

BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL
d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

zoologie

182

N° 260 SEPTEMBRE - OCTOBRE 1974

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. VACHON.

Comité directeur : Pts Y. LE GRAND, C. LÉVI, J. DORST.

Rédacteur général : Dr M.-L. BAUCHOT.

Secrétaire de rédaction : M^{me} P. DUPÉRIER.

Conseiller pour l'illustration : Dr N. HALLÉ.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1^{re} série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2^e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3^e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

- pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;
- pour les **abonnements** et les **achats au numéro**, à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;
- pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1974

ABONNEMENT GÉNÉRAL : France, 440 F ; Étranger, 484 F.

ZOOLOGIE : France, 340 F ; Étranger, 374 F.

SCIENCES DE LA TERRE : France, 90 F ; Étranger, 99 F.

BOTANIQUE : France, 70 F ; Étranger, 77 F.

ÉCOLOGIE GÉNÉRALE : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

SCIENCES PHYSICO-CHIMIQUES : France, 20 F ; Étranger, 22 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

Observations sur la trichobothriotaxie des Néphiles (Araneae, Araneidae, Nephilinae)

par Michel EMERIT *

Résumé. — Par une technique nouvelle de montage, une corrélation positive entre le nombre de trichobothries et la taille de l'appendice a été mise en évidence chez deux espèces de Néphiles (Araneidae, Nephilinae). Chez les mâles mûrs, le polymorphisme de taille s'accompagne d'une variation corrélatrice du nombre de trichobothries.

La trichobothriotaxie des Néphiles diffère de celle, déjà connue, des Gastéracanthes (Araneidae, Gasteracanthinae), par la multiplication des cupules, l'extension des champs tibiaux sur les flancs et la face ventrale de l'article, en contrepartie d'un arrêt de différenciation des champs tarsaux ; toutefois, le déterminisme de l'apparition des trichobothries nouvelles semble être sensiblement le même chez les deux sous-familles d'Araneidae.

Abstract. — Thanks to a new mounting technique, a positive correlation between the number of trichobothries and the size of the leg has been revealed for two species of Nephilas (Araneidae, Nephilinae). In the case of grown-up males, size polymorphism goes with a correlative variation of the number of trichobothries.

Trichobothriotaxy of Nephilas differs from that, already known, of Gasteracanth (Araneae, Gasteracanthinae), by a multiplication of the cups, an extension of tibial areas on the sides and the ventral side of the article, whereas a stop in tarsal areas differentiation is revealed ; but the determinism of the coming out of new trichobothries seems to be quite identical for both sub-families of Araneidae.

L'étude de la répartition des trichobothries (ou trichobothriotaxie) sur l'appendice des Araignées intéresse les morphologistes pour deux raisons :

— Certains auteurs s'en sont servis comme critère systématique ; c'est le cas de F. DAHL (1911), et surtout de A. HOLM (1940), qui a montré que les actuelles Araneoidea ont en commun avec d'autres Aranéides groupées en trois familles le fait d'avoir, chez la première nymphe, la répartition suivante des trichobothries sur les pattes : tarse (0), basitarse (1), tibia (1-2).

— D'autres auteurs ont étudié le déterminisme de la trichobothriotaxie au cours du développement postembryonnaire dans le cadre d'une analyse de la morphogenèse de l'appendice aranéidien ; c'est dans ce but qu'une Mygale, *Nemesia caementaria* (Latr., 1798), a été étudiée en 1968 par H. BUCHLI¹. J'ai montré en 1964 que chez une Araneidae, *Gasteracantha versicolor* (Walek., 1841), le nombre des trichobothries de la patte augmentait de stade en stade, ces mécanorécepteurs dessinant une carte trichobothriotaxique qui se complétait graduellement, sans changer ses dispositions antérieures.

* Correspondant du Muséum. Laboratoire de Zoologie II, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place E. Bataillon, 34060 Montpellier Cedex.

1. Œuvre publiée à titre posthume en 1970.

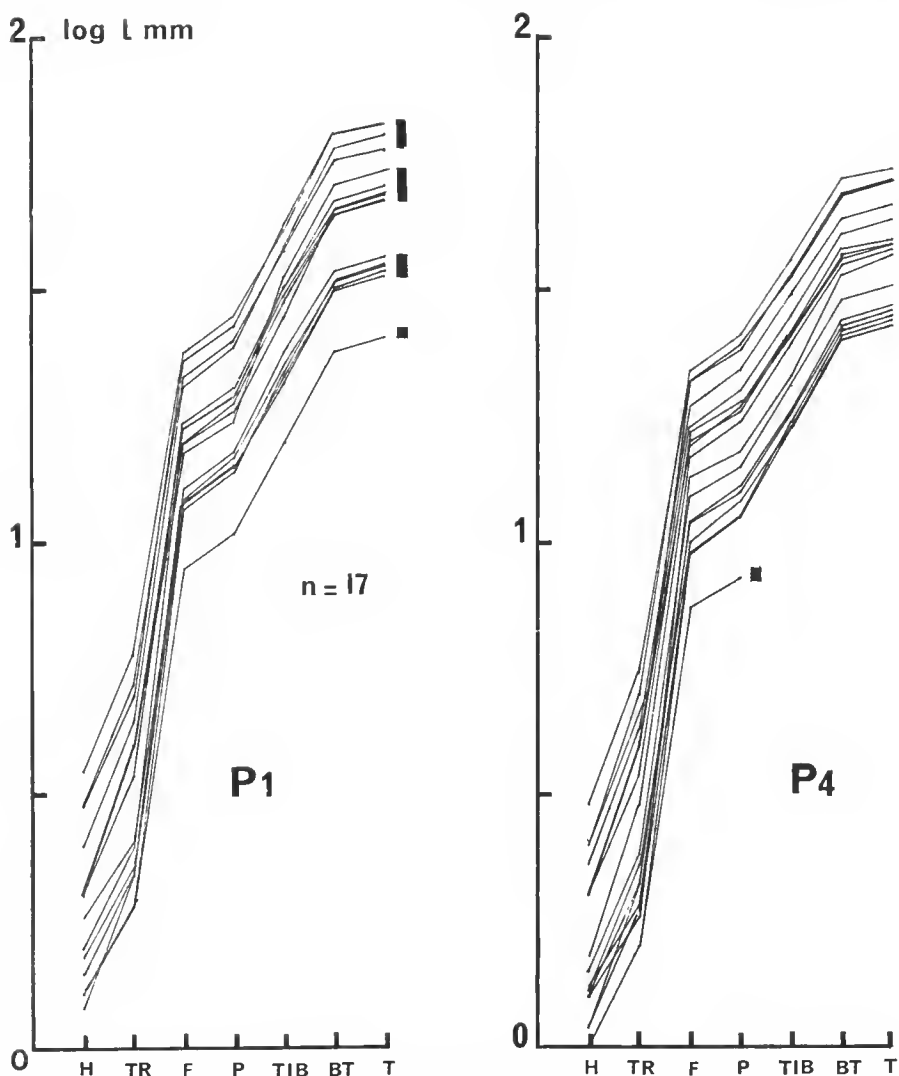


FIG. 1. — Longueur cumulative (en ordonnées) des divers articles des pattes 1 et 4 (désignés par leur initiale en abscisses) de 17 femelles appartenant à une population de terrain de *Nephila madagascariensis*.

