

Quelques points d'histologie comparée prosomatique chez les Oecobiidae et les Hersiliidae (Araneae)

par André LOPEZ*

Summary

A histological study of the prosoma shows that Hersiliid spiders appear distinct from the family Oecobiidae and more differentiated although both are considered to be closely related. This study concerns essentially the receptaculum seminis, the endocrine glands and prosomatic diverticula of the mesenteron. Moreover, it emphasizes a set of exocrine segmental «pluricellular epidermal glands», mainly conspicuous in *Uroctea durandi*, one of them lying in the pedicle.

Résumé

Une étude histologique du prosoma montre que les araignées Hersiliidae se distinguent des Oecobiidae et sont plus différenciées, bien que les deux familles soient considérées comme étroitement apparentées. Cette étude porte essentiellement sur le tube séminifère, les glandes endocrines et les diverticules prosomatiques de l'intestin moyen. De plus, elle met en évidence un ensemble de «glandes épidermiques pluricellulaires», exocrines et segmentaires, surtout bien visibles chez *Uroctea durandi* où l'une d'elles siège dans le pédicule.

* Adresse de l'auteur: Laboratoire de Zoologie (U.S.T.L.) et laboratoire de Pathologie comparée (E.P.H.E.), Place Eugène Bataillon, F. 34060 Montpellier.

La famille des Oecobiidae (Blackwall, 1862) comprend deux sous-familles : celle des Oecobiinae, qui est assez primitive, et celle des Urocteinae, qui paraît plus évoluée (PETRUNKEVITCH, 1928). Les deux groupes d'araignées diffèrent par la spinulation des pattes, par l'aspect des trichobothries et surtout, par le cribellum fonctionnel propre aux Oecobiinae. Ils sont toutefois rapprochés étroitement par divers caractères éthologiques et surtout morphologiques (MILLOT, 1931c; CROME, 1957; GLATZ, 1967; BAUM, 1972).

En ce qui concerne les relations phylogénétiques pouvant unir les Oecobiidae à d'autres familles d'araignées, on a envisagé depuis longtemps (SIMON, 1892) un rapprochement avec les Pholcidae et surtout, avec la famille des Hersiliidae. Cette dernière, créée par THORELL (1870), a conservé une individualité solide reposant sur la morphologie hautement caractéristique de ses représentants (genres *Hersilia*, *Hersiliola*, *Murricia* et *Tama*) : large prosoma dont la région oculaire se soulève en une « tourelle », pattes allongées, filières postérieures démesurées dont le segment apical est aussi long que l'abdomen.

Il existe, selon CROME (1957), des similitudes éthologiques indéniables entre les Oecobiidae et les Hersiliidae. De plus, certains caractères morphologiques semblent permettre d'apparenter les deux groupes aranéidiens encore plus étroitement. Ainsi LEHTINEN (1967) présente les modifications du céphalothorax, la disposition des yeux, les poils et la spinulation des pattes, la structure des génitalia, comme autant de preuves d'une vraie parenté phylogénétique. Avant cet auteur, MELLO LEITAO (1941) et PETRUNKEVITCH (1958) avaient d'ailleurs proposé la création d'une superfamille (Oecobioidea) réunissant les Hersiliidae et les Oecobiidae.

Il paraissait donc intéressant de rechercher si certains caractères de l'anatomie interne confirment les affinités entre les deux groupes. Or, jusqu'à présent, les Oecobiidae ont seuls fait l'objet de travaux histologiques portant essentiellement sur les glandes séricigènes (MILLOT, 1938, 1949; KOVOOR, 1979), le tubercule anal (MILLOT, 1931c; KOVOOR, 1980) et quelques points de détail du céphalothorax (MILLOT, 1930, 1931a, 1931b, 1936). Les Hersiliidae semblent inconnus au point de vue histologique, si l'on excepte, toutefois, leur appareil séricigène (KOVOOR).

J'exposerai donc dans le présent travail les résultats d'une étude histologique comparative portant sur divers organes prosomatiques des genres *Oecobius*, *Uroctea* et *Hersilia*. De plus, je décrirai un nouvel ensemble de glandes exocrines en les qualifiant provisoirement de « glandes épidermiques pluricellulaires ». Cet ensemble, auquel se rattache l'« organe pharyngien du goût », atteint son maximum de développement chez l'Uroctée de Durand.

Matériel et techniques

J'ai utilisé pour l'étude de chaque genre, des immatures, des mâles et des femelles adultes. *Oecobius annulipes* Lucas provient de Dakar (Sénégal) et *Oecobius cellariorum* (Dugès), de Béziers (Hérault, France). *Uroctea durandi* (Latreille) a été récoltée sous les pierres de la garrigue, à Cazo, près de Saint-Chinian (Hérault, France). *Hersilia caudata* Audouin provient de Dakar (Sénégal), *Hersilia vinsoni* Lucas, de Tana-

narive (Madagascar) et *Hersilia savignyi* Lucas, de Sri Lanka, où je l'ai récoltée au Coconut Research Institute de Lunuwilla¹.

