

Variation de l'appareil sericigène dans la famille des Araneidae: Cas des genres *Cyclosa* Menge et *Nemoscolus* Simon

JACQUELINE KOVOOR¹ — ANDRE LOPEZ²

Résumé

Les Araneidae construisent en général des toiles orbiculaires dont les caractères, en grande partie adaptatifs, ne peuvent être utilisés pour l'étude des relations phylogénétiques. L'étude des glandes séricigènes dans les diverses lignées connues de cette famille devrait montrer si les caractères de ces glandes sont plus fondamentaux que ceux des toiles.

Les caractères anatomiques et histochimiques des glandes séricigènes de deux genres réputés voisins, *Cyclosa* et *Nemoscolus*, sont analysés et comparés entre eux et à ceux des *Araneus*, *Argiope*, *Meta*, *Zygiella*, *Singa* et *Gasteracantha*. On distingue une organisation globale de l'appareil séricigène caractéristique de la famille des Araneidae et des caractères des glandes ampullacées particuliers aux diverses lignées. Ces caractères et ceux des glandes aciniformes et piriformes permettent de distinguer un genre (*Cyclosa*) d'un autre genre afin (*Nemoscolus*).

Les glandes ampullacées sont peut-être à l'origine du *stabilimentum* des toiles de *Cyclosa*. La soie collante des volumineuses glandes piriformes pourrait être l'un des matériaux dont est fait le cône-retraite des toiles de *Nemoscolus*.

Resumen

Los Araneidae, construyen en general telas orbiculares cuyos caracteres, en gran parte adaptativos, no pueden ser utilizados para el estudio de las relaciones filogenéticas. El estudio de las glándulas sericígenas en las diferentes ramas conocidas de esta familia, debería indicarnos si los caracteres de estas glándulas, son más significativos que los de las telas.

Los caracteres anatómicos e histoquímicos de las glándulas sericígenas de dos géneros estimados como próximos, *Cyclosa* y *Nemoscolus*, son analizados entre sí y comparados con los de *Araneus*, *Argiope*, *Meta*, *Zygiella*, *Singa* y *Gasteracantha*. Se distingue una organización global del aparato sericígeno, característico de la familia Araneidae, y unos caracteres de las glándulas ampuláceas particulares a las diversas ramas. Estos caracteres y los de las glándulas aciniformes y piriformes, permiten distinguir un género (*Cyclosa*) de otro afin (*Nemoscolus*).

Las glándulas ampuláceas están quizás al origen del *stabilimentum* de las telas de *Cyclosa*. La seda adherente de las voluminosas glándulas piriformes, podría ser una de las sustancias que forman el cono-refugio de las telas de *Nemoscolus*.

Summary

The Araneidae usually build orbicular webs which characters, adaptational on a great deal, can't be used for the study of its phylogenetic relationships. The study of the silk glands in the different known branches of this family, should indicate, if the characters of these glands, are more fundamental than those of the webs.

The anatomical and histochemical characters of the silk glands into the believed neighbouring genera, *Cyclosa* and *Nemoscolus*, are compared between them and with those of

(1) Laboratoire d'Evolution. Université Pierre et Marie Curie.
105 Bd. Raspail. 75006 Paris.

(2) Laboratoire de Zoologie. Université des Sciences et Techniques du Languedoc.
34050 Montpellier.

Araneus, *Argiope*, *Meta*, *Zygiella*, *Singa* and *Gasteracantha*. A general organization of the silk apparatus can be distinguished, which is characteristic of the Araneidae family, and some characters of the ampullate glands, which are peculiar to the different branches.

These characters and those of the aciniform and piriform glands, allow to distinguish a genus (*Cyclosa*) from a similar one (*Nemoscolus*).

The ampullate glands are perhaps the origin of the *stabilimentum* of the webs in *Cyclosa*. The adhesive silk of the bulky piriform glands, could be one of the substances which form the refuge-cone of the webs of *Nemoscolus*.

