

Quelques particularités du développement de l'araignée chilienne *Trysothele pissii* (Dipluridae): une contribution à la trichobothriotaxie des mygales

par M. EMERIT, J.C. BONARIC et G.R. CALDERON*

Résumé

Le développement postembryonnaire de la mygale chilienne *Trysothele pissii* (Dipluridae) se caractérise par l'existence d'une prélarve intra-chorionale, l'éclosion se faisant à l'état de larve, suivie d'une prénymphe qui précède la série de nymphes (selon la terminologie de VACHON). La trichobothriotaxie est de type pair pour le tibia et le tarse, impair pour le basitarse, avec accroissement sur les modes basal et intercalaire. Une variation subite du taux d'accroissement trichobothriotaxique, qui passe de $\times 10$ en allant de la prénymphe à la première nymphe, à $\times 1,1$ pour les stades suivants, pourrait être due au télescopage de plusieurs stades en début de développement nymphal, phénomène qui permet de comprendre comment a pu naître une trichobothriotaxie de type invariant comme celle des scorpions.

Summary

The postembryonic development of the Chilean funnel-web spider *Trysothele pissii* becomes clearly marked by the existence of an intrachorionic prelarva, the hatching of the egg giving a larva, followed by a prenymphe, which is itself followed by a succession of nymphs (according to a VACHON's nomenclature). The trichobothriotaxy belongs to an even design for tibia and tarsus, an odd design for the basitarsus, with increasing along «basal» or «intercalary» modes. A sudden variation of the trichobothriotaxic increasing rate, which changes from $10\times$ (for the prenymphe-1st nymph transition) into $1,1\times$ for the following stadiums could be caused by the telescoping of several stadiums in the beginning of the nymphal development, a phenomenon which allows to understand how an invariant trichobothriotaxy like scorpion's may have appeared.

* Adresse des auteurs : Laboratoire de Zoologie II, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier.

Introduction

Tryssothele pissii Simon 1889 est une araignée mygalomorphe appartenant à la famille des Dipluridae, et qui fait partie d'un genre dont les trois espèces sont exclusivement originaires du Chili et du sud de l'Argentine. Cette araignée vit sous les pierres, ou les troncs d'arbres abattus des vallées centrales chiliennes, jusqu'à 1000 m d'altitude. Elle a été étudiée sur le terrain par l'un d'entre nous (CALDERON et al., 1979), qui en a décrit les premiers stades du développement en observation photomicroscopique. Toutefois, ceux-ci n'avaient pas encore été définis selon une terminologie classique comme celle de HOLM (1940) ou de VACHON (1957), permettant d'établir des homologues avec d'autres développements postembryonnaires, ce que nous ferons ici en y ajoutant une étude du développement de l'appareil mécanorécepteur. A cet effet, nous avons ajouté aux observations de CALDERON et al. (1979) celles obtenues sur un élevage entrepris à partir de pontes par cet auteur, à Montpellier, en 1981. Cet élevage, qui est le premier à avoir été réalisé sur cette mygale, a déjà permis d'obtenir au bout de huit mois les huit premiers stades du développement postembryonnaire suivant l'éclosion des œufs.

Chronologie et définition des stades du développement postembryonnaire de *Tryssothele pissii* (tableau I)

Selon VACHON (1957), le développement postembryonnaire des araignées se découpe en plusieurs stades, séparés par des mues, eux-même regroupés en deux périodes, une période larvaire (comprenant au maximum quatre stades: deux prélarves, une larve, une prénymphe) et une période nympho-imaginale (représentée par plusieurs nymphes et l'adulte).

Les stades¹ sont définis à la fois par des caractères éthologiques et morphologiques. En particulier, tous ceux de la période larvaire sont trophiquement dépendants de leurs réserves vitellines: leur tube digestif est clos et ils manquent d'un certain nombre de moyens correspondant à une vie extéroceptive liée à la capture des proies: leurs organes sensoriels sont peu développés et ils ne filent pas de soie.

