

**LES VARIATIONS SAISONNIÈRES DES CONSTANTES  
BIOLOGIQUES COMME MÉCANISME D'ADAPTATION AUX  
FACTEURS CLIMATIQUES CHEZ LA FEMELLE ADULTE DE  
NEPHILA MADAGASCARIENSISVINSON, 1863 (ARANEAE,  
ARGIOPIDAE) (1)**

Lala Henriette RAKOTOVAO

Service de Botanique

Etablissement d'Enseignement Supérieur des Sciences

Université de Madagascar, BP 906.

*Résumé*

Des adaptations aux variations de température et d'hygrométrie ont été observées chez la femelle adulte d'une Araignée, *Nephila madagascariensis*. Le froid entraîne un ralentissement du métabolisme dans les tissus, des remaniements internes dans les œufs. La chaleur humide a pour effet d'augmenter l'absorption d'eau à travers la cuticule ainsi que la teneur en lipides, ce qui entraîne une augmentation de poids ; une forte hyperglycémie a été également notée.

*Abstract*

Metabolic adaptations to thermal and hygrometric variations were observed in adult female of a spider *Nephila madagascariensis*. Coolness induced a slower metabolism in tissues and internal modifications in eggs. Humid heat increased body weight because of water absorption through the cuticle and high fat content ; an high hyperglycemia was also recorded during summer.

---

(1) Extrait d'une thèse de doctorat ès sciences, Paris VII et Tananarive, 1975.

Les Araignées comme tous les Invertébrés terrestres sont des organismes « ectothermiques » dans le sens donné par R.-B. COWLES (cité par J. CLOUDSLEY-THOMPSON, (1) la température de leur corps dérive de l'environnement plutôt que de sources métaboliques ; il s'agit plus d'une adaptation aux conditions externes que d'une thermorégulation interne. Différents mécanismes d'adaptation aux variations de température et d'humidité ont été décrits chez les Araignées ; nous ne rappellerons que ce qui a été observé chez les Araignées tropicales et plus particulièrement chez les Néphiles. Nos résultats concernent l'évolution saisonnière de certaines constantes biologiques chez *Nephila madagascariensis* Vinson, 1863 (Araneae, Arqioipidae), espèce largement répandue dans différentes régions de Madagascar

## I. LES MÉCANISMES D'ADAPTATION AUX FACTEURS EXTERNES CHEZ NEPHILA :

### I.1. Choix de l'habitat

Les Néphiles sont des Araignées lucicoles, épigées, qui vivent de préférence dans des lieux où le climat est chaud et humide. Entre 1970 et 1974 à Tananarive et ses environs où *Nephila madagascariensis* a été récoltée, la température moyenne maximum enregistrée est de 26°9, la température minimum 8°5, l'humidité relative moyenne est de 86 p. 100 au maximum et 70 p. 100 au minimum. Bien que les variations de température et d'humidité soient faibles, l'année peut être subdivisée en quatre périodes :

- En septembre et octobre, à la sortie de l'hiver, la température s'élève et l'atmosphère est relativement sèche ;
- de novembre à mars, s'étale la saison chaude et humide ;
- en avril et mai, la température diminue progressivement, l'humidité est variable suivant les années, mais l'atmosphère est plutôt sèche ;
- aux mois de juin-juillet-août, correspond la saison froide ; l'humidité relative est variable suivant les années.

### I.2. Adaptation du comportement

Il s'agit plus particulièrement d'une adaptation à la chaleur.

#### I.2.1. Construction de la toile

La toile de la Néphile est tissée de telle manière à recevoir le plus possible de rayons de soleil : construite à l'aube, cette toile est oblique par rapport à la verticale et perpendiculaire aux rayons solaires (2) (3).

### 1.2.2. Position sur la toile

La position de l'Araignée femelle au centre de sa toile, le céphalothorax tourné vers le bas constitue une régulation de posture en réponse à la chaleur ambiante (3) (4). En effet, quand l'Araignée n'est pas exposée au soleil, la température de son corps est celle de l'air, exposée au soleil à 21°, la température du corps est de 31°; en se tenant la tête en bas, *Nephila* réduit la surface de son corps exposée à la chaleur. Si la température est supérieure à 35°, l'abdomen est incliné de manière à ce que la pointe soit tournée vers la source de chaleur; si la température est inférieure à 35°, l'angle formé entre le corps de l'Araignée et la toile est faible, son abdomen étant parallèle à cette toile (4)

### 1.3. Adaptation des mécanismes physiologiques

Nous n'avons pas pu les étudier chez *Nephila*; il est connu que sous l'effet de fortes températures, l'évaporation d'eau est importante chez les Araignées à grande surface respiratoire, confinées dans des habitats humides (5).

Les Araignées respirent d'une part par les poumons (ou phyllotrachées) qui sont des surfaces cuticulaires modifiées, aérées et protégées par des stigmates sensibles au gaz carbonique interne et externe (6), d'autre part par les trachées.

L'évaporation d'eau peut se faire par voie transcuticulaire par modification de la cuticule; en effet, chez les Arachnides (7), la cuticule cireuse est labile à la chaleur; toutefois, cette évaporation est faible. L'eau peut être excrétée au niveau du rectum, mais le produit d'excrétion chez les Araignées étant la guanine (8), l'excrétion rectale de l'eau est peu importante.

La manipulation de liquide provenant de la bouche n'intervient efficacement qu'à température supérieure à 38° ou même à 35°.

### 1.4. Adaptations métaboliques

#### 1.4.1. Adaptation du métabolisme respiratoire

##### 1.4.1.1. Le métabolisme respiratoire chez les Araignées

La consommation d'oxygène reflète le besoin total en énergie de tous les processus métaboliques.

Le rythme métabolique des Araignées est compris entre 21 et 356 microlitres d'oxygène par gramme et par heure (9), ce rythme, plus faible que chez les autres poikilothermes de même taille, constitue une adaptation à la vie terrestre; la nourriture étant plutôt rare, l'Araignée a tendance à mener une vie sédentaire et à dépenser le minimum d'énergie

L. DRESKO-DEROUET (10) classe *Nephila* parmi les espèces à métabolisme élevé: à 19-20°, l'intensité respiratoire de cette Araignée est en moyenne de 300 microlitres d'oxygène par gramme et par heure chez la femelle adulte. Ce rythme métabolique élevé est dû au fait que *Nephila* possède à la fois des poumons et des trachées: en effet, un système trachéal est associé à des rythmes métaboliques élevés parce que le transport d'oxygène est plus efficace et la perte en eau est plus faible (9). C'est un fait connu chez les poïkilothermes qu'il existe une relation entre la température externe et les rythmes métaboliques: une diminution de température entraîne un ralentissement, une élévation de température détermine une accélération de ces rythmes.

#### **1.4.1.2. Adaptation du métabolisme respiratoire à une élévation de température**

Expérimentalement (10), l'élévation du métabolisme des araignées sous l'effet de température de plus en plus fortes, ne se fait pas selon une courbe continue à pente régulièrement ascendante, mais avec des paliers successifs sur lesquels se groupent les valeurs de l'intensité respiratoire; ces valeurs correspondent à une zone de température d'amplitude de 3 à 5°. En outre, chez les Araignées, il se produit une compensation par abaissement de la consommation d'oxygène quand la température externe est de 30° (9).

#### **1.4.1.3. Adaptation du métabolisme respiratoire à une baisse de température**

Chez une espèce habituée à une température relativement élevée, comme c'est le cas des Néphiles, un abaissement de température de 10° provoque une diminution d'intensité respiratoire plus grande en valeur absolue que l'élévation d'intensité respiratoire provoquée par une hausse de température de 10° chez les espèces vivant à basse température.

L'action du froid (-5, +5) entraîne un accroissement des échanges respiratoires dans les premières heures, puis un abaissement du métabolisme respiratoire du bout de 2 à 3 heures, la mort survenant au bout de 3 jours chez *Nephila senegalensis*. Il ne semble pas y avoir de compensation de température au-dessous de 10° (9).

Chez les individus qui survivent aux basses températures, à l'action du froid, s'ajoute l'influence du jeûne: après une diminution des rythmes métaboliques dans les premières semaines, il se produit une augmentation de ces rythmes; les moments où ces variations apparaissent sont variables suivant les espèces (11).

#### 1.4.1.4. Adaptation du métabolisme respiratoire aux variations de l'humidité

Chez une espèce lucicole, *Araneus diadematus* (10) une atmosphère sèche détermine tout d'abord une augmentation de l'intensité respiratoire et une baisse du quotient respiratoire ; puis il se produit une adaptation aux nouvelles conditions avec diminution de l'intensité respiratoire. Chez *Nephila* (10), le métabolisme normal est rétabli quand l'action de la dessiccation cesse ; si celle-ci se prolonge, la mort s'ensuit. En effet, dans la nature, l'humidité relative ne descendant jamais au-dessous de 70 p. 100, il s'agit plutôt de diminution de l'humidité ambiante que de dessiccation à proprement parler.