Les 4 groupes de taille sont soulignés d'un trait fort.

Les Gastéracanthes femelles devenant adultes en peu de stades, huit au maximum chez l'espèce *G. versicolor*, il était intéressant de savoir ce que devenait la trichobothriotaxie d'Araneidae géantes comme les Néphiles, dont les femelles muent jusqu'à douze fois pour devenir adultes (P. BONNET, 1929). Retrouverait-on par ailleurs, chez ces Aranéomorphes, quelques caractères de la trichobothriotaxie des Mygalomorphes qui présentent aussi un très grand nombre de stades dans leur développement postembryonnaire ?

Le présent travail part d'observations faites sur des populations de terrain appartenant à deux espèces de Néphiles : *Nephila madagascariensis* A. Vinson, 1863, représentée par une quarantaine de femelles, et *Nephila senegalensis senegalensis* C. A. Walekenaer, 1842 (5 femelles et 30 mâles)¹. Il pourra ultérieurement être complété par l'étude d'élevages.

DONNÉES BIOMÉTRIQUES

Une connaissance des caractéristiques biométriques de la patte des Néphiles est nécessaire comme préalable à l'étude de la trichobothriotaxie. Les appendices de 17 femelles de *Nephila madagascariensis* ont été mesurés, article par article, pour savoir si les pattes homologues de toutes les femelles mûres récoltées sur le terrain présentaient des normes identiques².

Les courbes cumulatives obtenues en additionnant, article par article, les longueurs successives, exprimées en logarithmes, des divers articles de la patte se répartissent en quatre groupes nettement visibles (fig. 1) ; ces groupes correspondent vraisemblablement à autant de stades du développement puisque les animaux, récoltés au même endroit et à la même date, ont vécu dans des conditions identiques. On trouve des femelles mûres dans les trois derniers groupes de taille, ce qui étend au terrain les observations de P. BONNET (1929) ; cet auteur a en effet constaté qu'il existait dans ses élevages de Néphiles une fluctuation dans le stade d'apparition de la maturité des deux sexes.

Deux autres remarques peuvent être faites ; classés par taille décroissante, les appendices se présentent toujours dans l'ordre suivant : P₁, P₂, P₃, P₄, Pd, ce qui semble être un caractère général chez les Araneidae, trouvé par W. et I. CROME en 1960 chez *Argiope bruennichi* (Scop., 1772), et par moi-même en 1968, chez *Gasteracantha versicolor*.

Enfin, malgré la longueur des pattes par rapport au corps, le tarse est remarquablement court par rapport au basitarse et aux autres articles longs.

TECHNIQUE D'ÉTUDE DE LA TRICHOBOTHRITAXIE

La pilosité très dense de la patte des Néphiles rend difficile l'observation des trichobothries. Deux méthodes de préparation de la patte ont été employées :

Chez les mâles et les jeunes nymphes femelles, dont les appendices sont relativement courts, l'ensemble constitué par le tibia et le tarse est détaché du reste de la patte et, après éclaircissement à la potasse à 2 % pendant 12 heures, il est monté sous lamelle dans des microtubes de verre orientables, selon une technique déjà employée chez les Gastéranthes (M. EMERIT, 1963). Il est nécessaire toutefois de donner aux microtubes deux orientations successives pour ouvrir l'ensemble de la trichobothriotaxie (pl. I, A).

1. Chacun de ces deux lots provient d'une récolte unique sur une seule station (si l'on excepte les 3 femelles n° 3053, mises en fin de série de *N. madagascariensis*). Récolteurs : M. EMERIT, 25.VI.1960 à Dakar N°Gor (*N. senegalensis*) ; R. LEGENDRE, 1.II.1967 à Tananarive (*N. madagascariensis*) ; M^{me} JARNIAT, III.1963 à Tananarive (pour les 3 femelles n° 3053).

2. Je remercie ici M. M. BOUSCHET qui a collaboré à cette introduction biométrique et R. LEGENDRE qui m'a communiqué le matériel malgache.

Chez les femelles âgées, après passage à la potasse, la même portion est fendue au rasoir selon sa ligne médio-ventrale¹, débarrassée des restes de muscles, étalée à plat sur un liège comme une peau de maroquinerie, l'application de la pièce étant assurée par des épingles minuties coudées en baïonnette (ne pas piquer le tégument) ; puis la pièce est déshydratée, démontée après durcissement dans le toluène et mise en préparation au baume du Canada sous compression (pl. I, B).

VARIÉTÉ DE LA CHÉTOTAXIE DE LA PATTE

On peut observer sur la patte des Néphiles des épines, des poils coniques, deux sortes de « poils dressés », des trichobothries.

Les épines sont ici très grosses, donc bien visibles ; leur paroi longitudinale est nettement cannelée ; leur nombre subit d'importantes fluctuations qui ont été observées chez des mâles par L. DEROUET et E. DRESKO (1956) (pl. I, A : E).

Les poils coniques, qui sont très fournis dans la partie distale du tibia de *Nephila madagascariensis*, forment une brosse (pl. I, B) qui disparaît chez la femelle mûre (P. BONNET, 1930). Une différence dans l'homogénéité de la densité de la pilosité des tibias de P₄ est utilisée en systématique pour séparer *Nephila madagascariensis* de *Nephila pilipes* (Lucas, 1858) (P. L. G. BENOIT, 1962). Cette pilosité conique ne masque pas les aires trichobothriotaxiques qui sont mieux dégagées chez *Nephila senegalensis* que chez *N. madagascariensis*. Dans le tarse, les poils coniques sont bi- ou polyfurqués et se répartissent de façon, semble-t-il, homogène sur toute la longueur de l'article.

Les « poils dressés », translucides et peu nombreux (M. EMERIT, 1969), font place aux trichobothries et sont implantés dans le prolongement des lignes trichobothriotaxiques (pl. I, A : P). D'autres poils dressés, disposés en lignes longitudinales latérales et ventrales, sont surtout abondants sur le tarse. B. KRAFFT considère ces derniers comme étant des chémiorécepteurs (1973).

Les trichobothries proprement dites sont aisément reconnaissables à leur cupule élargie qui permet de les repérer, même si la soie manque. Elles sont de petite taille (le diamètre de la cupule ne dépasse pas 10 à 30 μ , alors qu'il atteint jusqu'à 50 μ chez les Gastéranthes) (pl. I, C : Tr).

La structure de ces mécanorécepteurs est conforme au schéma classique, et présente des anomalies tératologiques rencontrées également chez les Gastéranthes (dédoublement de la cupule, bifurcation de la soie).