Le développement postembryonnaire de *Tryssothele pissii* se caractérise par l'existence entre la larve, issue de l'éclosion de l'œuf, et la première nymphe, d'un stade intermédiaire, ou prénymphe.

La larve

La larve, dépigmentée, est classique par sa pauvreté en organes sensoriels: pas d'yeux (ou tout au plus des ébauches de deux yeux), pas de trichobothries, d'organe tarsal, une chétotaxie réduite à un petit nombre de soies à structure simple: courtes et

1. Ce terme est compris à la fois dans le sens de «stase» et de «stade» de la terminologie de VACHON (1957). Cette réserve faite, dans tout ce qui suit, ce sera cette terminologie qui sera utilisée.

NOMENCLATURES	HOLM	STADES INCOMPLETS			STADES COMPLETS		
		C	D		I	II	
	VACHON	STADES LARVAIRES			STADES NYMPHO-IMAGINAUX		
		LARVE	PRÉNYMPHE		1 ^{re} NYMPHE	2 ^e NYMPHE	
	CANARD	LARVE	STADE PRÉJUVÉNILÉ		JEUNE 1	JEUNE 2	
	CALDERON	1 ^{er} STADE post-embryonnaire	2 ^e STADE post-embryonnaire		3 ^e STADE post-embryonnaire		
CHRONOLOGIE		15 jours	15 J.	15 J.	15 J.	35 à 40 jours	1 MOIS
ETHOLOGIE	éclosion	IMMOBILE DANS LE COCON		SORTIE DU COCON	MOBILE GRÉGAIRE	MOBILE SÉDENTAIRE à + 8 j.	MOBILE SÉDENTAIRE
ANUS		FERMÉ			OUVERT		
FILIÈRES		INFONCTIONNELLES		FONCTIONNELLES			
CUTICULE		LISSE, NON PIGMENTÉE, AVEC SPICULES	RÉTICULÉE, NON PIGMENTÉE, SANS SPICULES		PLISSÉE, PIGMENTÉE, SANS SPICULES		
POILS		PEU NOMBREUX, SANS CUPULE	NOMBREUX, A CUPULE				
TRICHOBOTHRIES		ABSENTES	PEU NOMBREUSES A STRUCTURE SIMPLE		NOMBREUSES, DÈS LA NYMPHE 1		
GRIFFES TARSALES		SANS DENTICULATIONS	1 RANG DE DENTS		2 RANGS DE DENTS		
ORGANE TARSAL		ABSENT			PRÉSENT		
YEUX		INFONCTIONNELS	6 YEUX FONCTIONNELS		8 YEUX FONCTIONNELS		
CROCHET DES CHÉLICÈRES		BIFIDE, NON CANALICULÉ	A EXTRÉMITÉ NON BIFIDE, CANALICULÉ				
MARGE DES CHÉLICÈRES		NON DENTÉES		DENTÉES			

Tableau I. Caractéristiques du début du développement postembryonnaire de *Trysothele pissii*, postérieurement à l'éclosion.

coniques, leur embase, quoique articulée, ne forme pas de cupule. Le tégument, observé au M.E.B., est lisse, et porte des spicules triangulaires (pl.I, A).

Immobiles dans le cocon, les larves ont des griffes tarsales simples, non dentelées: deux par patte (les *Trysothele* sont des dionychnae), uniquement une griffe impaire au pédipalpe (pl.I, B). Elles ne filent pas de soie et ne semblent pas se nourrir. Pourtant la chélicère porte une griffe articulée bifide (CALDERON et al., 1979) dont la forme est, selon nous, caractéristique de la larve des Theraphosidae (*Ischnocolus*, *Grammostola*, *Acanthoscurria*, *Ceropelma*, *Avicularia*), et donc aussi des Dipluridae, bien qu'on ne la trouve pas chez la larve d'*Ischnothele karschi* Bös. et Lenz, qui a une griffe simple (HOLM, 1954). A la suite d'A. KAESTNER, M. VACHON (1958) pense que la griffe bifide pourrait être, entre deux hypothèses, un dispositif destiné à s'alimenter d'œufs non développés du cocon. CANARD (1980) signale également que les