Les Araignées qui forment la famille des Araneidae tissent en général des toiles orbiculaires complexes par leur structure et leur composition. Ces toiles diffèrent souvent d'un genre à l'autre et même d'une espèce à l'autre; mais il a été démontré que leurs caractéristiques, adaptées aux besoins énergétiques des Araignées ne peuvent être utilisées pour l'étude des relations phylogénétiques (LEVI, 1978). En est-il de même des caractères de l'appareil séricigène? L'étude de représentants de quatre genres d'Araneidae semblent indiquer que certains de ces caractères sont plus stables et fondamentaux que ceux des toiles (KOVOOR, 1972). L'étude complémentaire des diverses lignées connues parmi les Araneidae est nécessaire pour confirmer ou infirmer l'idée que suggèrent les premiers documents. C'est pourquoi nous présentons aujourd'hui les résultats concernant les glandes séricigènes de deux genres de petite taille réputés voisins et que les caractères de leurs toiles, entre autres, permettent de distinguer aisément.

Le genre *Nemoscolus* fut créé par SIMON (1895) pour de petits Araneidae préalablement classés parmi les *Singa* C. L. KOCH (SIMON, 1868) à cause de la forme ovulaire de leur opisthosoma, puis parmi les *Cyclosa* MENGE (SIMON, 1874, 1887) car les filières sont semblables de forme et de situation dans les deux genres. Cependant les *Cyclosa* rappellent les *Cyrtophora* SIMON par la disposition de leurs yeux et la structure de leurs toiles tendues verticalement dans lesquelles la plupart des espèces accrochent leurs cocons ovigères en un chapelet radiaire renforçant le *stabilimentum*. *Cyclosa conica* (PALLAS), l'une des espèces étudiées ici, fait exception en ce que les femelles déposent leurs cocons en dehors de la toile (WIEHLE, 1927). La toile des *Nemoscolus* ne comporte pas de *stabilimentum*, mais une sorte de cône soyeux, dont l'ouverture est dirigée vers le bas, le remplace; il sert de retraite à l'araignée et d'abri pour ses cocons (J. BERLAND, 1913; LÓPEZ, 1975).

La disposition et la forme des filières mises à part, rien n'est connu de l'appareil séricigène des *Cyclosa* et des *Nemoscolus*.

MATERIEL ETUDIÉ

Le matériel que nous avons étudié se compose de six exemplaires de *Cyclosa conica* (PALLAS) (1 femelle proche de la ponte; 3 femelles adultes jeunes; 2 mâles adultes), de 9 exemplaires de *Nemoscolus laurae* SIMON (6 femelles adultes en vitellogenèse plus ou moins avancée; 1 femelle immature; 1 mâle adulte; 1 mâle subadulte) et de 4 exemplaires de *Cyclosa caroli* (HENTZ) (3 femelles; 1 mâle). Les deux premières espèces ont été collectées

dans la garrigue, près de Cessenon (Hérault); la troisième provient de la Martinique.

RESULTATS

A. CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES GLANDES SÉRICIGÈNES DES *Cyclosa* ET DES *Nemoscolus*

Comme d'autres Araneidae précédemment étudiés (KOV00R, 1972), les femelles des *Cyclosa* et des *Nemoscolus* disposent de 8 catégories de glandes séricigènes.

16 glandes de grande taille:

- 1 paire de glandes ampullacées majeures, les plus antérieures, au tiers latéral, à droite et à gauche de l'opisthosoma, débouchant dans les filières antérieures;
- 1 paire de glandes ampullacées mineures situées dans la région médiane, de part et d'autre de l'axe antéro-postérieur de l'animal et aboutissant aux filières médianes;
- 1 paire de glandes flagelliformes orientées longitudinalement entre la partie proximale de l'ampoule des glandes ampullacées majeures et les ampullacées mineures et dont le canal débouche dans les filières postérieures;
- 2 paires de glandes agrégées, plutôt latérales, dont le corps informe mais volumineux épouse les contours de tous les organes avoisinants, sur toute la longueur de l'opisthosoma; leurs canaux à paroi nodulée se rendent aux filières postérieures;
- 3 paires de glandes tubuliformes, envahissantes au moment de la ponte, dont 2 aboutissant dans les filières postérieures et 1 dans les filières médianes.