Leurs prosomas ont été fixés sur le terrain par les liquides de Bouin ou de Duboscq-Brasil, inclus dans la cytoparaffine à 56° et débités en coupes sériées de 6 microns. Ces coupes ont été colorées par des méthodes trichromiques de routine: hématoxyline-éosine-orange G, triple coloration en un temps de Gabe et Martoja, trichrome de Masson modifié par Goldner.

Résultats

Ils concernent les divers organes prosomatiques, à l'exception du complexe neuro-endocrinien rétro-cérébral et des ganglions. Les centres visuels de ces derniers et leurs nerfs optiques sont remarquablement développés chez les *Hersilia*.

1. Le tube séminifère du palpe des mâles.

Il présente, dans les deux familles, la structure histologique fondamentale que l'on rencontre chez toutes les araignées (LOPEZ, 1977). Un épithélium prismatique de hauteur variable s'insère à la surface du conduit chitineux fenestré et délimite avec lui une «chambre palpaire externe». Cette chambre est assez simple chez les mâles d'*Oecobiidae* dont l'épithélium, peu festonné, est chargé d'abondantes sécrétions.

En revanche, la disposition de l'épithélium est bien plus complexe chez les mâles d'*Hersilia*; il constitue un ensemble de diverticules aciniformes juxtaposés qui s'accroissent au conduit chitineux ou en sont séparés.

2. L'organe rostral.

Cette invagination épidermo-cuticulaire sacciforme du rostre ne présente pas les signes caractéristiques d'une activité sécrétrice; LEGENDRE (1953) l'a déjà souligné chez *Tegenaria*, et conteste le terme de «glande» qui est encore souvent utilisé.

L'organe est subapical et dirigé vers le bas chez les *Oecobiidae*, tandis qu'il est central, pigmenté et ouvert en avant chez les *Hersiliidae*.

3. L'organe pariétal.

Cette différenciation localisée de l'épiderme prosomatique a été décrite par LEGENDRE (1955) dans une dizaine d'autres familles d'araignées. Elle est peu visible chez les *Hersilia* mais présente un développement remarquable chez les *Oecobiidae*; l'épithélium clair, spumeux et d'aspect plus ou moins «replié», y atteint une épaisseur de 50 microns.

¹ Je remercie Mme le Dr. J. KOVOOR qui m'a conduit à cette station en août 1980. Les *Hersilia* y sont particulièrement nombreuses sur les troncs des cocotiers *Cocos nucifera*; elles adoptent une attitude cryptique et s'enfuient rapidement lorsqu'on les inquiète en pratiquant le «squirreling», au sens imagé de ROBINSON (1980).