prénymphes de certaines araignées, bien que dépourvues d'anus fonctionnel, peuvent se nourrir d'œufs en appoint du vitellus abdominal qu'elles contiennent encore, ce qui enlèverait au critère trophique une certaine partie de sa rigueur dans la distinction des périodes de VACHON. Toutefois, toujours selon CANARD, la structure vue au M.E.B. du tégument permettrait de déceler les stades trophiquement autonomes : leur cuticule porte des striations serrées permettant à l'abdomen de se distendre un peu après le repas. Ce n'est pas le cas de la larve de *Tryssothele pissii*.

Nous avons observé des larves parfaitement constituées à l'intérieur même du chorion, avant et après dissection des membranes de celui-ci. Elles portent des dents d'éclosion constituées par des embases circulaires chitinisées portant une pointe conique. En fait, un examen attentif montre que cette embase est rapportée sur le tégument larvaire, et correspond à tout ce qui reste d'une exuvie prélarvaire; ce caractère rend sur ce point *Tryssothele pissii* comparable à la Dipluridae *Ischnothele siemensii* observée par M. GALIANO (1972) où «le premier stade postembryonnaire» (la larve selon nous) conserve le tégument de la prélarve, dents d'éclosion comprises. A. HOLM (1954) observe chez la Dipluridae *Ischnothele karschi* un phénomène semblable, une prélarve intrachorionique muant en se débarrassant du même coup du chorion et l'éclosion se faisant à l'état de larve.

Il paraît toutefois improbable qu'il y ait deux prélarves chez *Tryssothele pissii*, et comme la dent d'éclosion n'existe que chez la première prélarve de VACHON (la deuxième en est dépourvue), il faut admettre ici l'ellipse d'un stade, ce qui doit être normal pour les araignées qui éclosent à l'état de larve. M. VACHON dit d'ailleurs, à propos d'*Heptathela kimurai* (Liphistiidae) (1958, p. 433): «Nous admettrons jusqu'à plus ample information, qu'à l'intérieur du chorion il n'existe qu'une seule prélarve porteuse des dents d'éclosion et que cette prélarve correspond en fait, à une première prélarve ayant, sans avoir mué, continué son développement en seconde prélarve».

La prénymphe

Quinze jours après l'éclosion, la larve de *Tryssothele pissii* mue pour donner une prénymphe. Il s'agit d'un stade composite qui garde de la larve un anus infonctionnel et un tégument dépigmenté; mais elle file de la soie. Bien qu'elle possède une chétotaxie de type nymphal, elle ne porte sur ses pattes qu'un petit nombre de trichobothries, d'aspect plus simple que les trichobothries nymphales (pl.I, D): leur cupule est haute et étroite, à petite ouverture, les sculptures sont plus simples et les éléments de symétrie bilatérale moins nets que chez ces dernières; leur soie diffère peu des poils avoisinants en calibre et en ornementation, ce qui les rend difficiles à repérer au M.E.B. La trichobothriotaxie est pauvre: de P_1 à P_4 , au tibia on trouve, dans la partie proximale de l'article, deux trichobothries en disposition paire; au basitarse et au tarse, une trichobothrie distale impaire médio-dorsale (p.II, D). Le pédipalpe porte deux trichobothries tibiales, en disposition paire, et une trichobothrie impaire médio-dorsale sur le tarse. Tous ces organites constituent les promoteurs de territoires (EMERIT et BONARIC, 1975) qui se développeront de façon considérable chez les nymphes. Par ailleurs, l'organe tarsal apparaît, et l'équipement oculaire est porté à six yeux.