Au moins 100 glandes de petite taille situées dans la région des filières:

- des glandes piriformes qui rejoignent les filières antérieures;
- des glandes aciniformes qui se partagent entre les filières médianes et postérieures.

Chez les mâles adultes, les glandes tubuliformes manquent et les glandes flagelliformes et agrégées sont éliminées.

B. CARACTÈRES ANATOMIQUES ET HISTOLOGIQUES DES GLANDES SÉRICIGÈNES COMMUNS AUX TROIS ESPÈCES ÉTUDIÉES

Les glandes ampullacées majeures des *Cyclosa* et des *Nemoscolus* présentent la forme habituelle chez les Araneidae: à un tube distal long et contourné fait suite une vaste «ampoule» à laquelle s'abouche le canal excréteur (Fig. 1 et 2). Le corps des glandes comporte trois catégories d'adénocytes élaborant des produits différents. La première catégorie occupe le tube contourné distal et le premier quart de l'ampoule, la seconde catégorie est située dans le tiers suivant de l'ampoule dont la partie proximale restante comporte la troisième catégorie de cellules. Les trois produits de sécrétion sont protéiques, le second est particulièrement riche en tyrosine alors qu'un composé polysaccharidique

acide paraît s'ajouter au troisième. La fibre issue des glandes ampullacées majeures présente donc une triple composition: un filament axial, fait du produit de sécrétion distal des glandes, est enrobé de la substance élaborée par le segment médian de l'ampoule, elle-même recouverte d'une fine couche provenant du tiers proximal de l'ampoule.

Les glandes ampullacées mineures (Fig. 1) sont relativement volumineuses et leur ampoule est orientée vers l'avant de l'araignée et donc complètement inversée; le canal excréteur présente dès sa jonction avec le corps glandulaire un coude à angle droit qui rétablit le sens normal de l'écoulement de la soie vers les filières situées dans la région moyenne ventrale de l'opisthosoma. Les glandes ampullacées mineures sécrètent deux produits protéiques différents du point de vue histochimique; l'un est élaboré par les cellules du tube distal et de la moitié de l'ampoule, l'autre par celles de la seconde moitié de l'ampoule où il paraît associé à une composante glucidique acide.

Le tube contourné distal des glandes flagelliformes (Fig. 1) représente à peu près la moitié du corps glandulaire et sécrète la protéine la plus riche en tyrosine et en groupements réducteurs, qui comprend également des groupements acides; la moitié proximale des glandes forme un cylindre à paroi épaisse qui sécrète une glycoprotéine acide dépourvue de groupements réducteurs et de tyrosine.

Comme chez les autres Araneidae, les glandes agrégées (Fig. 1) ne comprennent qu'une seule catégorie d'adénocytes; la glu fibrillaire qu'ils sécrètent est une glycoprotéine faiblement acide dont la fraction protéique ne renferme ni tyrosine, ni groupements réducteurs.

Les deux composantes protéiques du produit de sécrétion des glandes tubuliformes sont élaborées par les mêmes cellules. Ces glandes paraissent très uniformes dans la famille des Araneidae.

Les deux espèces étudiées disposent de deux sortes de glandes aciniformes

Fig. 1. — Ensemble des glandes séricigènes chez *Cyclosa conica* femelle adulte, en début de vitellogenèse.

Bouin, Azan, filtre vert, X 80.

A, glande ampullacée majeure; B, glande ampullacée mineure; C, glande flagelliforme; D, glandes agrégées; E, glandes aciniformes A et B; F, glandes piriformes; G, glande tubuliforme au début du développement.

Fig. 2. — Glande ampullacée majeure de *Nemoscolus lauræ* femelle adulte.