La trichobothriotaxie des Néphiles peut donner lieu à deux sortes de remarques, les unes d'ordre spatial (localisation des poils et étendue des aires d'implantation des trichobothries), les autres d'ordre numérique.

TOPOGRAPHIE TRICHOBOTHRIOTAXIQUE

Les trichobothries des Néphiles sont réparties, comme chez les autres Aranéides, en deux groupes (ou champs) par article, disposés de part et d'autre de l'axe externe médio-dorsal de la patte. Il en existe sur le basitarse et le tibia (fig. 2).

1. Opérer sous la loupe binoculaire, avec une lame aiguë pour scalpel démontable (FEATHER, modèle 11, n° 3), neuve.

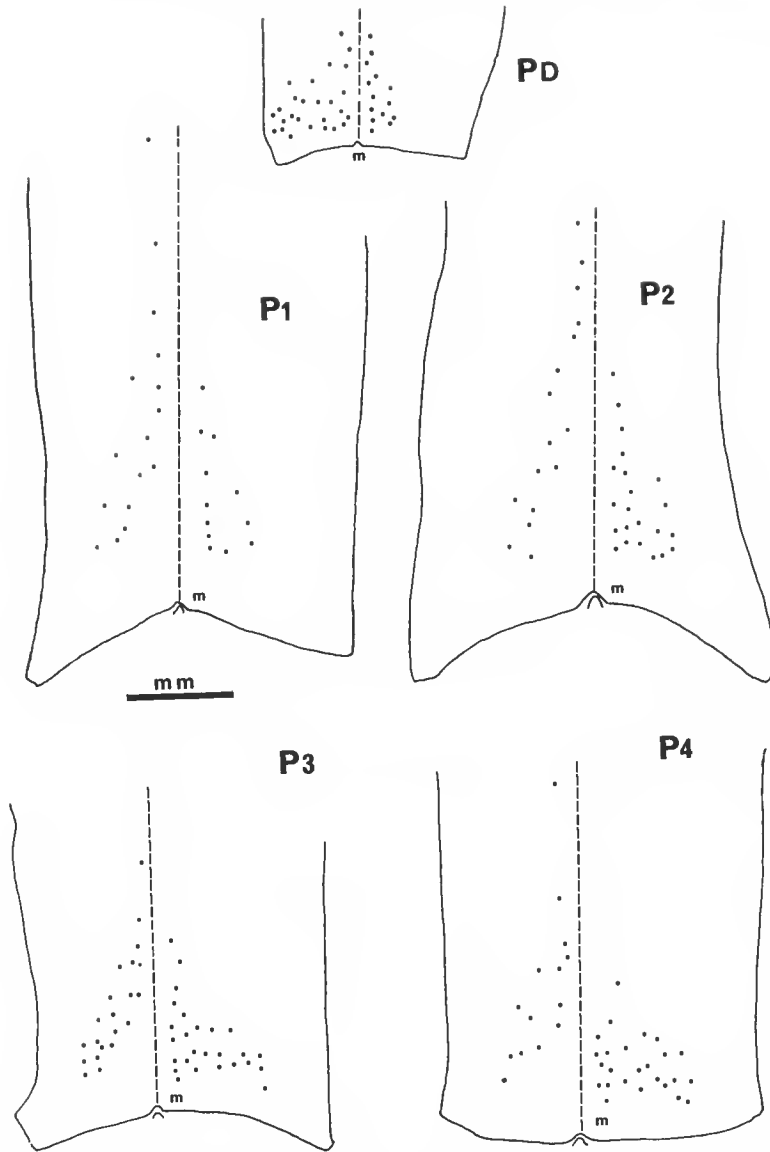


FIG. 2. — Répartition des trichobothries sur le tibia des appendices d'une femelle adulte de *Nephila madagascariensis* (CEM 3052) montage à plat.

En tirets : la ligne médio-dorsale ; m : articulation basale.

Contrairement aux Gastéracanthes où ils sont uniquement dorsaux, les champs trichobothriotaxiques des Néphiles s'étendent également sur les flancs de l'article et en gagnent même la face ventrale, allant même chez le pédipalpe de la femelle adulte jusqu'à la ligne médio-ventrale.

En contrepartie, en longueur, on ne trouve de trichobothries que dans la zone tout à fait basale du tibia. Dans la deuxième patte, par exemple, d'une femelle adulte de *Nephila senegalensis*, la première eupule (qui est également la plus distale) ne dépasse pas le cinquième de la longueur du tibia, alors que dans une patte homologue d'une femelle adulte de *Gasteracantha versicolor*, elle atteint le tiers de cet article et, toujours chez cette dernière espèce, peut dépasser les deux tiers du tibia dans le cas de la P₄.

Le pédipalpe du mâle mûr de Néphile présente une telle exagération de ce phénomène que les trichobothries semblent être disposées selon une ligne transversale.

TABLEAU I. — Formules trichobothriotaxiques des appendices de femelles appartenant à deux espèces du genre *Nephila*, classées par tailles croissantes des pattes.