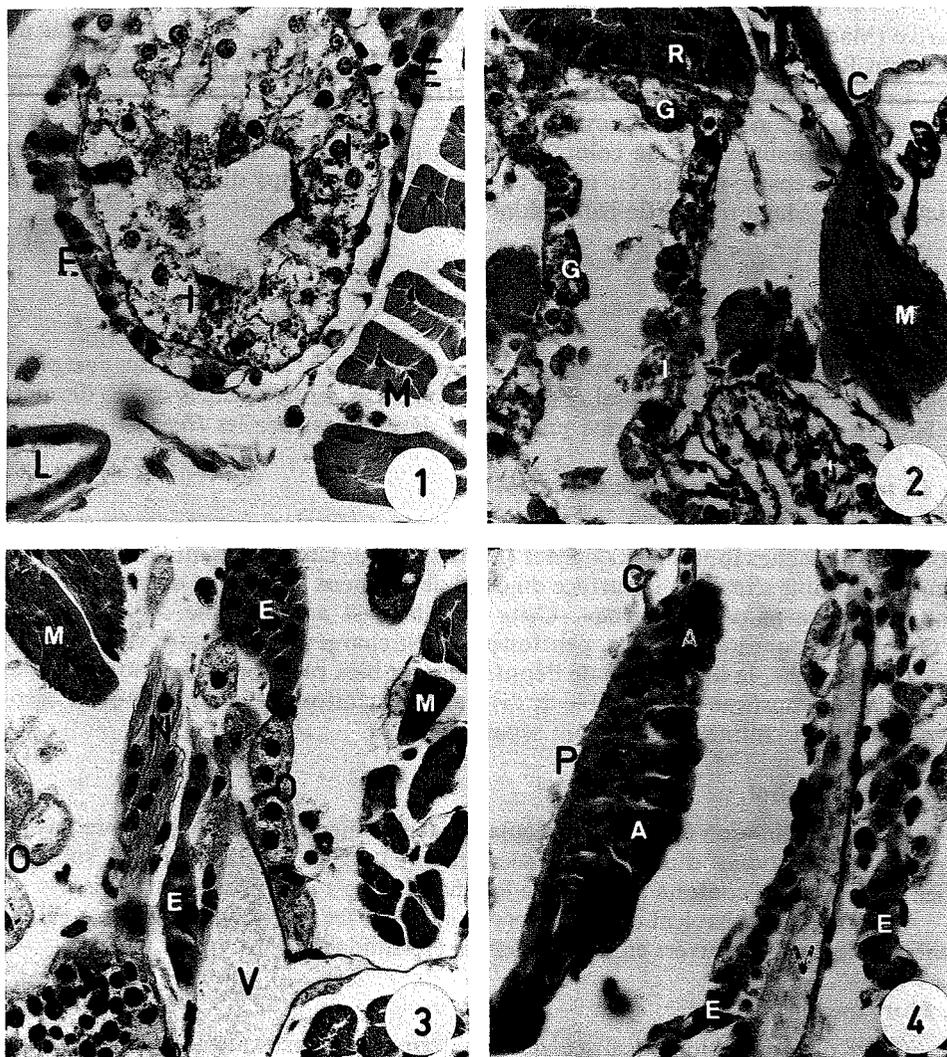
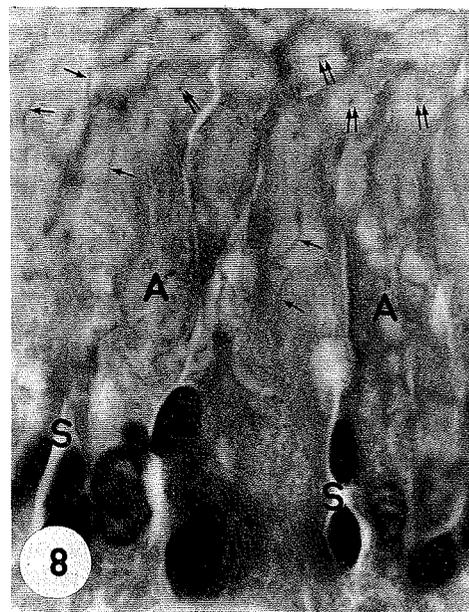
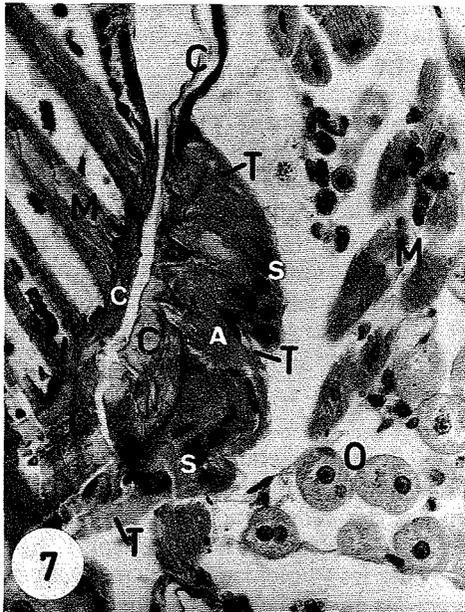
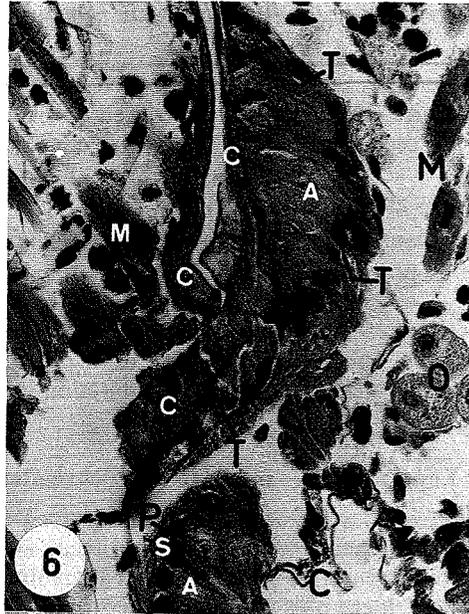
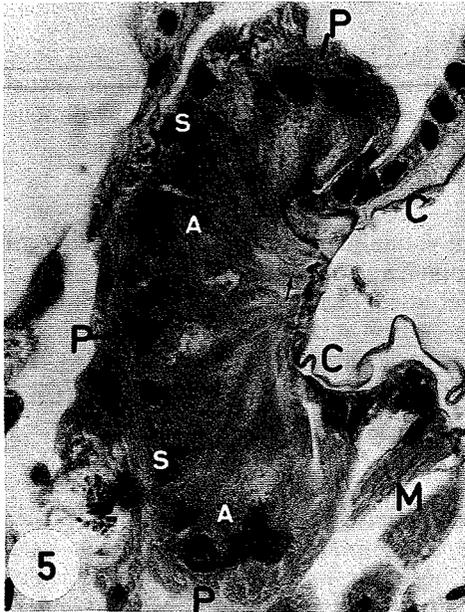


Planche I. *Uroctea durandi* (Latr.) et *Hersilia savignyi* Luc. Bouin alcoolique, coupes parasagittale (fig. 1) et horizontales (fig. 2 à 4). Hématoxyline-éosine-orange G.