#### 1.4.2. Adaptation des différents métabolismes

Il se produit des variations annuelles des constituants organiques.

Avant l'hiver, se produit une augmentation des substances de réserves glucidiques et lipidiques. Pendant l'hiver, ces réserves sont utilisées ; une forte concentration en acides aminés et en acides gras libres entraîne une élévation de la pression osmotique permettant ainsi la survie aux faibles températures ; à la fin de l'hiver, protéines et chitine sont également utilisées en vue de la production d'énergie. A la sortie de l'hiver, les réserves de glucides et de lipides augmentent à nouveau.

Seul, un taux faible en acides aminés non essentielle a été observé en été (12).

A notre connaissance, peu d'observations ont été faites sur les modifications du métabolisme chez les Araignées tropicales au cours de l'année. Nous avons choisi de travailler sur les femelles adultes de *Nephila madagascariensis*, les mâles se prêtant difficilement à des observations suivies à cause de leur petite taille et de leur durée de vie courte.

## II. VARIATIONS SAISONNIÈRES DES CONSTANTES BIOLOGIQUES DE *NEPHILA MADAGASCARIENSIS* FEMELLE ADULTE

### II.1. Variations pondérales saisonnières

#### II.1.1. Récolte

Les araignées ont été capturées dans la nature du quinzième ou du dix-septième jour de chaque mois, de façon suivie pendant l'année 1972 et à des périodes déterminées les autres années. Des individus de différentes tailles ayant atteint apparemment la phase adulte sont récoltées systématiquement dans une aire de 25 à 50 mètres carrés et placées dans des pots individuels pour éviter qu'elles ne s'entretuent pendant le transport ; dès leur arrivée au laboratoire, les animaux sont pesés sur balance Mettler K 7

et les prélèvements effectués aussitôt sur ceux qui ont un poids compris entre 1 et 6 grammes. Les techniques de prélèvement seront exposés plus loin (II.2.1.).

Le nombre d'animaux récoltés par mois est donné dans le tableau suivant :

Mois Années	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Total
1970 ....	-	-	37	60	171	-	55	-	-	-	-	31	354
1971 ....	-	-	225	44	262	236	-	-	27	25	-	-	819
1972 ....	51	34	46	57	82	82	80	70	48	64	54	50	718
1973 ....	74	28	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	132
1974 ....	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	19	21	40
1975 ....	20	40	30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	90

#### II.1.2. Variations du poids corporel

Il n'a pas été possible de suivre les variations de poids d'un même animal au cours de l'année; nous avons constaté que les Araignées mises en cage diminuent rapidement de poids dans les jours qui suivent la récolte et ne retrouvent plus leur poids initial. Il s'agit probablement d'une adaptation de l'animal à l'étroitesse de son nouvel habitat. Nous avons tiré des conclusions générales en partant du nombre d'individus récoltés dans la nature.

La répartition des femelles adultes de *Nephila madagascariensis* par catégorie de poids et par mois est représentée dans la figure 1.

##### — Femelles de 1 gramme :

Si on considère les résultats obtenus en 1972; on observe que le pourcentage présente de grandes variations; faible pendant la saison chaude et humide, 12 p. 100 en moyenne, le nombre de femelles pesant 1 gramme est élevé en avril et mai où les pourcentages respectifs sont de 56 et 76 p. 100; le pourcentage diminue légèrement pendant la saison froide, et plus nettement en septembre.

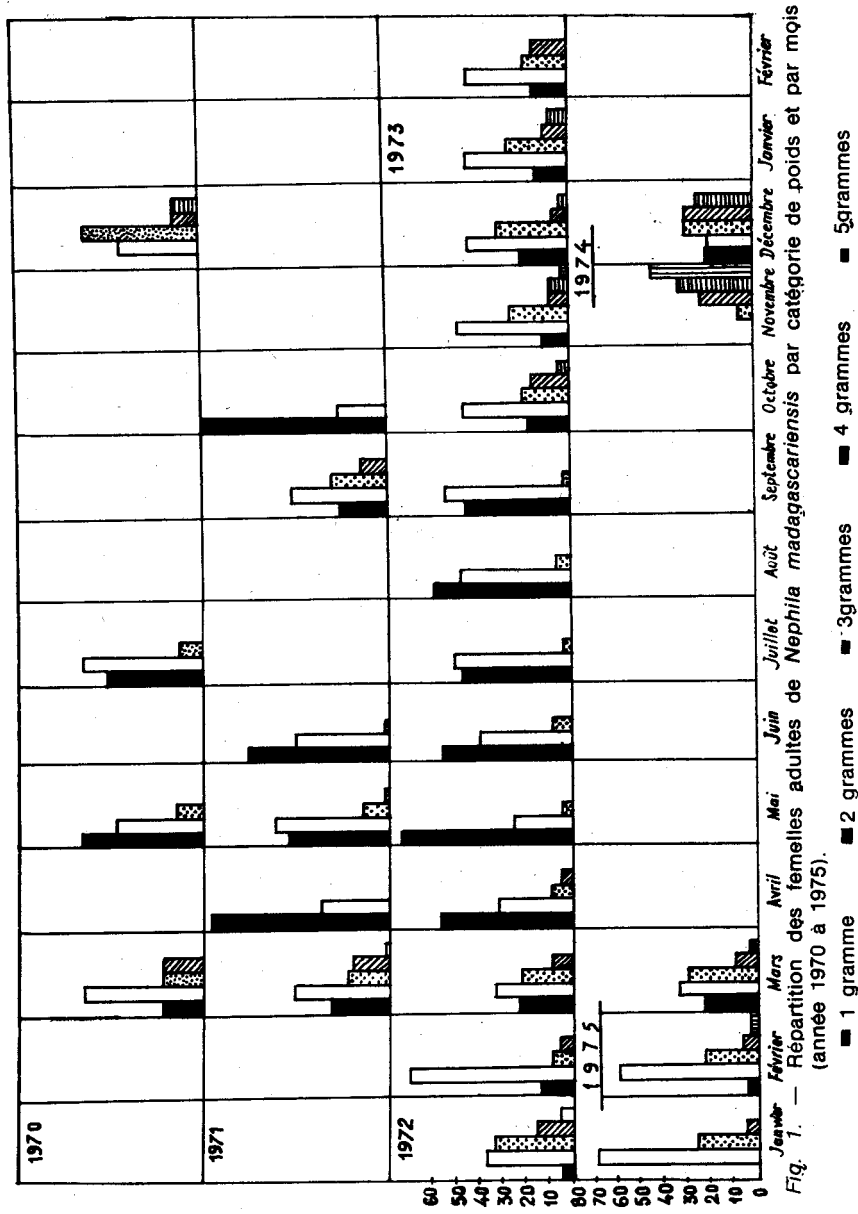


Fig. 1. — Répartition des femelles adultes de *Nephila madagascariensis* par catégorie de poids et par mois (année 1970 à 1975).

— Femelles pesant 2 grammes :

Le pourcentage est élevé par rapport aux autres catégories de femelles pendant les mois de septembre et octobre ainsi que pendant la saison chaude et humide jusqu'en février. La proportion diminue nettement à la fin de la saison chaude et humide, au mois de mars et devient plus basse que celle des femelles de 1 gramme en avril et mai. La proportion des femelles pesant 2 grammes augmente pendant la saison froide où il y a autant de femelles de 2 grammes que de 1 gramme.

— Femelles de 3 grammes :

Le pourcentage est faible (5 à 10 p. 100) en avril-mai, avant l'hiver, pendant la saison froide et jusqu'au mois de septembre. Ce pourcentage s'élève pendant la saison chaude (20 à 42 p. 100).

— Femelles pesant plus de 3 grammes :

Pendant la saison chaude et humide, leur poids peut atteindre 4,5 voire 6 grammes au mois de novembre.

Si on considère les résultats obtenus sur plusieurs années, les résultats sont concordants dans l'ensemble sauf pour les mois d'avril et d'octobre où les conditions de température et d'humidité sont variables.

Il y a donc diminution de poids pendant la saison froide, augmentation de poids au début de la saison chaude et humide, puis stabilisation du poids corporel ; les modifications sont variables pendant les intersaisons. Il s'agit de savoir quels organes sont le siège de variations pondérales entraînant un changement de poids au niveau de l'organisme entier et quels mécanismes interviennent. La diminution de poids serait-elle due à une perte en eau ? L'augmentation de poids à une surcharge en eau ou à une production d'eau par le métabolisme ou une synthèse accrue de certains constituants biochimiques ou tout simplement due à l'abondance de proies ? La température et l'humidité relatives ambiantes ont-elles une influence ? Quels sont les mécanismes de régulation physiologique ? Outre l'intervention d'autres facteurs tels que l'épaisseur de la cuticule, la proportion du céphalothorax, n'y a-t-il pas un rapport entre les variations de poids corporel et l'état physiologique de l'animal ? En effet, des femelles de même poids ne correspondent pas toujours au même stade de maturation des ovaires et les indications données par des études faites sur l'organisme ne sont donc que partielles.