La griffe de la chélicère n'est plus bifide (alors qu'elle le reste, quoique d'aspect différent de celle de la larve, chez la prénymphe de *Grammostola*, VACHON, 1958). Les marges des chélicères sont dentées.

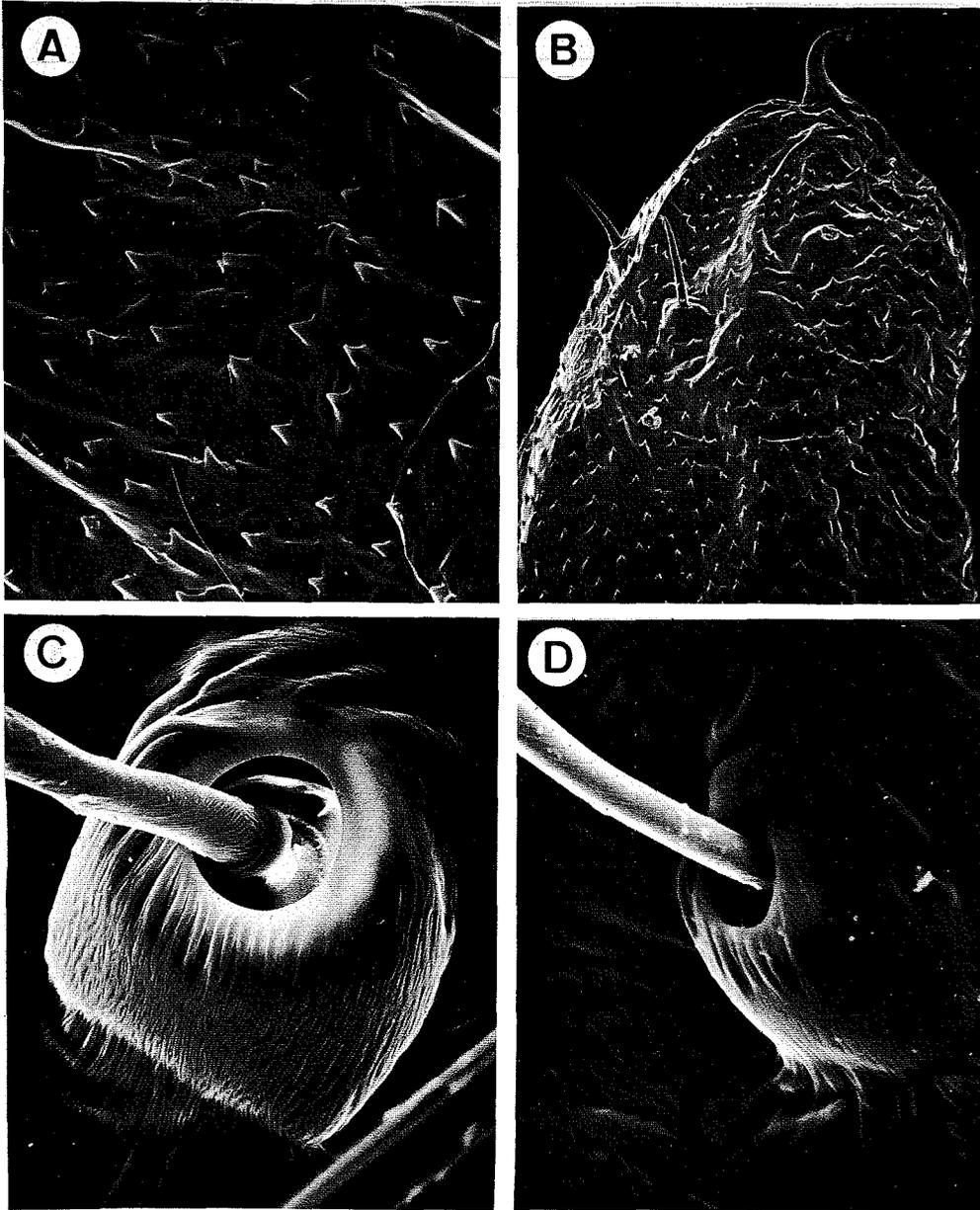


Planche I. — **A.** *Trysothele pissii*, détail du tégument d'une patte de la larve, montrant les spicules (M.E.B., grossissement 1180). — **B.** Extrémité du pédipalpe de la larve, portant une griffe tarsale recourbée et des poils coniques (grossissement 350). — **C.** Trichobothrie distale du tibia d'une première nymphe (grossissement 2300). — **D.** Trichobothrie du tibia de la prénymphe (grossissement 2200).