1. *Uroctea*: diverticule intestinal et glande de mue. $\times 625$. — 2. *Hersilia*: diverticule intestinal dans le rostre. $\times 250$. — 3. *Uroctea*: glande de mue et néphrocytes entourant un vaisseau. $\times 625$. — 4. *Hersilia*: glande de mue, près d'un vaisseau, et «glande épidermique pluricellulaire» du pharynx. $\times 625$.

Planche II. *Uroctea durandi* (Latr.). Bouin alcoolique, coupes horizontales (fig. 5 à 7) et parasagittale (fig. 8), hématoxyline-éosine-orange G. «Glandes épidermiques pluricellulaires».

5. Glande du pharynx, côté gauche. $\times 625$. — 6. Glande du pharynx (partie antérieure) et glande du rostre, côté gauche. La cuticule a été «fracturée» dans cette coupe. $\times 250$. — 7. Glande du rostre, côté gauche. $\times 250$. — 8. Adénocytes (coupés obliquement ou transversalement) et cellules satellites, détail. $\times 1000$.



Abréviations: A : adénocyte; C : cuticule; E : glande de mue; G : guanocyte; I : cellule intestinale (absorbante ou à ferment); L : labyrinthe coxal; M : muscle strié; N : nerf; O : néphrocyte; P : glande du pharynx; R : organe rostral; S : cellule satellite (noyau); T : glande du rostre; V : vaisseau.

Les flèches simples désignent des coupes longitudinales de canalicules excréteurs et les flèches doubles, leurs sections transversales.

4. Les glandes gnathocoxales ou salivaires.

Elles présentent une structure «classique» dans les trois genres et rappellent donc les glandes de *Tegenaria* (LEGENDRE, 1953). Il n'existe pas de dimorphisme sexuel salivaire, contrairement à ce que l'on observe chez les Leptonetidae, les Linyphiidae et un certain nombre d'Araneidae et d'Erigonidae.

5. Les glandes à venin.

Peu étendues chez les *Oecobius*, elles sont volumineuses dans les deux autres genres et possèdent un épithélium sécréteur festonné, surtout chez l'*Uroctée*.

Les glandes venimeuses d'*Hersilia*, non étudiées par MILLOT (1931a) et SUOMALAINEN (1964), ont un canal excréteur à peu près droit et ne présentent pas de coudure observée chez les Oecobiidae dont elle serait caractéristique (MILLOT, 1931a). On note, en revanche, une petite dilatation intrachalécérienne qui semble propre à *Hersilia*.

6. Les diverticules intestinaux ou chyloenteriques.

Chez les *Oecobius*, ils sont réduits à deux petites expansions sacciformes postérieures et peuvent être ainsi rattachés au type «simple» de MILLOT (1931b). Leur paroi ne renferme pas de cellules à guanine. Chez *Uroctea*, le système des diverticules est nettement plus complexe. Il comporte 4 paires de culs-de-sac qui divergent latéralement et pénètrent dans les coxae des pattes ambulatoires. MILLOT (1931b, fig. 17) a schématisé cette disposition particulière qu'il rattache à son type «classique». Les parois ne renferment toujours pas de guanocytes (pl. I, fig. 1).

Chez *Hersilia*, que MILLOT n'a pu étudier par manque d'un matériel satisfaisant, le système atteint son maximum de développement, au point d'occuper une grande partie du céphalothorax; il appartient donc au type «complexe» (MILLOT, 1931b). Tous les diverticules sont hypertrophiés, aussi bien les antérieurs, comme dans la famille des Salticidae, que les latéraux, comme dans la famille des Araneidae: ils se répartissent en trois plans plus ou moins superposés, édifient un lacis sous la masse nerveuse, entourent les nerfs optiques, atteignent le large «auvent» clypéal et envahissent presque tout le rostre (pl. I, fig. 2). Leur paroi est caractérisée par sa richesse extrême en cellules à guanine. D'après MILLOT (1931b), ces guanocytes seraient également nombreux chez les *Tetragnatha*.