### II.1.3. Variations saisonnières du poids des organes (Fig. 2)

Nous n'avons tenu compte que des modifications du poids des œufs et des tissus.



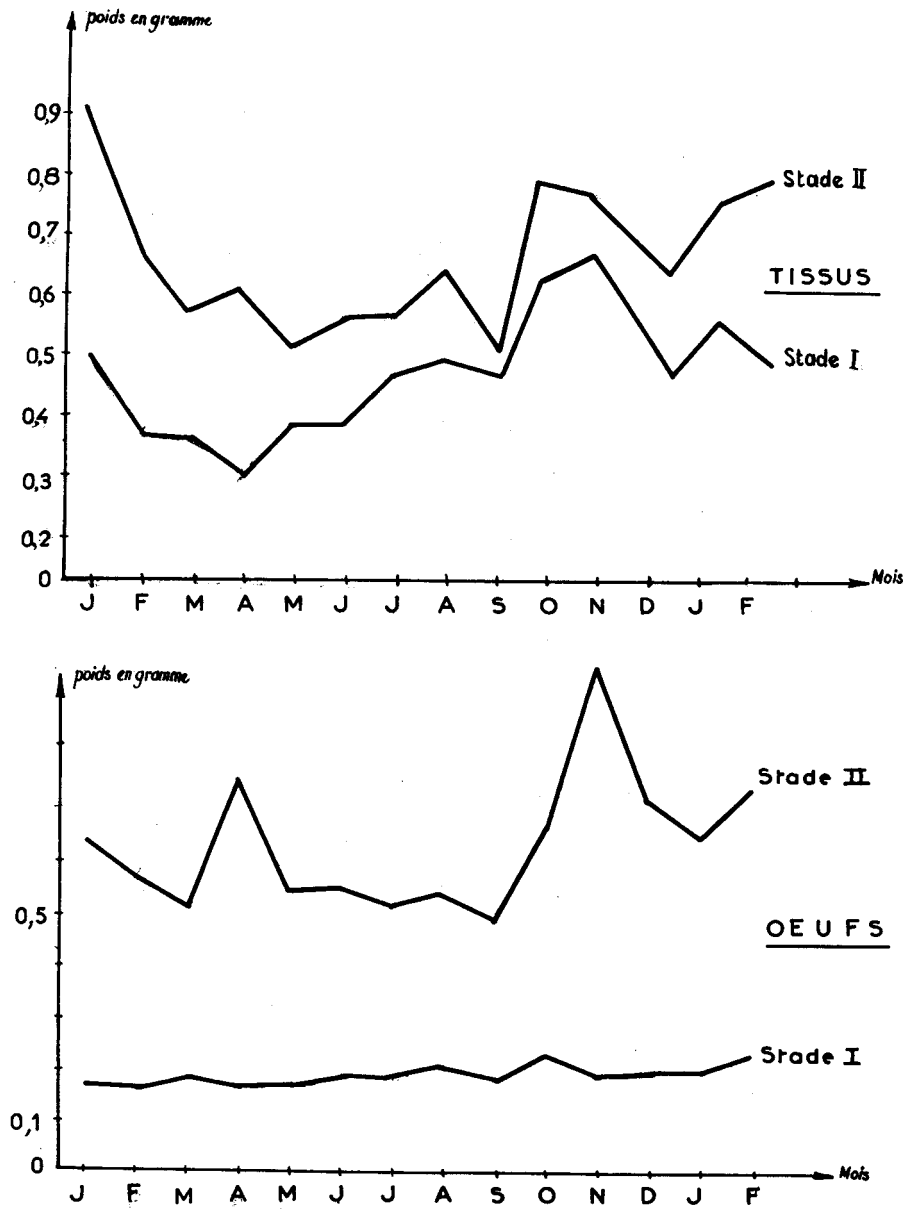


Fig. 2. — Variations mensuelles du poids des tissus et des œufs de *Nephila madagascariensis* femelles adulte (année 1972).

Les stades I et II correspondent à des états successifs des ovaires.

Nous avons été amenés à distinguer deux grandes stades correspondants à l'état des ovaires :

- Stade I où le diamètre des œufs est inférieur à 300 microns et le poids des ovaires constant ;
- Stade II où les œufs ont un diamètre supérieur à 300 microns et le poids des ovaires augmente rapidement.

Au mois de septembre, une diminution du poids des tissus, nette chez les femelles de stade II, correspond probablement à un mécanisme de résistance à une diminution de l'humidité ambiante. En octobre, les tissus augmentent à nouveau de poids chez les femelles des deux stades ; il en est de même des œufs de stade II.

— Pendant la saison chaude et humide, les tissus et les œufs varient de poids : en novembre, celui-ci demeure élevé dans les tissus des femelles quel que soit l'état des ovaires, et varie du simple au double (500 à 930 milligrammes) dans les œufs de stade II. L'élévation du poids corporel, à cette période, est due, au moins en partie à l'augmentation du poids des œufs et de celui des tissus. En décembre, le poids des tissus aux deux stades ainsi que celui des œufs de stade II diminuent de façon significative ; puis, en janvier, les tissus augmentent à nouveau de poids. A la fin de la saison chaude et humide, en février-mars, les tissus ont tendance à diminuer de poids aux deux stades, tandis que les modifications au niveau des œufs sont variables.

Les changements de poids au niveau des organes semblent liés, du moins dans les premiers mois de la saison chaude et humide, à l'augmentation de la température et de l'humidité externes. Par la suite, d'autres facteurs interviennent : la diminution de poids qui se produit au mois de décembre correspond à la période où le nombre de ponte est maximum ; en février et mars, il y a une prédominance des femelles pesant 1 gramme et 2 grammes, ainsi que nous l'avons vu dans la *figure 1* ; elles appartiennent au stade I des ovaires dans des proportions élevées, 73 p. 100 en février et 43 p. 100 en mars : c'est ce qui explique la diminution du poids des tissus. Les variations du poids des œufs, notamment au mois de mars, sont dues au fait qu'à cette période, il subsiste encore des femelles ayant des ovaires de stade II qui sont près de leur date de ponte : si leur nombre est encore assez élevé, le poids des œufs présente une augmentation par rapport au mois précédent ; si la plupart des pontes ont déjà eu lieu, ce poids tend à diminuer.

— En avril-mai, des variations parallèles sont enregistrées dans les tissus et les œufs au stade II, une légère augmentation de poids est notamment constatée en avril. Il s'agit de déterminer si ces modifications sont dues à l'utilisation de certains constituants biochimiques ou au contraire à leur synthèse et si la dessiccation relative de l'atmosphère a une influence sur le poids des tissus et des œufs.

— Une augmentation progressive du poids est enregistrée pendant la saison froide, en juin-juillet-août alors que celui des œufs demeure stationnaire. Il est probable qu'un mécanisme de résistance au froid intervient en entraînant la formation de réserves au niveau des tissus.

Une confrontation critique entre ces variations pondérales et les résultats des différents dosages effectués à différentes périodes de l'année serait intéressant; c'est ce qui nous a conduit à suivre les variations de différents paramètres biochimiques au cours du cycle saisonnier.

## II.2. VARIATIONS SAISONNIÈRES DE DIFFÉRENTS PARAMÈTRES BIOCHIMIQUES

### II.2.1. *Techniques analytiques et expression des résultats*

#### II.2.1.1. *Prélèvement*

##### a. *Prélèvement d'hémolymphe*

Ainsi que nous l'avons déjà exposé [13], ce prélèvement est effectué sur des animaux non anesthésiés au niveau de la section de l'articulation tronchantérofémorale d'une patte. L'utilisation de phénylthiourée et de fluorure de sodium permet d'éviter la mélanisation et la coagulation du liquide recueilli. Le volume total d'hémolymphe n'a pu être obtenu étant donné la fragilité du matériel. Pour connaître le volume moyen recueilli par animal, nous avons mesuré les volumes obtenus à partir de 5 à 10 Araignées ou bien nous avons noté le nombre d'animaux nécessaires pour obtenir un millilitre d'hémolymphe.

##### b. *Prélèvement d'organes*

Après séparation du céphalothorax, l'abdomen est disséqué sur sa face ventrale en pratiquant une fente longitudinale de la fente épigastrique à la région des filières et des fentes latérales de chaque côté de la fente épigastrique et du stigmate trachéen. La dissection se fait à froid sous liquide de Ringer pour insecte : ovaires, glandes séricigènes, tissus (masse de coloration foncée constituée par le tissu interstitiel et l'intestin diverticulaire [14], sont prélevés et pesés sur papier d'aluminium préalablement taré. Ces organes peuvent être analysés immédiatement mais peuvent être également conservés par lyophilisation après avoir été recueillis sur neige carbonique. La différence entre le poids d'organe frais et celui du lyophilisat donne la teneur en eau exprimée en gramme pour 100 du poids d'organe: les pesées sont effectuées sur balance de précision Mettler H 20 T.