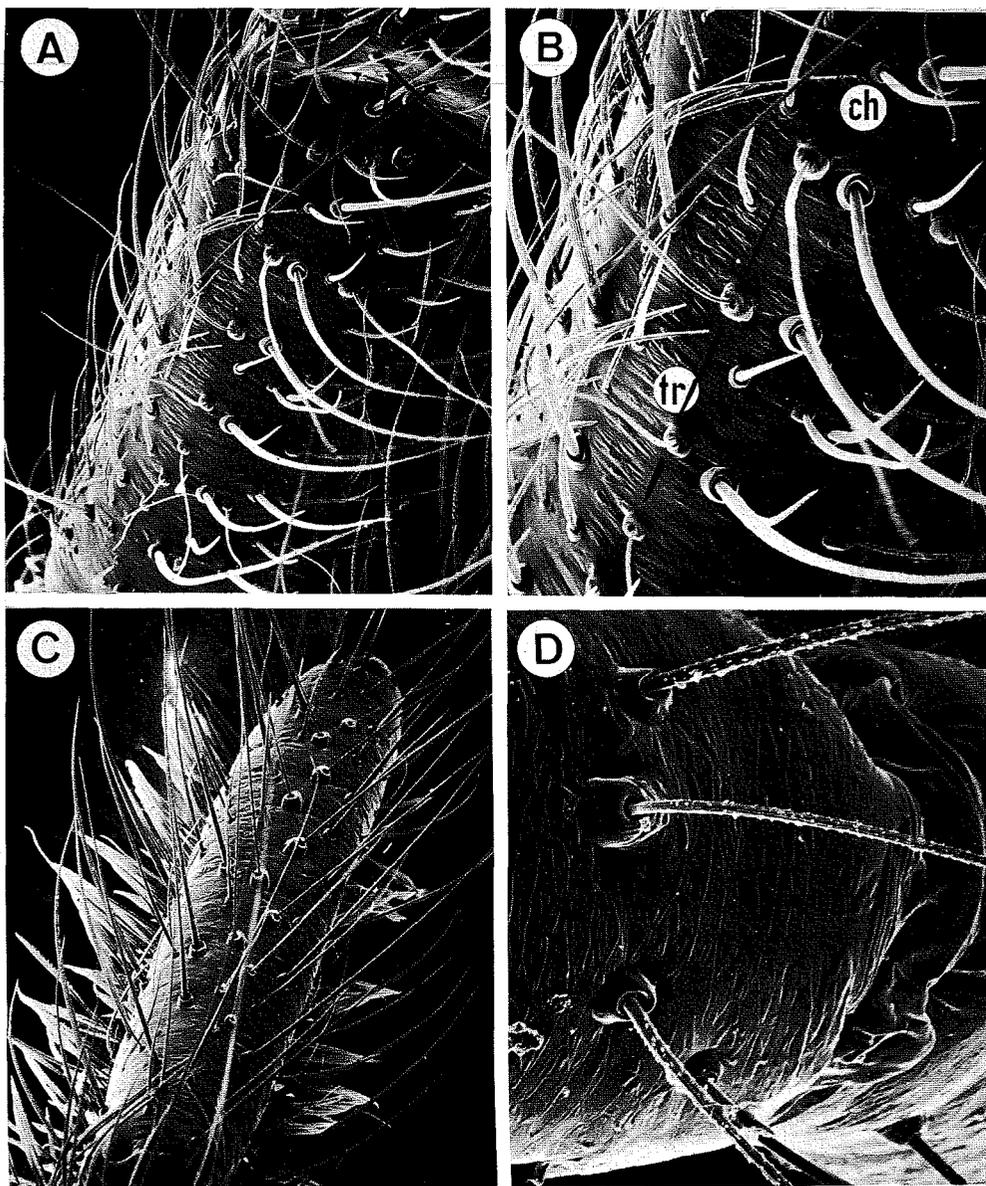


Planche II. — **A.** *Trissothele pissii*, partie proximale du tibia de P2 droite de la première nymphe, montrant les deux lignes de trichobothries, en disposition cosmiothaxique (grossissement 98). — **B.** Détail de la photo précédente, montrant la ligne de trichobothries antérieures (tr), quelques poils chémiorécepteurs (ch), des poils mécanorécepteurs. Notez la striation transversale du tégument. — **C.** Tarse de P2 droite de la première nymphe, montrant les deux lignes de trichobothries (grossissement 123). — **D.** Extrémité du basitarse de P1 droite d'une prénymphe, montrant la trichobothrie médio-distale, encadrée par deux poils simples, et la structure réticulée de la surface du tégument (grossissement 434). — Tous les appendices en vue dorsale.

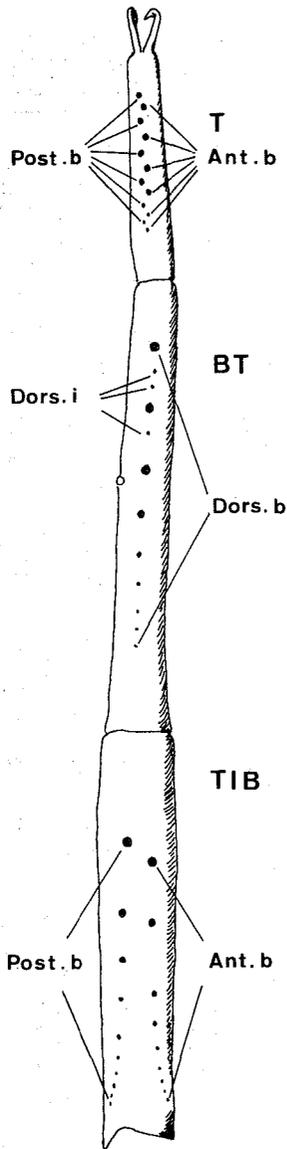


Figure 1. Trichobothriotaxie de la P4 gauche d'une première nymphe de *Tryssothele pissii*, en vue dorsale. TIB: tibia; BT: basitarse; T: tarse; Ant.: antérieur; Post.: postérieur; b: mode basal; i: mode intercalaire.

La prénymphe de *Tryssothele pissii* ne possède pas que des caractères composites des deux stades encadrants. Le tégument, réticulé, diffère à la fois du tégument larvaire et du tégument plissé des nymphes. Les griffes tarsales n'ont qu'une seule rangée de denticulations (alors qu'il en existe deux chez les nymphes).

La nymphe

Sur le plan éthologique, durant tout le stade larvaire (15 jours suivant l'éclosion des œufs) et la moitié du stade prénymphe (15 autres jours), les jeunes araignées restent dans le cocon. Une fois sorties, les prénymphe restent groupées et ne semblent toujours pas se nourrir, alors que dès leur mue d'émergence, les premières nymphes qui constituent le stade suivant, défèquent et se dispersent au bout de quelques jours. Il s'agit de petites araignées pigmentées, à tégument finement strié, vu au M.E.B.; la pilosité est abondante, il existe des mécanorécepteurs, des poils chémiorécepteurs, des organes lyriformes à fentes multiples et un organe tarsal. Les trichobothries ont une cupule caractéristique à symétrie bilatérale et à ornementation constituée par de fines striations, sans que partie proximale et partie distale ne soient séparées par une discontinuité structurale, ce qui constitue à notre sens un caractère primitif (pl.I, C).