7. La glande de mue.

Elle a été découverte par MILLOT en 1930 («cellules endocrines») et étudiée récemment chez les *Pisaura* (BONARIC, 1980: «glande de mue»). Dans le cas des Oecobiidae et des Hersiliidae, elle est formée par des cellules acidophiles, plus ou moins polyédriques et pourvues de noyaux vésiculeux nettement nucléolés (pl. I, fig. 1, 3, 4). Leur taille est toujours plus réduite que chez les Pholcidae (MILLOT, 1930) et surtout, que chez les Theridiidae du genre *Argyrodes* dont les cellules endocrines sont peu nombreuses mais énormes (LOPEZ, obs. inéd.). Elles se réunissent en amas irréguliers chez les Oecobiidae (pl. I, fig. 1, 3) et tendent à adopter une disposition cordonale ou trabéculaire chez les *Hersilia* (pl. I, fig. 4).

La glande de mue des *Oecobius* est réduite à quelques amas cellulaires se concentrant au-dessus des nerfs des pattes («groupes latéraux» de BONARIC). Chez *Uroctea*,

elles siègent non seulement au-dessus des nerfs et des vaisseaux des pattes, mais aussi autour des diverticules intestinaux qu'elles engainent (pl. I, fig. 1, 3).

Chez *Hersilia*, les cordons cellulaires sont visibles autour des vaisseaux (pl. I, fig. 4), de la cauda equina («groupe postérieur» de BONARIC), au-dessus de l'origine des nerfs appendiculaires («groupes latéraux») et dans l'angle formé par les ganglions sous-œsophagiens avec les diverticules chyloentériques ventraux. De plus, on note quelques îlots cellulaires périphériques siégeant entre les muscles, dans les parties postéro et latéro-dorsales du prosoma.

8. Les néphrocytes.

Les néphrocytes d'*Oecobius* sont un peu plus nombreux que ne l'a indiqué MILLOT (1930); ils se localisent non seulement autour des glandes à venin, mais aussi dans la région clypéale et autour des deux diverticules intestinaux.

Chez *Uroctea*, ils abondent dans le rostre, dans les gnathocoxae, autour des glandes à venin et sous le système nerveux, cauda equina comprise. Ils forment à ce dernier niveau un véritable «matelas» rappelant celui des *Filistata* (MILLOT, 1930). Des néphrocytes isolés sont également visibles au contact des grosses artères (pl. I, fig. 3) et entre les faisceaux de fibres musculaires striées dans la partie latéro-dorsale du prosoma.

Les néphrocytes d'*Hersilia* sont encore plus nombreux que ceux d'*Uroctea*. Ils se logent dans les chélicères, les gnathocoxae, le rostre, les cordons de la glande de mue et contre les artères, entre les diverticules chyloentériques ventraux et les ganglions sous-œsophagiens. Il s'ensuit que les *Hersilia* et les *Uroctea* appartiennent au groupe des araignées «riches en néphrocytes» (MILLOT, 1930).

9. Les glandes coxales.

Elles comportent dans les trois genres un labyrinthe peu développé et un canal de décharge s'ouvrant sur la coxa de PI comme chez tous les Aranéomorphes (BUXTON, 1913). Le labyrinthe est un tube borgne plus ou moins anguleux s'appliquant contre l'endosternite. Sa paroi montre des fibres musculaires périphériques longitudinales et un épithélium acidophile, à noyaux sub-apicaux et à striation basale peu nette (pl. I, fig. 1). Très court chez *Oecobius*, il atteint chez *Uroctea* l'origine du jabot aspirateur et la dépasse chez les *Hersilia*. Le canal de décharge est entouré par des fibres musculaires édifiant, semble-t-il, un appareil d'occlusion visible chez *Uroctea* et chez *Hersilia*. Dans ce dernier genre, son orifice excréteur est masqué par un double repli du tégument.

10. Les «glandes épidermiques pluricellulaires».

Faute de termes qui traduiraient leur fonction, encore inconnue, je désigne ainsi des organes sécréteurs exocrines sous-cuticulaires, symétriques et pairs, logés en des points précis de l'épiderme prosomatique.

Chacun d'eux est constitué par un ensemble de gros adénocytes et de cellules «satellites» ayant toujours le même aspect, quelle que soit la localisation considérée (pl. II). Les adénocytes sont des éléments épithéliaux très allongés (jusqu'à 80 microns chez l'*Uroctée*) et plus ou moins prismatiques, dont l'extrémité apicale s'effile en un cône pénétrant la cuticule. Le quart basal renferme un gros noyau vési-

culeux, à nucléole très apparent et chromatine marginale (pl. II, fig. 5, 8). Le cytoplasme est acidophile, vacuolisé et délimite, par ses trois quarts supérieurs, une cavité extracellulaire bordée de microvillosités (pl. II, fig. 8). Dans cette cavité, se loge un grêle canalicule oxyphile, plus ou moins pelotonné sur lui-même et traversant la cuticule épaissie au niveau de l'apex adénocytaire (pl. II, fig. 5, 6, 7). L'ensemble correspond vraisemblablement à un «end apparatus» sur le plan ultrastructural.