### II.2.1.2. Analyse des constituants lipidiques

#### — Hémolymphe :

Les lipides totaux sont déterminés par pesée après évaporation du solvant d'extraction chloroforme-méthanol (2/1), à partir de pool de 5 à 10 animaux (0,5 à 1 millilitre). Les différentes classes de lipides sont séparées par chromatographie sur couche mince de gel de silice G (solvant de développement : éther de pétrole-éther-acide formique 45-5-0,5-Révélation par vapeur d'iode) et éluées. Les acides gras sont dosés par la méthode de W.-G. DUNCOMBE modifiée [15], les glycérides par la méthode de E. van HANDEL et coll. modifiée [16], le cholestérol (libre, estérifié) par la méthode de B. ZAK [17] adaptée [18]; nous avons utilisé une ultramicro-technique adaptée de la méthode de ZAK [17] pour le dosage du cholestérol total de l'hémolymphe. Les phospholipides sont élués [19], des parties aliquotes sont minéralisées par le mélange sulfonitrique et le phosphore dosé par la méthode de A.-P. BRIGGS [20].

#### — Organes :

La teneur en lipides totaux est déterminée par la méthode de M. OVERTURF et R.-L. DRYER [21].

Cholestérol et phosphore lipidique totaux ont été dosés dans l'extrait chloroforme-méthanol obtenu à partir de 10 milligrammes de lyophilisat, et ce par les mêmes techniques que pour l'hémolymphe.

#### — Organes :

Après délipidation suivant la méthode de J. FOLCH [29] les protéines totales sont dosées par la méthode de C.-H. LOWRY [24].

### II.2.1.3. Analyse des constituants glucidiques

#### — Hémolymphe :

Après déprotéinisation alcoolique [25]. La séparation des différents glucides a été effectuée par chromatographie sur couche mince de cellulose (solvant de développement : butanol-pyridine-eau 9/5/4/ - Révélation par nitrate d'argent en milieu acétonique 1 p. 100 et soude alcoolique 0,5 N).

Le tréhalose a pu être identifié après méthylation [26] et chromatographie sur papier Whatman n° 1 [27]; le dosage de ce constituant a été effectué après déprotéinisation alcoolique [28]. Le glucose est dosé par une ultramicrotechnique à l'orthotoluidine [29].

— *Organes* :

Le glycogène est dosé d'après la méthode de D.-L. MORRIS adaptée [30].

#### **II.2.1.5. Expression des résultats**

La concentration en substances hydrosolubles est exprimée en milligramme (glucides) ou en gramme (protéines) pour 100 millilitres d'hémolymphe ou pour 100 grammes de poids frais d'organes. Le taux des constituants lipidiques est exprimé en pourcentage du poids sec d'organe.

Chaque détermination sur lyophilisat correspond à des lots de 5 à 10 animaux. Les résultats quantitatifs obtenus sont des moyennes avec leur écart type ; le test *t* de Student - Fischer a été utilisé pour la comparaison des moyennes aux seuils de 5 p. 100 et 1 p. 100.

#### **II.2.2. Résultats et discussions**

##### **II.2.2.1. L'eau**

###### **(a) Variations du volume de l'hémolymphe**

Comme nous l'avons déjà vu, le volume total ne peut être connu en raison de la fragilité du matériel et les valeurs obtenues ne sont qu'approximatives et partielles. Néanmoins, nous avons essayé d'en analyser les variations au cours de l'année. 5 à 300 microlitres d'hémolymphe peuvent être recueillis par animal, la valeur indiquée pour chaque mois constitue une moyenne de plusieurs déterminations, dont le nombre varie de 5 à 10.

Le volume d'hémolymphe est en général compris entre 55 et 65 microlitres sauf en mai (30  $\mu$ l) et en septembre (29  $\mu$ l) où l'humidité relative de l'air est faible ; la diminution qui a lieu en décembre correspond au moment où les pontes sont les plus nombreuses.

###### **(b) Variations de la teneur des organes**

La *teneur en eau des tissus* est en moyenne de 65,5 p. 100 du poids d'organe. Elle est élevée pendant la saison chaude et humide, de novembre à février : 84 p. 100 en janvier-février 1972, et 72 p. 100 en novembre-décembre-janvier 1973. Ce taux diminue nettement en mars à la fin de la saison chaude et humide (45 p. 100).

La diminution du taux hydrique se poursuit en avril et en mai où la valeur est minimale (38,5 p. 100).

Une augmentation se produit pendant la saison froide (70 p. 100).

Elle diminue légèrement en septembre, nettement en octobre (47,5 p. 100).

La teneur en eau des œufs est en moyenne de 68 p. 100 du poids d'organe.

Les variations ne sont pas nettes : seule une légère diminution peut être notée en septembre et octobre (soit 65 p. 100 pendant la saison froide), ainsi qu'une légère augmentation pendant la saison chaude et humide, entre 75 et 80,5 p. 100.

(c) *Discussion*

Les échanges d'eau consistent en entrée et sortie d'eau. Chez les Araignées, l'eau est principalement acquise par ingestion d'eau par voie orale et par absorption de proie. L'eau produite par le catabolisme lipidique contribue à la formation de réserve d'eau [31], l'eau métabolique constitue 5 p. 100 du contenu total en eau, chez *Dugesia hentzi*. L'absorption active et passive de l'eau par la surface du corps est peu importante [32].

Les pertes d'eau par les fèces sont faibles. Le venin, la salive et la soie peuvent être considérés comme des produits d'excrétion entraînant des pertes en eau, mais peu d'informations sont connues à ce sujet.

Les Araignées contrôlent l'équilibre entre les entrées et les sorties d'eau par différents moyens notamment en choisissant leur habitat, en absorbant des proies ou en adaptant leur rythme d'activité [32]. De plus, il existe une relation étroite entre l'équilibre hydrique du corps des arthropodes et les variations de température [7]. En général, il y a gain d'eau en atmosphère saturée : à température élevée, il y a tendance à l'évaporation et à l'excrétion d'eau par diurèse, ainsi qu'une production accrue d'eau métabolique. Mais c'est la conjonction des deux facteurs : humidité-température qui entraîne les modifications de teneur en eau au niveau des tissus et du volume de l'hémolymphe.

Nous essaierons d'interpréter les variations saisonnières de la teneur en eau et les mécanismes qui sont mis en jeu chez *Nephila madagascariensis*.

A la sortie de l'hiver, en septembre-octobre, la température se réchauffe, mais ces mois sont secs : en septembre, la teneur en eau est en diminution au niveau des organes, mais est encore élevée, tandis que le volume de l'hémolymphe diminue nettement. L'effet de la dessiccation retentirait plus sur le volume du liquide extracellulaire que sur l'eau des organes. En octobre, l'augmentation de la température entraîne une diminution de la teneur en eau des organes, plus nette au niveau des tissus que des œufs : cette perte d'eau serait due à l'évaporation par l'ouverture des stigmates respiratoires.

*Pendant les mois chauds et humides*, la teneur en eau des tissus est élevée ; il en est de même du volume de l'hémolymphe. L'adaptation des Arthropodes à la chaleur humide a été particulièrement étudiée [7], il s'établit un échange permanent entre le corps de l'animal et l'humidité externe et des mécanismes de régulation physiologiques sont mis en œuvre pour compenser la perte d'eau provoquée par l'augmentation de la température.

L'accélération des processus métaboliques sous l'effet de la chaleur accroît la quantité d'eau métabolique au niveau des tissus ; l'Araignée tend à absorber plus d'eau par la voie orale, soit sous forme de liquide soit sous forme de nourriture ; une certaine quantité d'eau est absorbée par voie transcuticulaire de l'humidité ambiante, cette absorption étant possible par modification de la cuticule sous l'effet de la chaleur comme nous l'avons vu. Ce qui entraîne une augmentation du poids du corps, au mois de novembre, c'est que l'absorption transcuticulaire se fait aussi rapidement que les processus de régulation. D'après L.-J. FLEMISTER [7] l'hydratation, nette au niveau des organes, est tolérée par l'organisme qui réagit en diminuant le volume de l'hémolymphe et en excréant une urine hypotonique, caractéristique des Arachnides : or, chez *Nephila madaqascariensis*, le volume de l'hémolymphe est élevé.

Aux mois de décembre-janvier-février, en même temps que les tissus diminuent de poids, leur teneur en eau bien qu'élévée demeure stable et le volume de l'hémolymphe est élevé. En mars, la faible teneur en eau dans les tissus est liée à une diminution de poids : ceci pourrait s'expliquer par le fait qu'une forte humidité continue entraîne une diminution des processus métaboliques.

*Avant l'hiver, en avril et mai* où l'air est plutôt sec, la teneur en eau des tissus demeure faible et le volume de l'hémolymphe diminue.