Bouin, APS - Lillie, filtre vert, X 125.

Noter la forme régulière et fuselée de l'ampoule de la glande dont le tube contourné distal n'est pas visible, mais où on reconnaît trois régions sécrétant des produits différents.

Fig. 3 et 4. — Glandes aciniformes et piriformes.

Fig. 3. Chez *Cyclosa conica* femelle.

Bouin, trichrome en un temps, filtre vert, X 125.

E, glandes aciniformes B; F, glandes piriformes.

Fig. 4. Chez *Nemoscolus lauræ* femelle.

Bouin, hématoxyline au plomb, filtre orange, X 125.

E, glandes aciniformes: A à gauche, B à droite; F, glandes piriformes.



(A et B) qui diffèrent à la fois par leur morphologie et leurs caractères histo-chimiques. Les glandes aciniformes B, moins nombreuses que les A, sont les seules où la recherche des groupements α -aminés donne des résultats intensément positifs. Les glandes aciniformes A et B ne comprennent qu'une seule catégorie de cellules; l'épithélium des glandes B est toujours plus épais que celui des glandes A.

Les glandes piriformes, véritables glandes mi-partie, présentent des caractères histo-chimiques semblables dans les deux genres. Les réactions générales des protides y sont particulièrement intenses dans dans leur partie proximale.

C. CARACTÈRES DES GLANDES SÉRICIGÈNES SÉPARANT LES *Cyclosa* DES *Nemoscolus*

Les caractères qui permettent de distinguer les glandes séricigènes de *Cyclosa conica* et *C. caroli* de celles de *Nemoscolus laurae*, sont peu nombreux mais bien nets. Ils concernent les glandes ampullacées et surtout les glandes aciniformes et piriformes.

L'ampoule des glandes ampullacées majeures des *Cyclosa* (Fig. 1) est de forme moins régulière que celle de *Nemoscolus laurae*, toujours bien fuselée (Fig. 2). Les glandes ampullacées mineures sont un peu plus volumineuses chez les *Cyclosa* que chez les *Nemoscolus*. Du point de vue histo-chimique, les glandes ampullacées des *Cyclosa* sécrètent distalement un produit plus riche en tyrosine et, dans la région proximale, un produit plus réducteur que dans les glandes ampullacées de *Nemoscolus laurae*.

Chez *Cyclosa conica*, les glandes aciniformes (Fig. 1 et 3) sont largement prédominantes sur les glandes piriformes; chez *Nemoscolus laurae*, ces dernières sont volumineuses et les glandes aciniformes, au contraire, plus discrètes. Les glandes aciniformes A qui représentent environ 75 % de l'ensemble des aciniformes sont nettement plus petites que les glandes B chez *Cyclosa conica*; cette différence s'accroît chez les mâles où les glandes aciniformes A sont de taille très réduite. Du point de vue histo-chimique, les différences entre les deux espèces concernent les glandes aciniformes B dont la protéine est plus riche en tyrosine et en groupements acides chez les *Nemoscolus* que chez les *Cyclosa*.

Les glandes piriformes des *Cyclosa* sont nombreuses mais de taille moyenne; celle-ci augmente un peu aux approches de la ponte; elle paraît, au contraire, plus faible chez les mâles. Les glandes piriformes des *Nemoscolus* sont volumineuses à tous les stades (Fig. 4).

Les glandes tubuliformes paraissent plus envahissantes en fin de vitellogénèse chez *Cyclosa conica* que chez *Nemoscolus laurae*.

Les différences précédemment décrites sont les mêmes si la comparaison est faite entre *Nemoscolus laurae* et *Cyclosa caroli* dont l'étude a, de plus, permis de mettre en évidence une différence interspécifique: l'ampoule des glandes ampullacées majeures, comme celle des ampullacées mineures, est dirigée vers l'avant de l'animal; le canal excréteur présente dès son insertion un coude à 90° par rapport au corps glandulaire qui rétablit l'orientation vers les filières.