Longueur du tibia de P1 (en mm)	Formules trichobothriotaxiques des APPENDICES					Référé- nce (CEM)	Nombre de tri- chobothries d'un côté	Espèce
	Pd	P1	P2	P3	P4			
0,6	(00)(1 0)	(00)(2 1)	(10)(2 1)	(10)(2 4)	(00)(2 2)	3087	19	NEPHILA madagas cariensis
2,0	(00)(4 3)	(10)(5 5)	(10)(5 4)	(10)(4 5)	(00)(4 5)	3090	47	
2,2	(00)(7 3)	(10)(6 4)	(10)(5 5)	(10)(4 5)	(00)(4 7)	3086	53	
3,0	(00)(8 4)	(10)(8 5)	(10)(8 6)	(10)(5 6)	(00)(3 4)	3084	60	
3,6	(00)(8 3)	(10)(10 6)	(00)(6 9)	(10)(5 8)	(00)(6 7)	3076	70	
4,4	(00)(11 5)	(10)(11 6)	(10)(9 6)	(10)(6 8)	(00)(7 12)	3083	84	
4,8	(00)(11 5)	(10)(8 7)	(10)(9 6)	(10)(7 9)	(00)(7 13)	3085	85	
4,8	(00)(11 5)	(10)(9 6)	(10)(9 7)	(10)(7 9)	(00)(7 12)	3088	85	
6,0	(00)(14 8)	(10)(11 11)	(10)(11 11)	(10)(9 12)	(00)(10 16)	3089	116	
7,9	(00)(17 11)	(10)(10 9)	(10)(9 11)	(10)(9 15)	(00)(9 16)	3064	119	
8,8	(00)(23 8)	(10)(16 14)	(10)(15 12)	(10)(12 17)	(00)(14 20)	3082	154	
9,2	(00)(21 10)	(10)(13 10)	(10)(9 9)	(10)(16 24)	(00)(12 20)	3060	147	
9,2	(00)(23 8)	(00)(11 13)	(20)(14 11)	(10)(12 14)	(00)(9 18)	3066	136	
9,8	(00)(21 11)	(00)(17 14)	(00)(15 15)	(00)(15 15)	(00)(14 21)	3061	158	
10,5	(00)(25 9)	(10)(14 12)	(10)(12 16)	(00)(13 16)	(00)(10 15)	3059	144	
10,9	(00)(19 10)	(10)(16 16)	(10)(12 14)	(10)(12 16)	(00)(14 16)	3071	148	
11,0	(00)(26 11)	(10)(15 13)	(10)(15 14)	(10)(14 23)	(00)(13 20)	3065	167	
12,0	(00)(24 9)	(10)(18 15)	(10)(15 16)	(10)(17 16)	(00)(12 24)	3069	169	
12,6	(00)(30 9)	(00)(13 19)	(10)(12 15)	(10)(12 19)	(00)(9 18)	3070	158	
13,2	(00)(35 11)	(10)(17 8)	(10)(17 10)	(00)(15 21)	(00)(12 26)	3053-8	174	
13,2	(00)(31 9)	(00)(21 17)	(10)(19 21)	(10)(19 24)	(00)(14 23)	3053-11	200	
14,4	(00)(30 11)	(10)(15 15)	(10)(19 18)	(10)(20 27)	(00)(10 23)	3053-12	191	
15,1	(00)(28 14)	(10)(16 12)	(20)(16 22)	(10)(21 26)	(00)(14 25)	3052	196	
16,6	(00)(46 16)	(10)(17 14)	(10)(15 11)	(10)(19 28)	(00)(14 25)	3053	206	
11,5	(00)(28 13)	(10)(17 11)	(10)(16 16)	(10)(14 24)	(00)(18 22)	1204-6	180	NEPHILA senegalen sis
11,8	(00)(18 10)	(10)(14 9)	(10)(16 20)	(00)(16 26)	(00)(16 29)	1204-1	176	
12,0	(00)(22 10)	(10)(13 13)	(10)(16 16)	(10)(15 22)	(00)(14 27)	1204-3	171	
12,0	(00)(22 11)	(10)(16 14)	(10)(16 13)	(10)(15 18)	(00)(12 16)	1204-4	156	
12,5	(00)(27 10)	(10)(13 16)	(10)(16 17)	(00)(14 23)	(00)(11 29)	1204-2	178	

TABLEAU II. — Formules trichobothriotaxiques des appendices de 30 mâles de *Nephila senegalensis*, appartenant à une même population de terrain, et classés par tailles croissantes des pattes.

Longueur du tibia de P1 (en mm)	Formules trichobothriotaxiques des APPENDICES					Référence (*: imma- tures)	Nombre de trichobo- thries d'un côté
	Pd	P1	P2	P3	P4		
1,6	(00)(5 3)	(10)(6 4)	(10)(6 4)	(10)(3 6)	(00)(5 6)	1205=25*	51
1,7	(00)(5 3)	(10)(6 4)	(10)(5 4)	(10)(3 6)	(00)(5 8)	1205=28	52
1,8	(00)(3 3)	(10)(6 4)	(10)(4 4)	(10)(4 6)	(00)(5 6)	1205=15	48
1,8	?	(10)(6 4)	(10)(4 4)	(10)(4 5)	(00)(5 4)	1205=11	
1,8	(00)(4 2)	(10)(6 5)	(10)(5 5)	(10)(4 7)	(00)(4 8)	1205=2	53
1,9	(00)(5 4)	(10)(8 6)	(10)(8 5)	(10)(6 9)	(00)(6 11)	1205=10	71
2,0	(00)(4 3)	(10)(6 5)	(10)(6 4)	(10)(4 7)	(00)(6 9)	1205=24	57
2,0	(00)(4 3)	(10)(6 5)	(10)(6 5)	(10)(5 6)	(00)(6 8)	1205=26	57
2,0	(00)(5 3)	(10)(8 6)	(10)(5 6)	(10)(6 7)	(00)(5 8)	1205=27	62
2,0	(00)(5 3)	(10)(6 5)	(10)(5 4)	(10)(4 5)	(00)(5 7)	1205=20	52
2,1	(00)(5 3)	(10)(7 5)	(10)(6 5)	(10)(5 7)	(00)(6 8)	1205=18	60
2,1	(00)(5 2)	?	(10)(6 7)	(10)(5 7)	(00)(6 9)	1205=29	
2,1	(00)(4 3)	(10)(6 6)	(10)(6 6)	(10)(5 7)	(00)(6 8)	1205=5	60
2,1	(00)(3 3)	(10)(7 5)	(10)(6 6)	(10)(5 6)	(00)(6 8)	1205=22	58
2,1	(00)(6 3)	(10)(8 5)	(10)(7 7)	(10)(6 8)	(00)(8 9)	1205=4	70
2,1	(00)(5 3)	(10)(8 5)	(10)(6 5)	(10)(6 8)	(00)(6 8)	1205=31*	63
2,2	(00)(4 3)	(10)(5 3)	(10)(6 4)	(10)(4 7)	(00)(6 7)	1205=7	52
2,3	(00)(5 3)	(10)(8 7)	(10)(8 7)	(10)(6 10)	(00)(6 10)	1205=6	73
2,4	(00)(4 3)	(10)(8 8)	(10)(7 9)	(10)(6 7)	(00)(6 9)	1205=19	70
2,4	(00)(5 3)	(10)(7 6)	(10)(7 5)	(10)(5 7)	(00)(5 9)	1205=14	62
2,4	(00)(4 3)	(10)(7 5)	(10)(6 6)	(10)(5 7)	(00)(7 8)	1205=9	61
2,5	(00)(5 3)	(10)(8 6)	(10)(8 6)	(10)(6 8)	(00)(6 9)	1205=30	68
2,5	(00)(5 3)	(10)(7 6)	(10)(8 5)	(10)(6 8)	(00)(6 8)	1205=3	65
2,7	(00)(5 4)	(10)(8 5)	(10)(8 6)	(10)(6 9)	(00)(7 11)	1205=12	72
2,9	(00)(5 4)	(10)(8 7)	(10)(7 6)	(10)(7 7)	(00)(6 10)	1205=13	70
2,9	(00)(4 2)	(10)(8 5)	(10)(7 6)	(10)(6 8)	(00)(6 10)	1205=21	65
3,0	(00)(4 3)	(10)(9 4)	(10)(7 6)	(10)(6 7)	(00)(7 9)	1205=17	65
3,0	(00)(5 3)	(10)(9 8)	(10)(8 8)	(10)(6 7)	(00)(7 8)	1205=16	72
3,4	(00)(5 3)	(10)(7 7)	(10)(9 7)	(10)(7 9)	(00)(7 11)	1205=1	75
3,4	(00)(6 4)	(10)(10 8)	(10)(10 8)	(10)(9 9)	(00)(9 12)	1205=23	88

NOMBRE DE TRICHOBOTHRIES

Il est possible d'établir, pour les Néphiles, une formule trichobothriotaxique du modèle de celle que j'ai proposée en 1969 pour les Gastéraeanthes : un groupe de quatre chiffres par appendice qui représentent successivement les effectifs en trichobothries des champs postérieur, puis antérieur, du tarse, puis du tibia.