*Pendant la saison froide*, le volume de l'hémolymphe est élevé, mais stable ; la teneur en eau élevée dans les tissus se stabilise alors que le poids corporel varie peu. Or, on sait qu'au cours de cette période, les proies étant pratiquement inexistantes, les animaux n'absorbent que peu de nourriture : il a été montré dès 1937 [33] que le jeûne entraîne une augmentation progressive de la teneur en eau.

Si on résume les résultats obtenus, on remarque que la chaleur humide entraîne une augmentation de la teneur en eau et qu'une forte humidité continue diminue la formation de l'eau, que pendant la saison froide, la teneur en eau est plutôt élevée mais demeure stable et que pendant les mois secs, interviennent des mécanismes de résistance à la dessiccation avec diminution de l'eau de l'organisme.

## II.2.2.2. Les lipides

### (a) Les lipides totaux des organes de l'abdomen (Fig. 3a)

Dans les organes, la teneur en lipides varie généralement en raison inverse de la teneur en eau [34]. Ce n'est cependant pas le cas en atmosphère sèche où se produit une diminution simultanée des taux lipidique et hydrique, ce qui finit par entraîner la mort chez certaines Araignées [10]; mais chez *Nephila*, le métabolisme reprend dès que l'action de la dessiccation cesse de s'exercer. C'est dire que la quantité de lipides peut varier au cours de l'année suivant les conditions d'humidité externe. Nous avons suivi les variations du taux lipidique et de la teneur en eau au cours des différentes saisons [35].

#### — Lipides totaux des tissus :

Taux moyen : 20,7 p. 100 du poids sec d'organe.

A la sortie de l'hiver, en septembre, le taux de lipides des tissus est élevé : il est de 23,21 p. 100 de poids sec ; une diminution très nette a lieu en octobre (14,83 p. 100).

Pendant la saison chaude et humide, la fraction lipidique totale des tissus augmente jusqu'à 25,79 p. 100 en novembre puis se maintient à un taux moyen de 21 grammes pour 100.

En avril et mai, la teneur en lipides est variable : elle est élevée en avril, soit 31,31 p. 100, et diminue en mai à 13,24 p. 100.

Pendant l'hiver, le taux de lipides présente également des variations : en juin, les constituants lipidiques augmentent légèrement dans les tissus (17,7 p. 100), varient peu en juillet (15,88 p. 100), mais augmentent en août jusqu'à 26,03 p. 100.

#### — Lipides totaux des œufs :

Taux moyen : 20,74 p. 100 du poids sec d'organe ; 7,8 p. 100 du poids frais.

En septembre-octobre, les variations du taux lipidique sont parallèles à celles de ce taux dans les tissus : il est élevé en septembre (26 grammes p. 100) la diminution est plus nette que dans les tissus en octobre : le taux est de 4,95 p. 100 de poids sec.

Pendant la saison chaude et humide, la fraction lipidique totale s'accroît considérablement et passe de 4,95 à 25,49 p. 100 en novembre ; ce taux continue à augmenter et atteint 34,73 p. 100 en février 1973, pour diminuer légèrement à la fin de la saison chaude et humide, en mars.



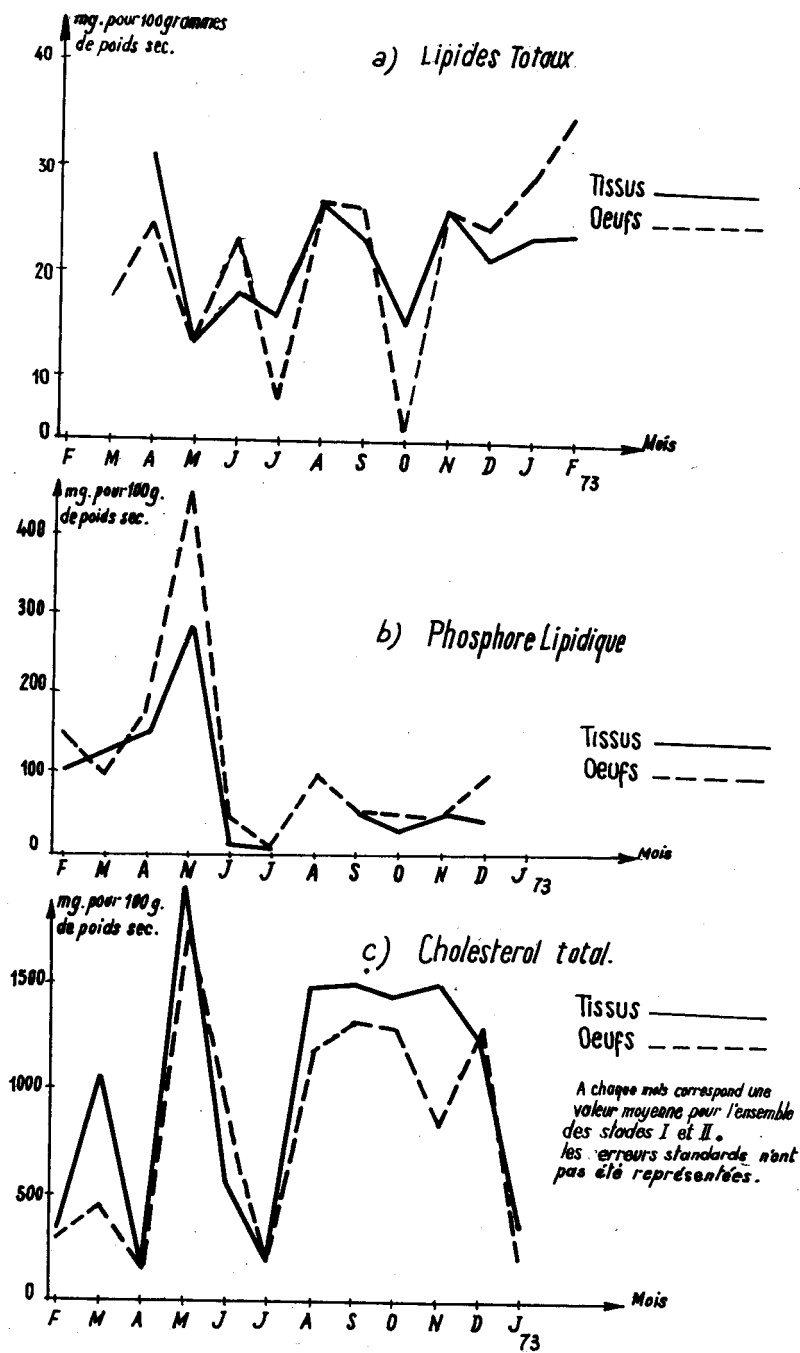


Fig. 3. — Variations saisonnières des lipides totaux et des constituants lipidiques au niveau des organes de *Nephila madagascariensis* femelle adulte.

En avril-mai, le taux lipidique des œufs est variable comme dans les tissus : il est élevé en avril, soit 31,31 p. 100, et diminue en mai à 14,9 p. 100.

Pendant l'hiver, la concentration en lipides augmente en juin (23,3 p. 100), diminue nettement dans les œufs (7,5 p. 100) puis augmente de nouveau en août où elle atteint 24,45 p. 100.

#### *Discussion sur la teneur en lipides totaux des organes*

Les variations de la fraction lipidique totale au cours des différentes saisons nous ont conduit à faire les quelques observations suivantes.

La teneur élevée en lipides à la fin de l'hiver, en août et à la sortie de l'hiver en septembre, correspond à l'augmentation de réserves observée [12] chez *Tegenaria atrica*.

Nous pensons que la diminution du taux lipidique des organes qui a lieu, en octobre, serait due à l'augmentation de la température : celle-ci intensifie en effet les processus métaboliques ; il n'y a pas perte de poids, car l'eau métabolique formée compense les pertes dues à l'évaporation.

De plus, à cette période, correspondent les premières pontes, ce qui accentue cette baisse du taux lipidique.

L'augmentation de la température et de l'humidité, de novembre à mars, entraîne une teneur élevée en lipides dans les tissus et les œufs. En ce qui concerne le tissu interstitiel, l'augmentation de la teneur en lipides est due à des processus de lipogenèse à partir d'éléments apportés par l'alimentation ; dans les œufs, ou bien ces éléments dérivent de l'hémolymphe, ou bien les lipides se forment à partir de substrats déjà existants à leur intérieur par interconversion comme cela a été observé [36]. Nous avons vu qu'à cette période, il se produit également une augmentation de la teneur en eau, ce qui entraîne une élévation du poids du corps : en effet, on observe la présence de femelles pesant 5 et 6 grammes. Les lipides sont en proportion plus importante dans les œufs que dans les tissus : ces constituants sont donc nécessaires dans les mécanismes de la reproduction et forment une grande partie du vitellus, au cours de cette période chaude et humide.