Les cellules satellites sont logées entre les précédentes et paraissent les soutenir. Elles sont individualisées par un petit noyau oblong, à chromatine dense; leur cytoplasme est très aplati et peu visible (pl. II.).

Ainsi constituée, chaque «glande épidermique pluricellulaire» est un organe en coussinet, de largeur très variable suivant sa localisation et la taille de l'araignée. Il ne soulève pas la cuticule qui reste à peu près plane à son niveau et y est criblée d'orifices excréteurs. Les cellules contractent parfois des rapports de contiguïté avec les nerfs du voisinage (pharynx) ou sont accolées aux fibres musculaires striées voisines (coxa de PI).

La situation des glandes est très particulière et caractéristique. Les plus volumineuses d'entre elles existent dans les trois genres étudiés et siègent sur la paroi latérale du pharynx (pl. I, fig. 4; pl. II, fig. 5, 6); elles correspondent à l'«organe pharyngien» auquel MILLOT (1936) attribuait un rôle sensoriel gustatif. Ces glandes pharyngiennes sont surtout développées chez l'*Uroctée* de Durand, choisie précisément par MILLOT pour illustrer sa description, et chez les *Oecobius*, où ses cellules sont peu nombreuses mais restent encore de grande taille. Dans le cas des *Hersilia*, les adénocytes sont nombreux, serrés et étroits (pl. I, fig. 4).

Les autres glandes n'ont fait l'objet d'aucune description antérieure dans les trois genres étudiés. L'une d'elles est très proche de la glande pharyngée. Elle occupe la partie latéro-basale du rostre (pl. II, fig. 6, 7). Son bord postérieur entre en rapport avec le bord antérieur de la glande pharyngée (pl. II, fig. 6); ses canalicules excréteurs traversent la cuticule rostrale, très épaissie à ce niveau, et déversent la sécrétion dans l'interstice rostro-palpaire (pl. II, fig. 6, 7). D'autres petits organes épidermiques, plus discrets que les deux précédents, ont été repérés, chez l'*Uroctée* seulement, à la base des gnathocoxae, des chélicères, des coxae de PI, où elles s'associent avec la terminaison de la glande coxale, et celles de PII. Il existe enfin, toujours chez *Uroctea*, une dernière paire de «glandes épidermiques pluricellulaires», très postérieures cette fois, car siégeant dans le pédicule, sur ses parties ventro-latérales. Elles font actuellement l'objet d'une étude histologique et ultrastructurale séparée.

Discussion

L'anatomie prosomatique interne des *Oecobius* de rapproche de celle de l'*Uroctée* par l'organe pariétal, les glandes coxales et l'organe du rostre. Elle en diffère par une réduction marquée des glandes venimeuses, des diverticules intestinaux, des néphrocytes et de la glande de mue. Ce faible développement ne paraît pas lié à la petite taille de l'animal. Il est compensé par un important volume des ganglions nerveux, plus réduits, en revanche, chez *Uroctea* dont le cerveau est peu développé comme celui des autres araignées sédentaires (MILLOT, 1949). De plus, la même *Uroctea* est pourvue d'un ensemble très apparent de «glandes épidermiques pluricellulaires» sié-

geant dans le prosoma et le pédicule. Sa glande de mue est en grande partie péri-diverticulaire. On sait enfin qu'elle dispose d'un appareil séricigène plus complexe que celui des *Oecobius* (KOVOOR, 1979). Toutes ces différences ne confirment guère une parenté étroite entre les deux sous-familles. Elles semblent prouver seulement que les *Oecobiinae* sont moins évolués que les *Urocteinae*, d'autant plus qu'ils possèdent un cribellum, caractère primaire (GLATZ, 1967).

Si l'on compare maintenant les *Oecobiidae* aux *Hersilia*, on relève tout d'abord l'existence de quelques points communs, notamment la structure des glandes salivaires et des glandes coxales. Malgré quelques différences dans leur longueur, ces dernières ont un aspect histologique à peu près semblable, avec une réduction du labyrinthe au profit du saccule; elles peuvent donc être incluses dans le groupe 2 de la classification de BUXTON (1913) où étaient déjà réunis des *Cribellates* (*Dictynidae*) et 8 familles d'*Ecribellates*. On note ensuite un équipement néphrocitaire et des glandes venimeuses aussi développés chez l'*Uroctée* que chez les *Hersilia*. On note enfin que ces mêmes *Hersilia* se singularisent par une orientation différente de l'organe rostral, un tube séminifère complexe, un organe pariétal peu apparent, une glande de mue très développée et surtout, une extension énorme de l'intestin céphalothoracique.