L'étude de 24 femelles de *Nephila madagascariensis*, de 5 femelles et 30 mâles de *Nephila senegalensis* donne lieu aux constatations suivantes (tabl. I et II) :

— Le basitarse des Néphiles est beaucoup plus pauvre en trichobothries que celui des Gastéraeanthes, bien que le développement postembryonnaire comprenne plus de stades dans le premier cas que dans le second ; c'est ainsi que, si l'on compare les formules trichobothriotaxiques du basitarse de P_3 et P_4 de femelles adultes des deux genres, on trouve $P_3 = (10)$ ou (00) pour *Nephila madagascariensis* (qui est au moins au dixième stade), alors que *Gasteracantha versicolor* (qui ne dépasse pas le stade VIII) a comme formules : $P_3 = (33)$ ou (44) et $P_4 = (43)$ ou (54) .

— Chez les Gastéraeanthes, c'est la quatrième paire de pattes qui est la plus riche en trichobothries, le pédipalpe étant de loin l'appendice qui en est le plus pauvre. Chez *Nephila*, au contraire, le pédipalpe de la femelle adulte peut porter plus de 60 trichobothries et arriver à être l'appendice de l'animal le mieux doté en ces mécanorécepteurs.

— Un classement des appendices d'un animal, par importance décroissante de la trichobothriotaxie, ne donne pas la même séquence que le classement par tailles décroissantes : il n'y a pas corrélation entre la taille relative des articles les uns par rapport aux autres, et la richesse de leur assortiment en trichobothries.

Il n'en est pas de même de la variation du nombre total de trichobothries¹ par rapport à un paramètre de croissance linéaire absolue de l'appendice (la longueur du tibia de P_1 , mesurée selon sa ligne médio-dorsale). Les graphiques obtenus (fig. 3) montrent qu'il existe une corrélation positive entre les deux variables, évidente pour le lot de femelles, moins nette, en raison de la dispersion des points, pour le lot de mâles².

On retrouve ici le résultat déjà établi chez les Gastéraeanthes, à savoir que le nombre de trichobothries augmente au cours du développement postembryonnaire.

Le tableau I montre que, chez les femelles de *Nephila madagascariensis*, chaque champ tibial évolue vers un rapide enrichissement en trichobothries au cours du développement, ce qui n'est pas le cas des champs tarsaux. Cet enrichissement semble toutefois se stabiliser vers le moment de l'apparition de la maturité sexuelle (tibia de P_1 de 12 mm).

Comme chez les Gastéraeanthes, à cette variation « externe » de la trichobothriotaxie se surajoute une variation « interne », qui se traduit par des différences dans les formules trichobothriotaxiques d'animaux ayant une même longueur tibiale.

Il est remarquable, enfin, de constater que contrairement à celle du tibia, la formule du basitarse est très stable et précocement fixée.

1. On se contente ici du nombre de trichobothries des pattes d'un même côté, considéré a priori comme une bonne estimation de la moitié de la trichobothriotaxie totale, ce qui revient à négliger la variation bilatérale interne.

2. Dans ce dernier cas, le test graphique n° 28 de liaison monotone de M. H. QUENOUILLE donne néanmoins un résultat significatif avec un seuil de 1 %.

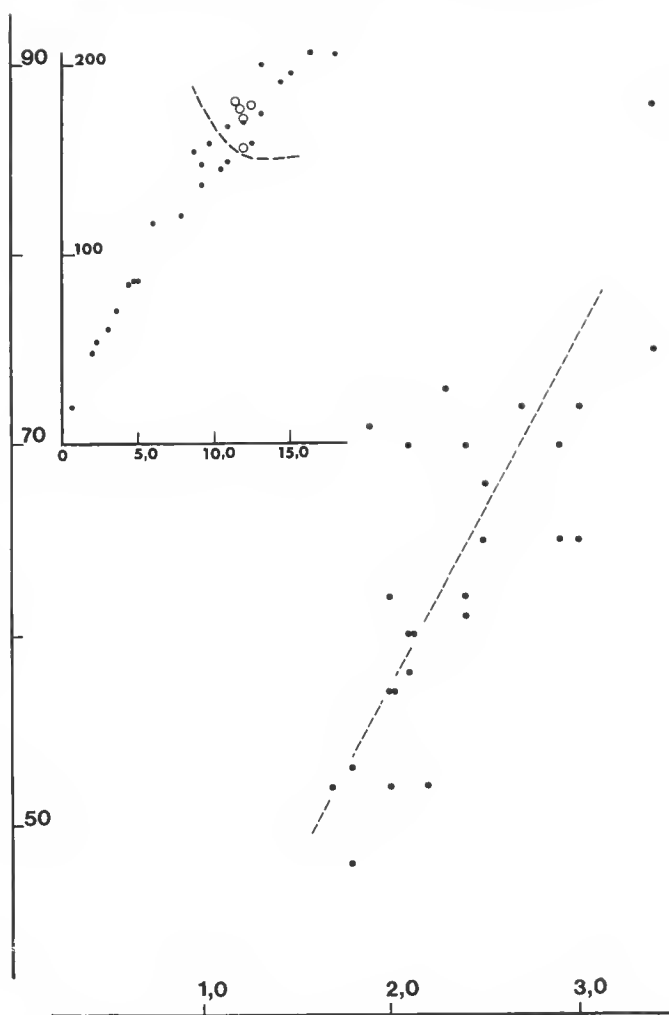


FIG. 3. — Corrélation entre le nombre total de trichobothries d'un côté du corps (en ordonnées) et la longueur du tibia de P_1 (en abscisses, en mm) chez 26 mâles mûrs de *Nephila senegalensis* (en bas, à droite) (ligne de régression graphique figurée).

En haut à gauche : le même rapport chez 13 femelles de *Nephila madagascariensis* (points noirs) et de 5 femelles de *Nephila senegalensis* (cercles). (Le moment d'apparition de la maturité sexuelle est indiqué par une ligne de tirets.)

Les affinités connues qui existent entre les deux espèces de Néphiles étudiées ici se retrouvent au niveau de la trichobothriotaxie ; le nombre de cupules et la longueur corrélative du tibia sont les mêmes pour les 5 femelles de l'espèce africaine et pour certaines femelles de l'espèce malgache qui, pourtant, ont le corps plus petit (tabl. I).