A titre indicatif, il y a lieu de comparer ces résultats avec ceux que nous avons obtenus de décembre à mars 1971 sur *l'hémolymphe*. Les lipides totaux y sont en augmentation aux mois de janvier et février, au moment où les tissus et les œufs en contiennent un taux élevé ; une légère diminution qui se produit, en mars, coïncide avec celle qui a lieu dans les œufs. En ce qui concerne les constituants lipidiques, les acides gras libres de l'hémolymphe augmentent alors que le taux de glycérides circulants est en diminution ; n'ayant pas eu de résultat concernant les tissus au

mois de mars, nous n'avons pas pu savoir si des glycérides sont formés à leur niveau. En outre, ces résultats nécessairement fragmentaires mériteraient d'être confirmés par l'utilisation d'éléments marqués.

Les variations de la concentration en lipides aux mois d'avril et mai constituerait une préparation à la saison froide : alors que le taux, élevé en avril, diminue en mai, au niveau des organes, il se produit une augmentation des lipides de l'hémolymphe.

L'accumulation de réserves graisseuses, observée [12] en automne, n'a lieu dans les organes de *Nephila madagascariensis* qu'au début de la saison froide, en juin ; cette accumulation de réserves correspond à un mécanisme de résistance aux basses températures. Ces lipides sont très peu utilisés par les tissus au mois de juillet et s'accumulent en août, alors que dans les œufs, il semble se produire des remaniements internes : en effet, dans ces derniers organes, aucune variation de poids n'est observée, alors qu'en juillet, deuxième mois de l'hiver, le taux de lipides des œufs diminue nettement. Nous avons vu que la teneur en eau y est élevée.

Les variations des lipides des organes sont dues essentiellement aux glycérides dont les proportions sont de 90 à 98 p. 100 du total, comme cela a été observé [37] [38] chez les Insectes. Nous avons voulu suivre l'évolution des autres constituants lipidiques, notamment du phosphore lipidique dans l'hémolymphe, dans les tissus et les œufs au cours de l'année.

#### (b) *Le cholestérol total*

##### — *Le cholestérol total de l'hémolymphe*

Les résultats obtenus concernant le cholestérol total de l'hémolymphe n'ont pu être interprétés du fait de leurs variations trop importantes au cours d'un même mois.

##### — *Le cholestérol total des organes de l'abdomen (fig. 3,c)*

###### (1) — *Le cholestérol total des tissus.*

Taux moyen : 0,31 p. 100 du poids frais ; 0,98 du poids sec.

En septembre-octobre, le taux de cholestérol qui est de 1 519,6 mg pour 100 grammes de poids sec est élevé alors que la teneur en lipides totaux est faible dans les tissus.

Au cours de la saison chaude et humide, les teneurs en cholestérol sont variables : en novembre, le taux est élevé (1 560 mg pour 100) ; de décembre à février, le cholestérol diminue (p 0,001) alors que le taux de lipides totaux est élevé. En mars, se produit une légère augmentation de la teneur en cholestérol (1 082,4 mg p. 100).

En avril-mai, le taux est variable : il est en diminution en avril (162,7 mg) ; puis augmente en mai à 1 966 milligrammes.

Pendant les deux premiers mois de l'hiver et en juillet, en même temps qu'une baisse de la teneur en lipides totaux, il se produit une diminution hautement significative ( $p > 0,001$ ) du cholestérol des tissus, soit des taux de 568,9 mg p. 100 en juin et de 234,3 p. 100 en juillet. A la fin de l'hiver, au mois d'août, le cholestérol augmente à nouveau ( $p > 0,001$ ) pour un taux de 1 484,6 mg p. 100, en même temps que la teneur en lipides totaux augmente.

## (2) Le cholestérol total des œufs

Taux moyen : 0,29 p. 100 du poids frais ; 0,99 du poids sec.

Les variations sont parallèles à celles qui ont lieu dans les tissus.

En septembre-octobre, le taux de cholestérol est élevé : il est de 1 356,2 mg p. 100 en septembre et de 1 324,9 mg p. 100 en octobre. Les taux de cholestérol sont variables pendant la saison chaude et humide. La légère diminution observée au niveau des œufs en novembre n'est pas significative : il se produit une diminution, faible en décembre (1 324,9 mg), nette en janvier-février (224,1 mg). Au mois de mars, le cholestérol augmente de façon très nette dans les œufs ( $p > 0,001$ ) pour un taux de 453,4 mg p. 100.

En avril-mai, le taux de cholestérol est variable : après une diminution en avril, il augmente de 134 à 1 820,5 mg p. 100 en mai.

Comme dans les tissus, la concentration en cholestérol diminue en juin-juillet (914,9 mg et 178,5 mg p. 100), puis augmente en août (1 147 mg p. 100 grammes de poids sec).

*Discussion :* Ces résultats nous montrent que le cholestérol présente de très grandes variations tout au long de l'année.

Chez la plupart des insectes, le cholestérol n'est pas synthétisé par l'organisme, ce constituant étant apporté par l'alimentation ; aucune indication n'a encore été donnée concernant les Araignées.

Si on considère les variations qui ont lieu en septembre et octobre, on voit que l'élévation du taux de cholestérol, dans les tissus et les œufs, correspond à la prise de nourriture ; il en est de même au début de la saison chaude et humide, en novembre.

Malgré l'abondance des proies, la teneur en cholestérol est faible de décembre à février : cette diminution correspond à la période où se produit la plupart des pontes, le cholestérol étant donc nécessaire à la suite du développement des œufs.

L'augmentation de la teneur en cholestérol total dans les œufs et les tissus au mois de mars, correspond à la période où les femelles sont pour la plupart au stade I, aux premiers stades de maturation des œufs : ce constituant, apporté par l'alimentation serait nécessaire pour que les œufs soient viables [39].

Alors que les lipides totaux des organes au mois d'avril sont à un taux élevé, celui du cholestérol est faible : on pourrait penser qu'il se produit une transformation de ce constituant en substances de nature stéroïdique pouvant intervenir sur les mécanismes de la reproduction ; puis en mai, le cholestérol augmente à nouveau dans les organes.

La diminution qui se produit en juillet, dans les œufs, coïncide avec celle des lipides totaux.

A la fin de l'hiver, alors que la nourriture est rare, une augmentation du taux de cholestérol a lieu dans les organes en même temps que celle de la fraction lipidique totale ; ce fait incite à émettre l'hypothèse que la biosynthèse endogène du cholestérol pourrait être possible chez les Araignées.

### (c) *Les phospholipides*

#### — *Les phospholipides de l'hémolymphe*

Taux moyen 322,5 mg pour 100 millilitres à 392,5 mg — Représentent 40 à 77 p. 100 des lipides totaux.

En septembre-octobre, le taux de phospholipides est variable : il est faible en septembre (32,4 mg p. 100 millilitres d'hémolymphe) et atteint un maximum en octobre (560 mg p. 100).

Pendant la saison chaude et humide, ce taux diminue progressivement : 294,3 mg en novembre, 140,2 mg en décembre.

Les teneurs en phospholipides sont faibles en avril-mai ainsi que pendant la saison froide : une légère augmentation semble avoir lieu au mois d'août, mais elle n'est pas significative.

#### — *Les phospholipides des organes : (Fig. 3b)*

(1) *Les tissus* : Taux moyen : 984 milligrammes du poids sec.

En septembre-octobre, le taux est de 59,95 mg p. 100 ; il varie peu pendant la saison chaude et humide ; puis il augmente à 149,9 mg en avril et atteint ce maximum (273,4 mg p. 100) en mai.

Pendant les deux premiers mois de la saison froide, la concentration en phospholipides diminue de façon très nette dans les œufs (14,94 mg p. 100 en juin et 5,64 mg en juillet). Cette concentration augmente en août, à la fin de l'hiver (94,22 mg).

(2) *Les œufs :*

Taux moyen : 117 milligrammes p. 100 du poids sec.

En septembre-octobre, le taux est faible : il est de 61,83 mg p. 100.

Pendant la saison chaude, les variations du taux de phospholipides des œufs ne sont pas très nettes : néanmoins, on peut observer un léger accroissement de ce taux en décembre (91,76 mg) et une légère baisse au mois de mars (98,93 mg).

La concentration des phospholipides s'accroît à 173,7 mg p. 100 en avril et 452 mg p. 100 en mai.

Au début de l'hiver, une diminution nette est observée dans les œufs ; le taux est notamment de 12,09 mg en juillet. Comme dans les tissus, la concentration en phospholipides s'accroît en août (98,96 mg).

*Discussion :*

Les phospholipides de l'hémolymphe de *Nephila madagascariensis* qui sont à un taux élevé aux mois de septembre et octobre, proviennent probablement de l'alimentation et jouent un rôle de transport d'autres constituants de nature lipidique et de protéines. Leur taux devient faible dans l'hémolymphe, au début de la saison chaude et humide ainsi qu'au mois de mai alors qu'il augmente légèrement dans les tissus, mais nettement dans les œufs : les phospholipides joueraient donc un rôle dans la structure des membranes cellulaires et subcellulaires des organes, notamment des œufs, ainsi qu'un rôle dans les oxydations cellulaires à l'intérieur des mitochondries au cours de la formation des œufs [40]. L'augmentation des phospholipides intervient au moment des pontes au début de la saison chaude et humide et avant l'entrée de l'hiver en mai, principalement au niveau des œufs.

