichobothriotaxiques comme critère d'âge chez *Pisaura mirabilis* CL. (Araneae - Pisauridae). *Ann. Sci. nat., Zool., Paris* 17: 521-534.
- BONARIC, J.C., 1980. - Contribution à l'étude de la biologie du développement chez l'Araignée *Pisaura mirabilis* (CLERCK, 1758). Approche physiologique des phénomènes de mue et de diapause hivernale. *Thèse Doct. Sci. Nat.*, Montpellier, 282 p.
- BÜCHLI, H., 1970. - Note sur le cycle de reproduction, la ponte et le développement post-embryonnaire de *Nemesia caementaria* (LATR.) (Ctenizidae, Mygalomorpha). *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 7: 95-143.
- CALDERON, R., 1983. - Révision systématique des Araignées mygalomorphes du Chili, suivie d'une étude sur le développement post-embryonnaire de *Tryssothele pissii* SIMON, 1889 (Mygalomorpha, Dipluridae). *Thèse Doct. Univ.*, Montpellier, 137 p.
- CARMICHAEL, L.D., 1973. - Correlation between segment length and spine counts in two Spider species of *Araneus* (Araneae, Araneidae). *Psyche* 80: 62-69.
- CHRISTOPHE, T., 1973. - Possibilités d'études démographiques, chez l'Araignée *Macrargus rufus* WIDER (Linyphiidae) par l'utilisation d'un caractère morphologique permettant de reconnaître les stades immatures. *C.R. Acad. Sci.*, Paris 276: 545-548.
- EMERIT, M., 1964. - La trichobothriotaxie et ses variations au cours du développement post-embryonnaire chez l'Araignée *Gasteracantha versicolor* (WALCK.). *C.R. Acad. Sci.*, Paris 258: 4843-4845.
- EMERIT, M., 1972. - Le développement des Gastéacanthés. (Araneides, Argiopidae). Une contribution à l'étude de la morphologie de l'appendice aranéidien. *Bull. Mus. roy. Afr. centr., Tervuren* 195: 1-103.
- EMERIT, M. & BONARIC, J.C., 1975. - Contribution à l'étude du développement de l'appareil mécanorécepteur des Araignées: la trichobothriotaxie de *Pisaura mirabilis* CL. (Araneae - Pisauridae). *Zool. Jb. Anat.* 94: 358-374.
- EMERIT, M., BONARIC, J.C. & BLANDIN, P., 1978. - Apports des caractères trichobothriotaxiques à la connaissance systématique des Araignées: la famille des Pisauridae. *Bull. Soc. zool. France* 103: 11-34.
- EMERIT, M., BONARIC, J.C. & CALDERON, R., 1984. - Quelques particularités du développement de l'araignée chilienne *Tryssothele pissii* (Dipluridae): une contribution à la trichobothriotaxie des mygales. *Rev. arachnol.* 5: 355-362.
- LAMOTTE, M., 1962. - Initiation aux méthodes statistiques en biologie. Masson et Cie édit., Paris, 144 p.
- PENICAUD, P., 1979. - Dynamique d'une population de l'Araignée *Pisaura mirabilis* CL. dans une lande bretonne. *Thèse Doct. 3ème cycle*, Paris, 89 pp.
- SCIOSCIA, C.L., 1982. - Evolucion de la tricototriotaxia durante el desarrollo de *Polybetes pythagoricus* (HOLMBERG, 1874) (Araneae, Sparassidae). *Rev. Soc. ent. Argentina* 41: 267-277.
- VACHON, M., 1965. - Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire des Araignées. Troisième note. *Pholcus phalangioides* (FUSSL) (Pholcidae). *Bull. Soc. zool. France* 90: 607-620.