Les mâles de Néphiles présentent un très fort polymorphisme qui a été étudié par plusieurs auteurs (P. BONNET, 1929 ; U. GERHARDT, 1930 ; L. DEROUET et E. DRESKO,

1956). Ce polymorphisme se traduit en particulier par la coexistence, au sein de la même population de terrain ou d'élevage, d'individus nains et géants, avec toute une gamme d'intermédiaires qui donne l'impression d'une variation continue allant de 1 à 2,5 dans le cas des *Nephila senegalensis* de notre exemple. P. BONNET a montré par des élevages qu'il existait en réalité plusieurs stades successifs de la série des nymphes au cours desquels la maturité sexuelle pouvait apparaître. J'ai établi que c'était également le cas des Gastéracanthes, et que cette fluctuation était l'une des causes de la variabilité de la trichobothriotaxie des mâles d'une série (M. EMERIT, 1968, 1969, 1972). Chez *Nephila senegalensis*, le tableau II montre la variété des formules trichobothriotaxiques que l'on peut observer chez les mâles mûrs d'une même population : malgré l'existence d'une corrélation positive entre le nombre total de trichobothries et la longueur de l'appendice, la variation interne est si forte qu'il est impossible de séparer les stades.

DÉTERMINISME DANS L'APPARITION DES TRICHOBOTHRIES NOUVELLES

Chez les Gastéracanthes, les trichobothries nouvelles apparaissent toujours à la base de l'article (M. EMERIT, 1964). Chez les Néphiles, la comparaison de pattes homologues de mâles de tailles très différentes donne un résultat semblable, les deux cartes trichobothriotaxiques dérivant l'une de l'autre par adjonction d'une ou deux trichobothries basales (pl. I, A).

Par contre, l'intense variation interne de la trichobothriotaxie des femelles âgées empêche de comparer par superpositions de dessins leurs appendices homologues, et même la comparaison chez le même individu d'une patte de droite et de son homologue de gauche donne des résultats décevants, seules les trichobothries les plus distales pouvant être réunies deux à deux.

L'allure générale des champs trichobothriotaxiques présente toutefois des similitudes entre Néphiles et Gastéracanthes :

Chez *Gasteracantha versicolor*, les trichobothries sont disposées en une rangée linéaire longitudinale (série cosmiotriche) dans les champs postérieurs tibiaux et les champs tarsaux des P_3 et P_4 ; les trichobothries des autres champs tibiaux sont disposées en damiers, dont le plus riche en mécanorécepteurs est celui de P_4 . Une telle disposition se retrouve chez les Néphiles, à cette différence près que les trichobothries sont très nombreuses par enrichissement des damiers. Si l'on admet ici aussi que les trichobothries nouvelles apparaissent à la base de l'article, il est évident que les champs postérieurs (à l'exception de celui du pédipalpe) ont commencé par avoir une disposition cosmiotriche de leurs trichobothries les plus distales, le damier se formant par la suite à la base, aux dépens de lignes surnuméraires de trichobothries plus marginales (fig. 2). La première disposition a dû précéder la seconde dans l'évolution, et c'est la seule qui se rencontre chez des Araignées à caractères « primitifs » comme les Mygales (H. BUCALI, 1970), ou les Liphistiïdes (inédit).

D'où vient l'intense variation interne de la trichobothriotaxie des Néphiles ?

L'une des causes de ces fluctuations est d'ordre topographique : il existe, d'un individu à l'autre, une certaine imprécision dans la position d'une trichobothrie par rapport à ses voisines, imprécision qui augmente au cours du développement, ce qui est ici plus net encore que chez les Gastéracanthes.

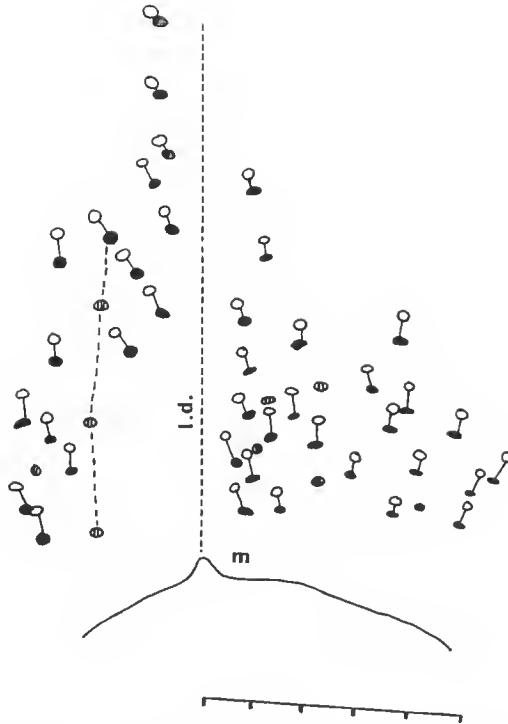


FIG. 4. — Développement de la partie basale du tibia de la troisième patte de gauche d'une *Nephila madagascariensis* (CEM 3060) sur le point d'exuvier, montrant par transparence sous les anciennes trichobothries (disques clairs), les trichobothries de remplacement (disques noirs) et des cupules supplémentaires (disques hachurés).

La correspondance entre organites correspondants est souligné d'un trait pour chaque couple l.d. : ligne médio-dorsale ; m : articulation basale. Échelle : 0,5 mm.

Toutefois, chez un individu donné, l'examen de pattes en cours d'exuviation montre que sous toutes les trichobothries de la future exuvie se différencient à la même place des cupules nouvelles (fig. 4). Il en résulte que, comme chez les Gastéranthes, aucune trichobothrie apparue ne disparaît par la suite ; elle conserve sa place relative dans le développement postembryonnaire.

Une autre cause de variation interne est l'apparition, au sein du damier, de trichobothries intercalaires, facilement reconnaissables car leur cupule est plus petite que celles qui sont tout autour (pl. I, C ; fig. 5). En effet, le diamètre de celle-ci est d'autant plus grand que cette formation est apparue plus précocement dans la série des nymphes ; ce résultat, acquis chez les Gastéranthes (M. EMERT, 1969 ; 1972 : 67), peut s'étendre aux Néphiles : les trichobothries intercalaires auraient dû apparaître, comme toutes les autres, à la base de l'article, mais elles ont subi, sur plusieurs stades du développement, un arrêt de différenciation. Ce phénomène, qui semble être courant chez les Mygales (H. BUCHLI), a déjà été observé chez les Gastéranthes où il est heureusement exceptionnel, sinon l'étude de l'évolution trichobothriotaxique de la patte de ces Araignées eut été impossible.