**II.2.2.3. Les protéines**

— *Protéines de l'hémolymphe* (Fig 4a)

Taux moyen : 7,47 à 9,95 g p. 100.

En septembre-octobre, la concentration en protéines est élevée : elle est de 11,32 g p. 100 millilitres d'hémolymphe en septembre et de 10 333 g p. 100 millilitres en octobre.

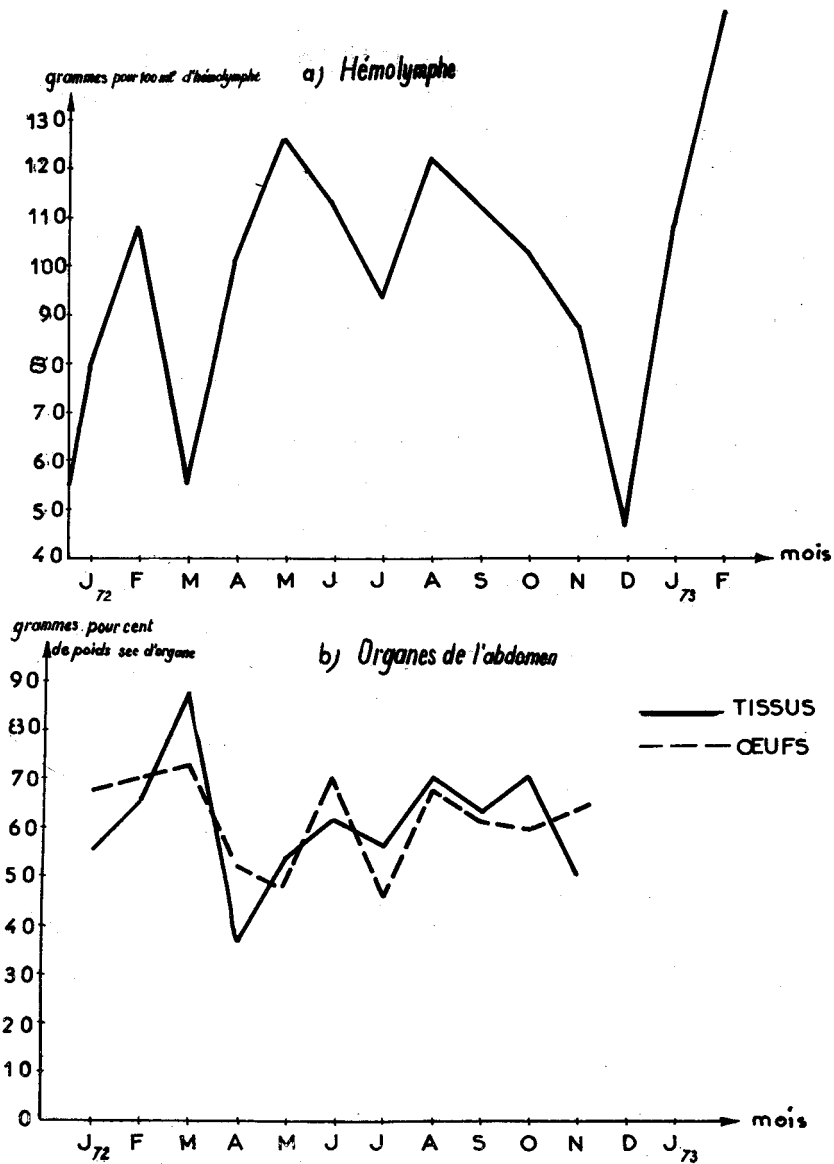


Fig. 4. — Variations saisonnières des protéines dans l'hémolymphe et les organes de l'abdomen de *Nephila madagascariensis* au cours de l'année 1972. A chaque mois correspond une valeur moyenne dont l'erreur standard n'a pas été représentée.

Pendant la saison chaude et humide, les teneurs en protéines sont variables : en novembre et décembre, il y a une nette diminution, soit de 8,78 g p. 100 millilitres ; en janvier et février, se produit une augmentation hautement significative ( $p. > 0,01$ ) ; la concentration en protéines s'élève de 7,98 en janvier à 10,78 g p. 100 millilitres en février 1972 et 10,96 en janvier à 16,05 g p. 100 millilitres en février 1973. Cette concentration diminue au mois de mars (5,6 g).

Une augmentation des protéines de l'hémolymphe se produit en avril et mai (10,15 g puis 12,67 g p. 100 millilitres).

Pendant la saison froide, la teneur en protéines est élevée, la teneur moyenne est de 11 grammes p. 100 millilitres d'hémolymphe.

— *Les protéines des organes de l'abdomen (fig. 4b)*

(1) *Les protéines des tissus*

Taux moyen : 20,27 p. 100 du poids frais, 62,27 du poids sec.

En septembre-octobre, des teneurs élevées en protéines sont observées : elles sont respectivement de 64,31 g et 71,54 g p. 100 grammes de poids sec de tissus. Pendant la saison chaude et humide, les concentrations en protéines des tissus sont variables.

En novembre, au début de la saison, les protéines diminuent jusqu'à 51,92 g p. 100 ; nous n'avons pas pu avoir de valeur en décembre, mais nous avons noté que les variations qui ont lieu en janvier et février 1972 (56,13 et 66,14 g) ne sont pas significatives. A la fin de la saison chaude et humide, en mars, la concentration en protéines augmente jusqu'à 88,89 g p. 100.

En avril-mai, les protéines présentent des variations : elles diminuent en avril (37,26 g) mais augmentent en mai (54,12 g).

Des taux élevés ont été enregistrés pendant l'hiver, soit 62,39 g en juin, 61,86 g en juillet et 70,93 g en août.

(2) *Les protéines des œufs*

Taux moyen : 18,92 p. 100 du poids frais ; 62,14 p. 100 du poids sec.

En septembre et octobre, le taux de protéines est voisin de 60 grammes p. 100 du poids sec.

Pendant la saison chaude et humide, il y a augmentation progressive de ce taux (68, puis 70, puis 73 grammes p. 100) mais elle n'est pas nette.

Par contre, en avril et mai, la diminution est très nette (53,4 g et 43,5 g p. 100).



Pendant la saison froide, les teneurs en protéines sont variables : après une augmentation en juin (70,9 g p. 100), les protéines des œufs diminuent en juillet (46,5 p. 100) pour augmenter à nouveau en août (68,6 p. 100).

*Discussion :*

Au début de la saison chaude et humide, notamment en novembre et décembre, les protéines diminuent aussi bien dans l'hémolymphe que dans les organes ; nous avons suggéré [41] qu'il se produit un catabolisme des protéines, qui coïncide avec l'augmentation de la teneur en lipides au niveau des organes. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que certaines protéines libèrent des acides aminés cétoformateurs qui sont transformés en acides gras nécessaires à la formation de réserves lipidiques. Cette hypothèse serait à vérifier par l'utilisation d'éléments marqués. En janvier et février, nous avons remarqué que des protéines apparaissent dans l'hémolymphe en grande quantité, en même temps qu'a lieu une élévation de la lipémie : des études plus poussées permettraient de savoir s'il se produit effectivement une augmentation des lipoprotéines circulantes au cours de cette période dans l'hémolymphe.

La diminution des protéines qui se produit au mois de mars dans l'hémolymphe a lieu à un moment où le taux est élevé dans les tissus : les femelles présentent, pour la plupart, des ovaires de premiers stades (stade I) ou au contraire sont près de pondre.

Les protéines passeraient ensuite dans l'hémolymphe au mois d'avril. Une accumulation de matériel protéinique dans les tissus débute en mai et au début de la saison froide, les teneurs en protéines sont élevées dans les organes et l'hémolymphe de *Nephila madagascariensis*.

Une telle augmentation du matériel protéinique au niveau des tissus sous l'effet de basses températures a été observé [42] chez un Crustacé décapode, *Callinectes sapidus* ; elle correspond à une adaptation métabolique résultant d'une acclimatation au froid, comme il a été décrit chez certains Invertébrés terrestres [43] [44] et aquatiques [45] ainsi que chez les Vertébrés aquatiques, tels que les Poissons [46].

Une légère diminution du taux de protéines dans l'hémolymphe et les œufs (p 0,02) au mois de juillet, deuxième mois de l'hiver, est interprétée [42] comme une conséquence du manque de nourriture : des protéines comme des lipides sont prélevées dans le sang et les organes pour maintenir le métabolisme à un niveau minimum ; les protéines vitelloqènes sont les premières affectées [47].

D'après les résultats obtenus, il semble exister une relation entre les variations des taux de protéines et les facteurs externes : les protéines permettraient l'acclimatation de l'organisme des Araignées à la chaleur humide ou à une baisse de température.