D. COMPARAISON AVEC D'AUTRES ARANEIDAE ET CONCLUSION

La composition globale de l'appareil séricigène est la même pour tous les Araneidae étudiés jusqu'à présent, c'est à dire les huit genres suivants: *Araneus*, *Argiope*, *Cyclosa*, *Gasteracantha*, *Meta*, *Singa* et *Zygiella*. Parmi ces huit genres, seuls les *Meta* et *Zygiella* ne possèdent qu'une seule catégorie de glandes aciniformes (du type B); si les autres genres disposent bien de glandes aciniformes A et B, il faut noter que les proportions des deux types de glandes ne sont pas toujours les mêmes: on passe de 10 % au plus de glandes aciniformes du type B dans les genres *Araneus*, *Argiope* et *Gasteracantha* où les glandes du type A ont des caractères histochimiques très proches de ceux des glandes tubuliformes, à 25 % environ chez les *Nemoscolus* et les *Cyclosa*, les *Singa* étant intermédiaires. Du point de vue des caractères des glandes aciniformes, les *Cyclosa* semblent se situer entre les *Araneus* et les *Meta*, plus proche sans doute des *Araneus* ou des *Argiope* et donc des *Singa*. Ce rapprochement concerne peut-être également les modalités de la capture des proies et ainsi les structures décrites pourraient refléter une adaptation à un comportement et non une parenté génétique.

Les glandes ampullacées majeures à trois catégories cellulaires ne sont pas une exception chez les Araneidae; ce caractère est également présent chez les *Singa*, les *Meta* et les *Zygiella*, et aussi chez les *Gasteracantha* où, cependant, l'anneau de cellules intermédiaires est moins nettement délimité que dans les autres genres. Par ailleurs, cette troisième catégorie cellulaire a été décelée dans les glandes ampullacées de *Nemesia caementaria* (Ctenizidae) et dans celles des genres *Segestria* et *Dysdera* (KOVOR, inédit).

Au cours d'un travail antérieur, l'un de nous a montré que les caractères des glandes ampullacées présentaient une grande importance dans la délimitation des familles d'Araignées (KOVOR, 1976). Il s'avère ici que ces caractères peuvent être pris en considération pour définir des lignées à l'intérieur d'une famille et même des genres à l'intérieur de ces lignées. La différence d'ordre anatomique constatée entre les glandes ampullacées majeures des deux espèces de *Cyclosa* laisse présager que la discrimination peut atteindre le niveau spécifique.

On peut cependant se demander si les différences entre les glandes séricigènes des espèces étudiées ne sont pas liées à celles des toiles. En effet, le volume des glandes piriformes de *Nemoscolus laurae*, plus grand que dans les autres genres, et en particulier que chez les *Cyclosa*, n'est peut-être pas étranger à l'élaboration du cône-retraite dont les fibres de soie sont comme soudées les unes aux autres par une sorte de colle qui donne à sa surface interne un aspect parcheminé. En revanche, l'origine du *stabilimentum* des *Cyclosa* demeure obscure. L'existence de *stabilimenta* dans les toiles d'autres Araneidae (*Argiope*) et d'Uloboridae (*Uloborus*), dont les appareils séricigènes diffèrent par de nombreux caractères concernant surtout les glandes de petite taille, pourrait indiquer que ce ruban de renfort d'un ou de plusieurs rayons des toiles provient des glandes ampullacées dont toute araignée possède au moins une paire.

D'autre part, parmi les Araneidae, des Araignées d'un même genre, voire d'une même espèce, qui disposent de glandes séricigènes semblables, tant du point de vue de l'anatomie que de celui de l'histochimie, élaborent, selon leur âge et les conditions écologiques, des toiles différentes (WITT et BAUM, 1960; ROBINSON et ROBINSON, 1970). Il semble donc raisonnable d'accorder aux caractères des glandes séricigènes une attention plus grande qu'à ceux des toiles car certains d'entre eux au moins peuvent révéler des relations phylogénétiques. Ainsi, l'étude des glandes séricigènes permet de confirmer que les genres *Nemoscolus* et *Cyclosa* ont d'une part des affinités certaines entre eux, d'autre part une relation sans doute plus lointaine avec les genres *Meta* et *Zygiella*. Enfin, les *Cyclosa* paraissent plus proches des *Singa* que les *Nemoscolus*.