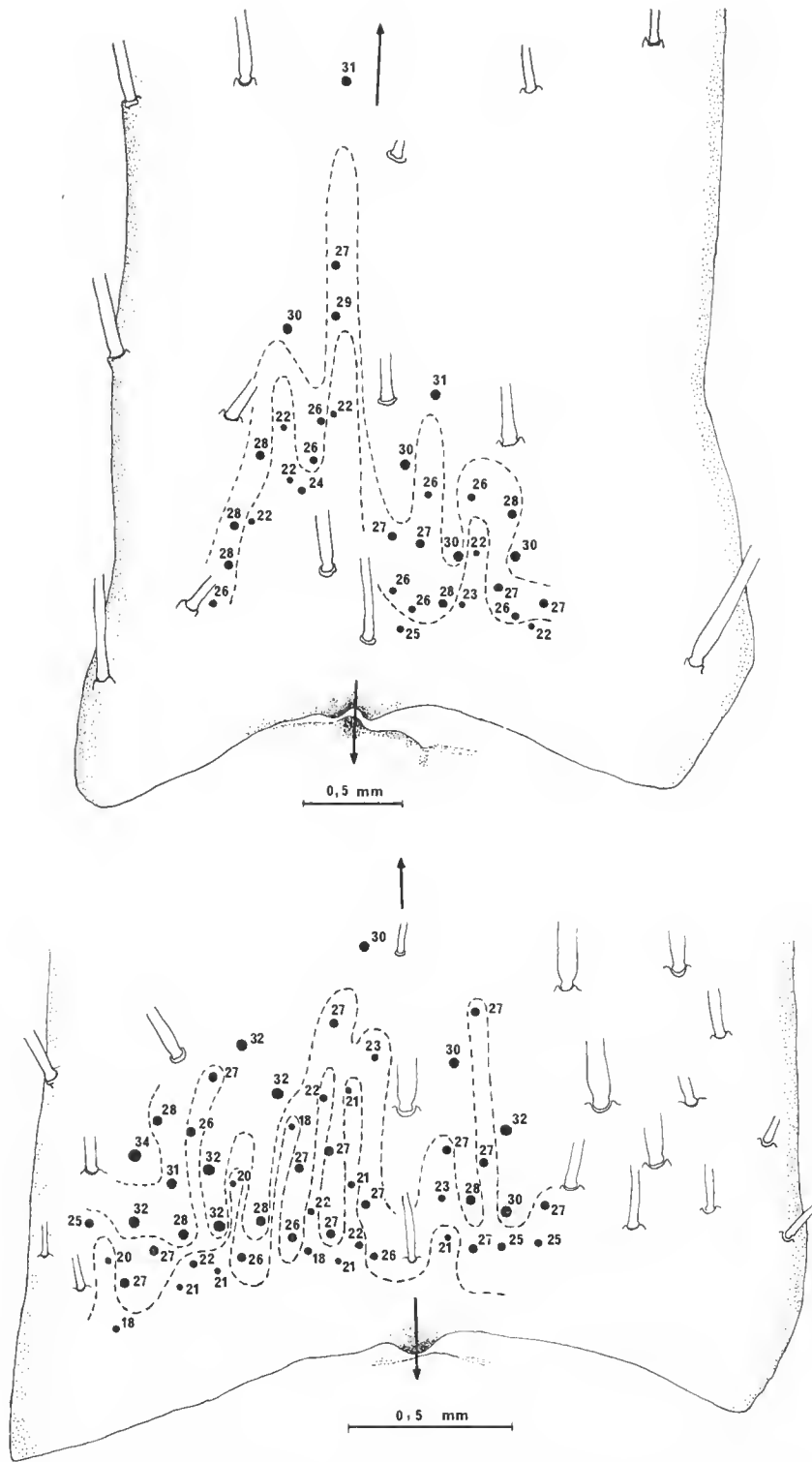


FIG. 5. — Variations de diamètre (en μ) des cupules (en noir) des diverses trichobothries du tibia de P₄ (en haut) et de Pd (en bas) de gauche d'une femelle de *Nephila madagascariensis* (CEM 3053-1).
 L'article est développé à plat. Les lignes pointillées délimitent des classes de taille croissante. Chiffres : diamètres (en μ) des cupules (soies non figurées) ; flèches : axe médio-dorsal. Pilosité conique non figurée.

Sur une patte de Néphile en cours d'exuviation, certaines trichobothries intercalaires semblent se disposer selon des méridiens (fig. 4), ce qui correspondrait aux phénomènes de régulation survenus au sein d'une ligne préexistante de trichobothries, tels qu'on peut les observer chez les Gastéracanthes. On peut se demander si chaque champ trichobothriotaxique ne serait pas constitué par plusieurs « territoires » (au sens où l'entend M. VACHON, 1972), certains d'entre eux se différenciant avec un certain retard au cours du développement (fig. 5).

CONCLUSION

J'ai émis, en 1964, l'hypothèse que la répartition des trichobothries sur la patte des Gastéracanthes était déterminée par l'existence de deux champs gradients morphogénétiques : un champ longitudinal et un champ transversal, ce dernier induit vraisemblablement par le nerf mécanorécepteur de la patte. Si le champ longitudinal est prédominant, les trichobothries se disposent en ligne longitudinale ; dans le cas contraire, elles forment un damier.

L'élargissement et le passage sur les flancs de l'article du damier tibial des Néphiles, le tassement en longueur des aires trichobothriotaxiques, sont chez ces animaux autant d'indices d'une forte prédominance, à un stade moyen du développement, du champ gradient transversal sur le champ longitudinal ; ce dernier est bien plus faible que chez les Gastéracanthes, ce qui se traduit par l'absence complète, ou presque, de trichobothries aux basitarses de P_3 et P_4 des Néphiles.

Enfin, l'apparition tardive de lignes de trichobothries intercalaires laisse soupçonner l'existence, au sein d'un même champ, de plusieurs « territoires » trichobothriotaxiques à seuils de réaction différents.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BENOIT, P. L. G., 1962. — Les Araneidae Nephilinae africains. *Revue Zool. Bot. afr.*, **65** (3-4) : 17-31.
- BONNET, P., 1929. — Les Araignées exotiques en Europe. II. Élevage à Toulouse de la grande Araignée fileuse de Madagascar et considérations sur l'aranéiculture. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **54** : 501-523.
- 1930. — La mue, l'autonomie et la régénération chez les Araignées, avec une étude des Dolomèdes d'Europe. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **59** : 237-700.
- 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. Écol. Biol. Sol.*, **7** (1) : 95-143.
- CROME, W., et I. CROME, 1960. — « Wachstum ohne Häutung » und Entwicklungsvorgänge bei den Weibchen von *Argyope Bruennichi* Scopoli. *Dt. ent. Z.*, **7** : 443-464.
- DAHL, F., 1911. — Die Hörhaare (Trichobothrien) und das System der Spinnentiere. *Zool. Anz.*, **37** (25) : 522-532.
- DEROUET, L., et E. DRESKO, 1956. — Contribution à l'étude du genre *Nephila*. — Sur la variabilité des mâles de *Nephila inaurata* (Walck.). *Bull. Soc. ent. Fr.*, **61** : 9-16.