Or, MILLOT (1931b) a souligné que ce dernier peut être d'un très grand intérêt pour l'établissement de relations phylogénétiques entre les différentes familles d'araignées. Il s'en est inspiré pour préciser la position systématique des *Pholcidae*. Si nous tenons compte du degré croissant de la complexité diverticulaire dans le cas des *Oecobiidae* et des *Hersilia*, il semble bien que nous puissions disposer les trois genres étudiés suivant la séquence: *Oecobius* — *Uroctea* — *Hersilia*. Une telle interprétation ne préjuge pas de liens réels pouvant unir entre eux les trois genres ou même les deux familles, d'autant plus que chez les *Hersiliidae*, *Hersiliola*, *Murricia* et *Tama* n'ont pu être étudiés. Elle corrobore les résultats obtenus par KOVOOR (1979) dans les recherches sur les glandes séricigènes et va dans le sens d'une différenciation plus poussée chez les *Hersilia*.

Le système des «glandes épidermiques pluricellulaires» nécessite un commentaire particulier. Elles ne semblent pas permettre de rapprocher les deux familles, car d'importantes variations se manifestent d'un groupe à l'autre. Il s'agit toutefois de variations histologiques n'excluant pas une unité ultrastructurale.

L'«organe pharyngien» de MILLOT (1936) ne peut plus être considéré comme un organe sensoriel, car il montre les caractères indiscutables d'une glande exocrine, ainsi d'ailleurs que FOELIX (1979) l'a déjà noté brièvement. De plus, il ne s'agit pas d'une formation originale, unique dans le prosoma aranéidien. Ces particularités, jointes au fait que des organes identiques sont situés en des zones où la perception des saveurs ne peut, a priori, entrer en jeu, éliminent le rôle d'un organe sensoriel du goût. Or, j'ai déjà signalé par ailleurs (LOPEZ, 1978, 1983) que des glandes exocrines métamériques très voisines existent dans le prosoma d'autres araignées (*Leptonetidae*, certaines *Araneidae* du genre *Metepeira*) où elles se situent à la base d'appendices. Etant donné que les plus postérieures s'ouvrent aux coxae des P1 et y sont parfois liées étroitement à un petit labyrinthe (*Metepeira*), je considérerais qu'il s'agit de glandes coxales plus ou moins modifiées. En outre, comme le fait remarquer J. KOVOOR (comm. pers.), l'organe pharyngien rappelle beaucoup par sa structure les glandes à phéromones que nous avons décrites récemment dans la région génitale d'araignées femelles (KOVOOR, 1981; KOVOOR, LOPEZ & EMERIT, 1981). Une étude histologique

plus approfondie, des recherches histochimiques et ultrastructurales nous permettront de rapprocher plus étroitement et peut-être même d'assimiler les trois groupes d'organes. Une comparaison avec les «glandes latérales» des Palpigrades (MILLOT, 1942) et certaines structures des Pseudoscorpions (HEURTAULT, comm. pers.) ne devra pas être négligée.

Quant à l'intérêt que les «glandes épidermiques pluricellulaires» pourraient éventuellement présenter en systématique, il n'apparaîtra qu'au terme d'une étude comparée aussi exhaustive que possible. En effet, pour le peu que nous en connaissions encore, elles nous semblent varier beaucoup entre les divers groupes d'araignées par le développement respectif de leurs différentes localisations.

Références bibliographiques

- BAUM, S., 1972. — Zum «Cribellaten-Problem»: Die Genitalstrukturen der Oecobiinae und Urocteinae (Arachn.: Aran.: Oecobiidae). — *Abh. Verh. naturwiss. Ver. Hamburg*, (NF) **16** : 101-153.
- BLACKWALL, J., 1862. — Description of newly discovered spiders from the island of Madeira. — *Ann. Mag. nat. Hist.*, **3** (9) : 370-382.
- BONARIC, J.-C., 1980. — Contribution à l'Etude de la Biologie du Développement chez l'Araignée *Pisaura mirabilis* (Clerck, 1758). Approche physiologique des phénomènes de mue et de Diapause hivernale. *Thèse Doct. Etat, Montpellier (France)*, 282 p., 44 pl.
- BUXTON, B.H., 1913. — Coxal Glands of the Arachnids. — *Zool. Jahrb., Suppl.* **14** : 231-282.
- CROME, W., 1957. — Bau und Funktion des Spinnapparates und Analhügels, Ernährungsbiologie und allgemeine Bemerkungen zur Lebensweise von *Uroctea durandi* (Latreille)(Araneae, Urocteidae). — *Zool. Jb. Syst.*, **85** (6) : 501-672.
- FOELIX, R.W., 1979. — Biologie der Spinnen. *Thieme Verlag, Stuttgart*.
- GLATZ, L., 1967. — Zur Biologie und Morphologie von *Oecobius annulipes* Lucas (Araneae, Oecobiidae). — *Z. Morph. Tiere*, **61** : 185-214.
- KOVOOR, J., 1979. — Les glandes séricigènes d'*Uroctea durandi* (Latreille) (Araneae: Oecobiidae). Révision, histochimie, affinités. — *Ann. Sci. nat., Zoologie, Paris* (13) **1** : 187-203.
- KOVOOR, J., 1980. — Données nouvelles sur le tubercule anal d'*Uroctea durandi* (Latreille)(Araneae: Oecobiidae). — *Proc. 8° Intern. Congr. Arachnol., Wien* : 297-302.
- KOVOOR, J., 1981. — Une source probable de phéromones sexuelles: les glandes tégumentaires de la région génitale des femelles d'Araignées. — *C.R. VI^e Coll. Arachnol. expr. fr., Modena-Pisa (28 aout-1er sept. 1981)* : 1-15.
- KOVOOR, J., sous presse. — Anatomie, histologie et affinités des glandes séricigènes des *Hersilia* Sav. et Aud. (Araneae: Hersiliidae).
- KOVOOR, J., LOPEZ, A. & EMERIT, M., 1981. — Des glandes tégumentaires particulières aux femelles chez *Leptyphantès sanctivincenti* et *Linyphia triangularis* (Araneae: Linyphiidae). — *C.R. VI^e Coll. Arachnol. expr. fr., Modena-Pisa (28 août-1er sept. 1981)* : 53-59.