Les caractères de l'appareil séricigène des genres *Meta* et *Zygiella* sont très semblables (KOVOOR, 1972), ce qui pourrait indiquer une proche parenté déjà suggérée par LEVI (1974) d'après l'étude des organes génitaux. La structure de ces organes permet de considérer, par exemple, le genre *Zygiella* comme un Araneidae primitif; c'est également la conclusion que l'on peut tirer du fait que les *Zygiella*, comme les *Meta*, en disposent que de 7 catégories de glandes séricigènes au lieu de 8 dans les autres genres étudiés.

L'étude des glandes séricigènes est avantageusement complétée par celle d'autres organes qui sont parfois dissemblables. Les *Cyclosa* présentent notamment un dimorphisme sexuel de leurs glandes gnathocoxales, absent chez les *Nemoscolus*. La même opposition existe chez d'autres Araneidae appartenant aux genres *Nuctenea* et *Araneus* (LÓPEZ, 1977).

Bibliographie

- BERLAND, J., 1913. Note sur les moeurs du *Nemoscolus laurae* E. Simon. *Arch. Zool. exp. gen.*, 51, Notes et Revue, n.° 1: 7-11.
- KOVOOR J., 1972. Étude histochimique et cytologique des glandes séricigènes de quelques Araneidae. *Ann. Sci. nat. Zool.*, 12e Série, 14: 140.
- KOVOOR, J., 1976. Caractères adaptatifs et caractères familiaux des glandes séricigènes dans le genre *Hippasa* E. Simon (Araneae, Lycosidae). *C. R. 3e Coll. Arachnol. fr.*, Les Eyzies, Sept. 1976: 83-94.
- LEVI, H. W., 1974. The orb-weaver genus *Zygiella* (Araneae: Araneidae). *Bull. Mus. comp. Zool.*, 146, (5): 267-290.
- 1978. Orb-webs and phylogeny of orb-weavers. *Symp. zool. Soc. Lond.*, n.° 42, 1-15.
- LÓPEZ, A., 1975. Les Aranéides du Biterrois (suite). III. *Bull. Soc. Et. Sci. Bez.*, NS III (44): 3-10.
- 1977. Contribution à l'étude des caractères sexuels somatiques chez les mâles d'Aranéides. *Thèse Dr. -es-Sc.*, A.O. C.N.R.S. 12392, Montpellier.
- ROBINSON, M. H., ROBINSON, B., 1970. The *stabilimentum* of the web spider, *Argiope argentata*: an improbable defence against predators. *Can. Entomol.* 102, (6): 641-655.
- SIMON, E., 1868. Sur quelques Aranéides du midi de la France. *Rev. Mag. Zool.*: 449-456.
- 1874. *Les Arachnides de France*. I, 273 pp., Librairie encyclopédique Roret, 1874.

- 1887. Arachnides recueillis à Assinie (Afrique occidentale) par M. M. M. Chaper et C. Alland. *Ann. Soc. ent Fr.*, 7: 261-276.
- 1895. *Histoire naturelle des Araignées. I*, (4), 761-1084, Librairie encyclopédique Roret, Paris.
- WIEHLE H., 1927. Beiträge zur Kenntnis des Radnetzbaues der Epeiriden, Tetragnathiden und Uloboriden. *Z. Morphol. Oecol. Tiere*, 8: 468-537.
- WITT P. N., BAUM, R., 1960. Changes in orb webs of spiders during growth. (*Araneus diadematus* Clerck and *Neoscona vertebrata* Mc Cook). *Behaviour*, 16: 309-318.