- EMERIT, M., 1963. — Nouvelle technique de montage d'appendices d'Aranéides. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **88** (4) : 351-352.
- 1964. — La trichobothriotaxie et ses variations au cours du développement post-embryonnaire chez l'Araignée *Gasteracantha versicolor* (Walck.) (Argiopidae). *C. r. hebd. Séanc. Acad. sci., Paris*, **258** : 4843-4845.
- 1968. — Contribution à l'étude de la biologie et du développement de l'Araignée tropicale *Gasteracantha versicolor* (Walck.) (Argiopidae). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **93** (1) : 49-68.
- 1969. — Contribution à l'étude des Gastéreaanthes (Aranéides, Argiopides) de Madagascar et des îles voisines. Thèse Univ. Montpellier, CNRS, n° 2888 : 1-434 ; 1-XXIX, 98 pl. h. t.
- 1972. — Le développement des Gastéreaanthes (Aranéida, Argiopidae). Une contribution à l'étude de l'appendice aranéidien. *Annls Mus. r. Afr. cent., Sci. zool.*, **195** : 1-103, 4 tabl. et 6 pl. h. t.
- GERHARDT, U., 1930. — Über Grössenvarianten der Männchen von *Nephila madagascariensis* Vinson. *Zool. Anz.*, **86** (3-4) : 80-82.
- HOLM, A., 1940. — Studien über die Entwicklung und Entwicklungsbiologie der Spinnen. *Zool. Bidr., Upps.*, **19** : 1-214, 11 pl. h. t.
- VACHON, M., 1972. — Sur l'établissement d'une nomenclature trichobothriale uniforme convenant à l'ensemble des Scorpions (Arachnides) et l'existence de trois types distincts de trichobothriotaxie. *C. r. hebd. Séanc. Acad. sci., Paris*, **275**, D : 2001-2004.

Manuscrit déposé le 9 novembre 1973.

PLANCHE I

- A. — Vues dorsales du tibia de la première patte de gauche de mâles mûrs de *Nephila senegalensis* (montage en microtubes).
A gauche : grand mâle (CEM 1205-1) ; A droite : petit mâle (CEM 1205-2).
a...f : trichobothries du champ postérieur ; g : trichobothrie supplémentaire ; P : poil dressé ; E : épines, et leur alvéole (E'). Photos prises à la même échelle. (Segment d'échelle = 0,1 mm.)
- B. — Montage à plat du tibia de la première patte de gauche d'une femelle adulte de *Nephila senegalensis* (CEM 1204-3).
m : articulation basale ; flèche : axe médio-dorsal. (Segment d'échelle = 1 mm.)
- C. — Détail du champ postérieur du pédipalpe gauche d'une femelle adulte de *Nephila madagascariensis* (CEM 3053-13).
Tr : grande trichobothrie ; tr : petite trichobothrie ; P : poil conique ; E : épine. (Segment d'échelle = 0,1 mm.)
- D. — Tibia du pédipalpe gauche d'une femelle âgée de *Nephila madagascariensis* (CEM 3057) (montage à plat après développement).
m : articulation basale ; E : épine ; Tr : première trichobothrie des champs postérieur (à gauche), et antérieur (à droite). (Segment d'échelle = 0,1 mm.)

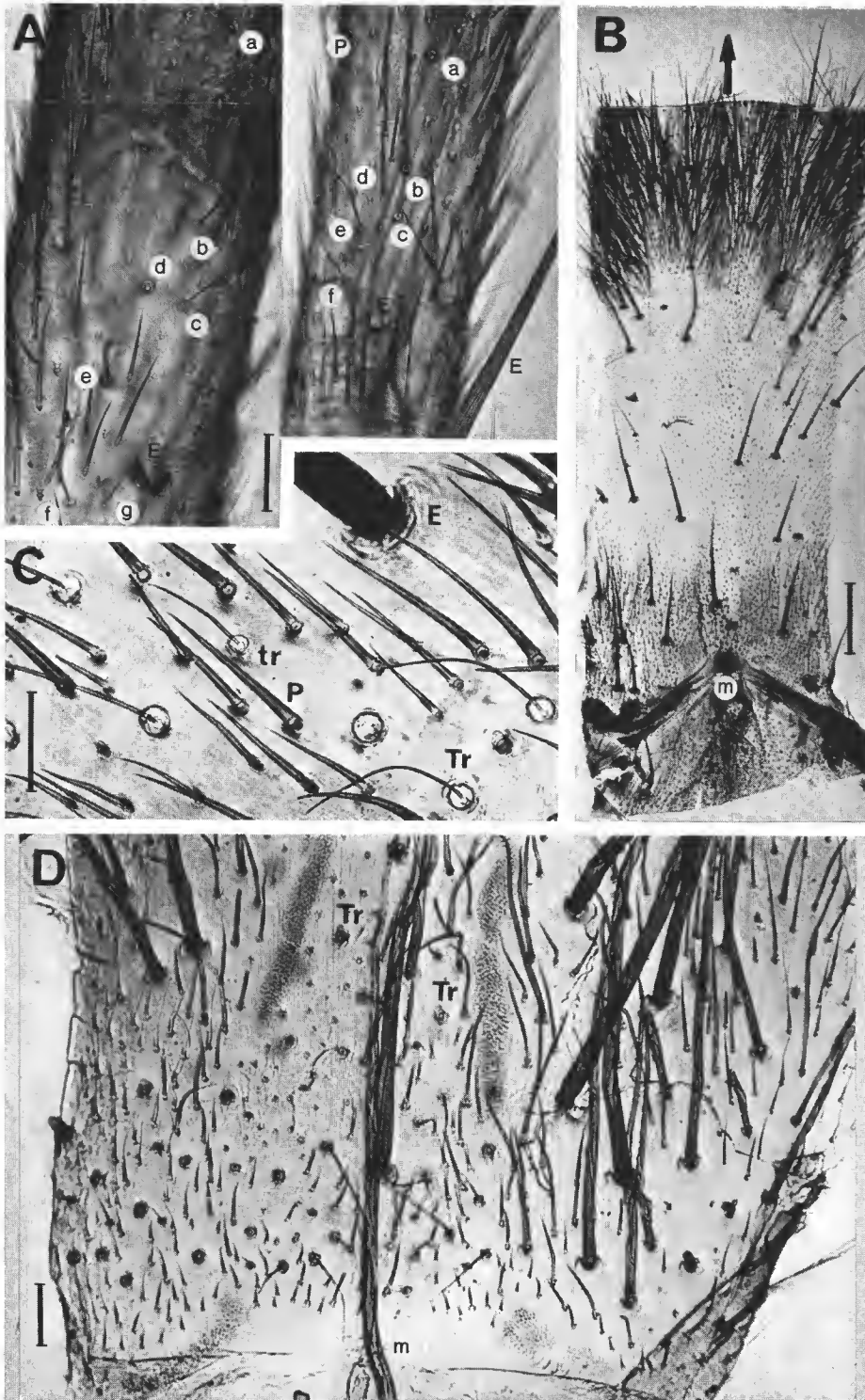


PLANCHE I

*Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3^e sér., n° 260, sept.-oct. 1974,
Zoologie 182 : 1613-1628.*

Achevé d'imprimer le 30 avril 1975.

IMPRIMERIE NATIONALE

4 564 004 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

BAUCHOT, M.-L., J. DAGET, J.-C. HUREAU et Th. MONOD, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., 42 (2) : 301-304.

TINBERGEN, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