- LEGENDRE, R., 1953. — Recherches sur les glandes prosomatiques des Araignées du genre Tegenaria. — *Ann. Univ. Saraviensis*, 2: 305-333.
- LEGENDRE, R., 1955. — L'organe pariétal des Araneides. — *Ann. Univ. Saraviensis*, 4: 145-150.
- LEHTINEN, P.T., 1967. — Classification of the Cribellate spiders and some allied families with notes on the evolution of the suborder Araneomorpha. — *Ann. Zool. Fenn.*, 4: 199-468 (303-305).
- LOPEZ, A., 1977. — Le tube séminifère des araignées mâles: quelques précisions sur sa structure microscopique. — *Rev. Arachnol.*, 1 (1): 1-7.
- LOPEZ, A., 1978. — Présence de glandes coxales céphaliques chez les Aranéomorphes. — *C.R. Acad. Sci., Paris*, 286: 407-409.
- LOPEZ, A., 1983. — Coxal glands of the genus Metepeira (Araneae, Araneidae). — *Journ. Arachnol.*, 11 (1): 97-98.
- MELLO LEITAO, C.F. de, 1941. — Notas sobre a sistematica des Aranhas con descrição de algumas novas especies sul americanas. — *Ann. Acad. Bras. Sci.*, 13: 103-127.
- MILLOT, J., 1930. — Le tissu réticulé du céphalothorax des Araneides et ses dérivés: néphrocytes et cellules endocrines. — *Arch. Anat. micr.*, 26 (1): 43-81.
- MILLOT, J., 1931a. — Les glandes venimeuses des Araneides. — *Ann. Sci. nat., Zoologie, Paris*, (10) 14: 113-147.
- MILLOT, J., 1931b. — Les diverticules intestinaux du céphalothorax chez les Araignées vraies. — *Zeits. Morph. Okol. Tiere*, 21 (3/4): 740-764.
- MILLOT, J., 1931c. — Le tubercule anal des Urocteides et des Oecobiides (Araneides). — *Bull. Soc. zool. France*, 56: 199-205.
- MILLOT, J., 1936. — Le sens du goût chez les Araignées. — *Bull. Soc. zool. France*, 61: 27-38.
- MILLOT, J., 1938. — L'appareil séricigène d'Uroctea durandi. — *Festschr. 60 Geburtstag Prof. E. Strand*, 2: 316-332.
- MILLOT, J., 1942. — Notes complémentaires sur l'anatomie, l'histologie et la répartition géographique en France de Koenenia mirabilis. — *Rev. franç. Entom.*, 9: 127-135.
- MILLOT, J., 1949. — L'appareil séricigène d'Oecobius cellariorum Dugès. — *Trav. Sta. zool. Wimereux*, 13: 479-487.
- MILLOT, J., 1949. — Araneides, in: P.P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, t. 6, pp. 589-743. *Masson éd., Paris*.
- PETRUNKEVITCH, A., 1928. — Systema Araneorum. — *Trans. Connect. Acad. Arts Sci.*, 29: 1-270.
- PETRUNKEVITCH, A., 1958. — Amber Spiders in European collections. — *Trans. Connect. Acad. Arts Sci.*, 41: 97-400.
- SIMON, E., 1892. — Histoire naturelle des Araignées, 2^e éd., t. 1. 1084 p., *Librairie encycl. Roret, Paris*.
- SUOMALAINEN, K.U., 1964. — Histological studies on the poison glands of Araneids. — *Ann. Zool. Fenn.*, 1: 89-93.
- THORELL, T., 1870. — On European Spiders. — *N. Act. reg. Soc. Sci. Upsala*, (3) 7: 109-242.