La trichobothriotaxie

La trichobothriotaxie de la série des nymphes présente un plan d'organisation assez classique chez les mygales, rencontré notamment chez *Nemesia caementaria* (Ctenizidae) (BUCHLI, 1970). Les territoires sont annoncés chez *Tryssothele pissii* par les trichobothries promotrices de la prénymphe, dont la place correspond à celle de la trichobothrie la plus distale de chacun d'entre-eux, conformément à une interprétation donnée pour d'autres araignées (EMERIT, 1972; EMERIT et BONARIC, 1975). Ils s'enrichissent tout au long de la série des nymphes en trichobothries nouvelles. Le tibia et le tarse ont deux territoires pairs s'accroissant en progression cosmio-taxique sur le mode basal² (pl.III, A, B, C). Le basitarse ne possède qu'un long territoire dorsal impair, constitué par une seule ligne de trichobothries, à accroissement à la fois basal et intercalaire (fig. 1). Contrairement à d'autres Dipluridae, il n'existe pas de lignes de trichobothries claviformes chez *Tryssothele pissii*.

2. La nomenclature utilisée ici est celle de EMERIT et BONARIC, 1975. Pour ce qui est du problème de l'impairité et de la parité des territoires trichobothriotaxiques, voir EMERIT 1976.

Annonçant un bouleversement dans le développement, dès l'apparition de la première nymphe, la trichobothriotaxie de *Trysothele pissii* fait un bond impressionnant en effectifs, phénomène non encore constaté chez les araignées: le nombre d'organites décuple, passant de 38 chez la prénymphe à 376 pour la première nymphe. Dans la série des nymphes suivantes (suivies jusqu'à la cinquième), l'accroissement du nombre de trichobothries, d'un stade à l'autre, n'est que de l'ordre de 10%. Il existe ainsi 410 trichobothries en moyenne chez la deuxième nymphe, 468 chez la troisième, 528 chez la quatrième, 590 chez la cinquième nymphe, et environ 650 chez la sixième. Un travail en cours permettra de préciser cette progression et d'établir des barèmes trichobothriotaxiques qui, compte tenu de l'importance des effectifs en trichobothries, permettront de définir le stade d'une araignée du terrain à partir de l'examen d'une seule patte!

A titre d'exemple, les formules trichobothriotaxiques d'une première nymphe (prise sur un animal) sont les suivantes (dans l'ordre, sur les pattes d'un même côté, nombre de trichobothries du tibia, du basitarse et du tarse):

Pd 14 - 9
 P1 18 - 8 - 12
 P2 18 - 8 - 12
 P3 18 - 8 - 12
 P4 19 - 11 - 12

Conclusions

Le tableau I réunit les caractères permettant de définir les divers stades du développement postembryonnaire de *Trysothele pissii* selon 4 nomenclatures. A ce tableau, il conviendra d'ajouter une prélarve intrachorionale, ce qui s'accorde avec ce que l'on sait d'autres Dipluridae; nous avons donc la formule de développement suivante, selon la nomenclature de VACHON: (PL) L PN

La réduction du nombre de prélarves à un stade unique marque le début d'une évolution qui se traduira par des contractions plus spectaculaires du développement postembryonnaire, comme la suppression définitive de la prélarve chez les Theraphosidae *Ischnocolus* et *Grammostola* (VACHON, 1958). Il est intéressant de constater que chez une autre araignée, le Pholcidae *Pholcus phalangioides* (VACHON, 1965), c'est le stade larve qui saute, donnant la formule (PL) PN. De telles contractions du développement ne sont pas spéciales aux araignées et ont une valeur adaptative à l'environnement que l'on peut admettre a priori, bien qu'elle ne soit pas toujours évidente. L'explosion trichobothriotaxique survenue lors de la première mue nymphale vraie de *Trysothele pissii* fait également penser à un télescopage des premiers stades d'un développement nymphal hypothétique qui, se raccourcissant par une extrémité, pourrait s'allonger par l'autre, notamment par l'existence de mues post-nuptiales (BONNET, 1930, p. 217). Bien que l'on ne connaisse pas encore le nombre de stades de *Trysothele pissii*, celui de la plupart des mygales dépasse largement la dizaine.

Si l'on tente d'estimer le nombre n de stades télescopés en posant $1,1^n = 10$ (10 et 1,1 étant, nous l'avons vu, les taux d'accroissement respectifs de la première nymphe et des nymphes âgées), on obtient un résultat absurde. Il faut donc admettre qu'il

existe un *freinage* de l'augmentation trichobothriotaxique à partir du stade 2 nymphal. L'existence de tels phénomènes est importante sur le plan phylogénique : en faisant intervenir, en plus du télescopage des premiers stades, un *blocage total* de la trichobothriotaxie à partir d'un certain stade du développement postembryonnaire, et pourquoi pas, dès la première nymphe, on arriverait à obtenir une trichobothriotaxie invariante comme celle des scorpions où le premier stade possède déjà un riche assortiment trichobothriotaxique complètement stabilisé. Le télescopage des premiers stades du développement nymphal de *Tryssothele pissii* pourrait constituer un intermédiaire entre ce type invariant et le type variant représenté par la trichobothriotaxie des araignées et des Pseudoscorpions.

Bibliographie

- BONNET, P., 1930. — La mue, l'autotomie et la régénération chez les Araignées, avec une étude des Dolomèdes d'Europe. — *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **59** 1-464.
- 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.
- CALDERON, G.R., PIZZARO, G., ROJAS, C., SALINAS, J. & VIVANCO, M., 1979. — Observaciones sobre la biología de *Tryssothele pissii* (Simon 1888)(Araneae, Dipluridae) en el Parque Nacional la Campana. — *An. Mus. Hist. nat. Valparaiso*, **12** : 195-205.
- CANARD, A., 1980. — Quelques remarques à propos des premiers stades libres du développement postembryonnaire des Araignées. *C.R. V^e Colloq. Arach.*, septembre 1979, *Barcelone*, pp. 43-52.
- EMERIT, M., 1972. — Le développement des Gastéracanthes (Aranéides, Argiopidae). Une contribution à l'étude de la morphogenèse de l'appendice arachnidien. — *Bull. Mus. roy. Afr. centr. Tervuren*, **195** : 1-103.
- EMERIT, M., 1976. — Quelques réflexions sur la trichobothriotaxie des Aranéides. *C.R. Col. Arachnol. fr.*, *Les Eyzies*, 1976, pp. 40-51.
- 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 internat. arachnol. Congr.*, *Amsterdam 1974*, pp. 187-190.
- 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.
- GALIANO, M.E., 1972. — El desarrollo postembrionario larval de *Ischnothele siemensi* Cambridge, 1896 (Araneae, Dipluridae). — *Physis*, **31**, **82** : 169-177.
- HOLM, A., 1940. — Studien über die Entwicklung und Entwicklungsbiologie der Spinnen. — *Zool. Bid. Uppsala*, **19** : 1-214.

- HOLM, A., 1954. — Notes on the development of an Orthognath-spider *Ischnothele karschi* Bös. and Lenz. — *Zool. Bid. Uppsala*, **30** : 199-221.
- VACHON, M., 1957. — Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire des Araignées. Première note. Généralités et nomenclature des stades. — *Bull. Soc. zool. France*, **82** (5-6) : 337-354.
- VACHON, M., 1958. — Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire des Araignées. Deuxième note. Orthognathes. — *Bull. Soc. zool. France*, **83** (5-6) : 429-461.
- VACHON, M., 1965. — Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire des Araignées. Troisième note. *Pholcus phalangioides* (Fussl)(Pholcidae). — *Bull. Soc. zool. France*, **90** (5-6) : 607-620.