#### II.2.2.4. Les glucides

Il est connu que le glycogène constitue chez les Insectes la principale réserve glucidique au niveau du corps gras; chez les Insectes, les principales étapes du métabolisme du glycogène [48] [49] sont les suivantes: le glucose — 6 — phosphate provenant du glycogène en passant par le glucose 1 — phosphate, donne en présence de l'uridine diphosphoglucose (UDPG) du tréhalose phosphate. Ce dernier sous l'action d'une phosphatase, libère de l'acide phosphorique; puis le tréhalose passe dans l'hémolymphe. Aucune étude n'a encore été faite sur ce sujet chez les Araignées. Nous avons pu montrer la présence de glucose et de tréhalose dans l'hémolymphe de *Nephila madagascariensis* [50] et nous avons suivi l'évolution de ces constituants au cours de l'année de même que celle du glycogène des organes

##### (a) Glucose et tréhalose de l'hémolymphe

Les variations sont importantes au cours de l'année.

En septembre, ces deux constituants glucidiques ont des concentrations voisines: 57,25 mg p. 100 millilitres d'hémolymphe pour le glucose, 54,88 mg pour le tréhalose. En octobre, le taux de glucose diminue légèrement (43,43 mg p. 100 millilitres), celui du tréhalose nettement (14,42 mg).

Pendant la saison chaude et humide, la teneur en tréhalose est faible, sauf une légère augmentation en janvier, le taux de glucose diminue progressivement jusqu'à la fin de la saison.

En avril-mai, les teneurs en glucose et tréhalose sont élevées: elles sont respectivement de 78 mg et 97,33 mg en avril, de 104,44 mg et 72,6 mg en mai.

Pendant l'hiver, les taux sont variables: une diminution de glucose et du tréhalose a lieu en juin, une augmentation en juillet, plus nette pour le tréhalose que pour le glucose; après une baisse en août, les deux constituants augmentent à la sortie de l'hiver.

##### (b) Le glycogène des organes

###### — Glycogène des tissus

Taux moyen: 170 mg du poids frais; 620 mg du poids sec.

En septembre, le taux du glycogène est faible (187 mg p. 100 grammes de poids sec), ce taux augmente en octobre (577 mg p. 100).

Pendant la saison chaude et humide, la teneur en glycogène est variable : elle est encore élevée en novembre (643 milligrammes), diminue en décembre (243 mg) ; ce constituant est à nouveau synthétisé en janvier (453 mg).

Une baisse de concentration semble avoir lieu en février-mars et avril (244 mg) ; en mai, du glycogène se forme à nouveau dans les tissus (610 mg).

Le taux demeure élevé pendant la saison froide (de 800 à 929 milligrammes).

— *Glycogène des œufs*

Taux moyen : 590 mg du poids sec ; 150 mg du poids frais.

Le taux est faible en septembre (171 mg p. 100 grammes de poids sec) : bien qu'il soit en légère augmentation en octobre, ce taux demeure faible (293 mg).

Pendant la saison chaude et humide, il se produit un accroissement progressif du taux de glycogène de novembre à janvier et probablement février ; puis en mars, ce constituant diminue dans les œufs.

En avril-mai, le taux est variable : il est faible en avril (209 mg), augmente légèrement en mai (469 mg).

Au début de la saison froide, en juin, le glycogène dans les œufs est utilisé ; l'accroissement qui a lieu, en juillet et août, n'est pas aussi net que dans les tissus.

(c) *Discussion sur les modifications des constituants glucidiques chez Nephila madagascariensis*

Ces modifications, nettes surtout au niveau des tissus, semblent liées aux variations des facteurs externes, notamment les variations de température :

— l'élévation de la température en septembre entraîne un accroissement du métabolisme par une diminution du taux de glycogène, nette dans les tissus, légère dans les œufs et par une augmentation de la glycémie et de la tréhalosémie.

En octobre, glucose et tréhalose diminuent nettement dans l'hémolymphe, une telle diminution de la glycémie sous l'action de températures élevées a été constatée chez un Crustacé, *Callinectes sapidus* dans son milieu naturel [51] et chez une Araignée *Meta menardi* après étude expérimentale (1960) [10]. A cette consommation accrue de glucose, libéré par le

tréhalose, est liée une synthèse de glycogène ( $p. > 0.01$ ) surtout dans les tissus, et à un taux plus faible dans les œufs. Les mêmes phénomènes se continuent en novembre.

— La diminution de la température entraîne une augmentation du glycogène dans les tissus ; cette accumulation se continue pendant la saison froide : ce fait a été décrit dès 1934 [52] chez des Mollusques soumis à des faibles températures ; en outre, nous avons vu que le taux du glucose et du tréhalose sanguins sont élevés en mai et en juillet avec diminution en juin.

Bien que le glycogène soit en quantité nettement plus faible que les autres constituants biochimiques des organes, les variations saisonnières de son métabolisme sont souvent liées à celles du métabolisme lipidique, on observe une diminution du glycogène tissulaire et une augmentation concomitante de la teneur en lipides, en août-septembre ainsi qu'en décembre. Inversement, il se produit une augmentation de la teneur en glycogène et une diminution du taux lipidique dans les tissus en octobre et en mai.

Il semble, en outre, que des modifications ont lieu à des périodes déterminées du cycle de reproduction, si on considère ce qui se produit dans les œufs. Ainsi, en avril, le taux de glycogène est faible dans les tissus et les œufs alors que dans ces derniers les teneurs en lipides sont élevées et que le taux de glucose est élevé dans l'hémolymphe. L'énergie libérée par la mobilisation du glycogène sert-elle à des synthèses lipidiques dans les œufs ?

Au contraire en mai, la teneur en glycogène est élevée dans les œufs, alors que lipides et protéines y sont à des taux faibles.

Au cours de la saison froide, alors que le glycogène s'accumule dans les tissus, sa concentration dans les œufs présente des variations : il y aurait utilisation de ce constituant glucidique en juin. Le rôle du glycogène serait-il alors de fournir au début de l'hiver l'énergie nécessaire au transport de matériel pour les synthèses au niveau des ovocytes, comme chez *Leucophaea maderae* [5] ? L'énergie serait fournie ensuite par les lipides alors que le glycogène est de nouveau en augmentation en juillet, juillet.

### III. DISCUSSION GÉNÉRALE SUR LES VARIATIONS SAISONNIÈRES DU MÉTABOLISME CHEZ *NEPHILA MADAGASCARIENSIS*

Les principales modifications qui ont lieu dans les organes au cours de l'année nous ont permis de distinguer différents modes d'adaptation aux facteurs externes.

### III.1. Adaptation à la chaleur sèche

On peut qualifier ainsi celle de la période intermédiaire entre la saison froide et la saison chaude et humide en septembre et octobre (Températures moyennes : minimum 12<sup>o</sup>, maximum 24<sup>o</sup> — Humidité relative : 74 p. 100).

En septembre, outre une diminution du poids des tissus, *Nephila* présente une teneur élevée en lipides avec une légère diminution de la teneur en eau, un taux faible de glycogène dans les organes, une légère hausse du tréhalose et du glucose de l'hémolymphe ainsi qu'une protéinémie élevée. Ces modifications constitueraient un mécanisme de résistance à une dessiccation relative de l'atmosphère.

En octobre, les teneurs en eau et en lipides diminuent dans les organes, notamment dans les œufs, alors que le glycogène tissulaire augmente. Dans l'hémolymphe, tréhalose et glucose diminuent, les variations des protéines sont peu sensibles.

A quelques différences près, ces variations se rapprochent de celles qui ont été obtenues expérimentalement à 24<sup>o</sup> : en effet, chez *Meta menardi* [10] après une élévation de la glycémie, celle-ci retrouve ses valeurs primitives après quelques jours ; une augmentation de la teneur en eau se produit dans l'organisme, alors qu'un taux faible en lipides y est enregistré. Au début du séjour à 24<sup>o</sup>, il y a accélération du métabolisme par consommation du glucose libre mobilisé ; il se produit ensuite une utilisation des lipides, l'eau métabolique libérée permettant de réagir contre la dessiccation et même d'accroître en signe de défense la teneur en eau des tissus.

Outre l'évaporation de l'eau, sous l'effet d'une baisse de l'humidité relative, une diminution de la teneur en eau et en lipides, au mois d'octobre, signifie que ces constituants sont utilisés par les tissus, sans doute dans la formation du glycogène tissulaire. Le rôle de la balance eau-lipides est importante en atmosphère sèche : une diminution trop grande de la teneur en lipides est la cause d'une forte mortalité.

### III.2. Adaptation à la chaleur humide

De novembre à mars, la température minima est de 15<sup>o</sup>6 en moyenne, la température maxima de 24<sup>o</sup>2 à 26<sup>o</sup>1 et l'humidité relative de 76 à 86 p. 100.

J.-L. FLEMISTER [7] a plutôt décrit les modifications concernant la balance hydrique qui se produisent chez les Arthropodes sous l'action de la chaleur humide. Des modifications des différents métabolismes ont lieu au niveau des organes et de l'hémolymphe de *Nephila madagascariensis* : il se produit notamment une activation de la lipogenèse tissulaire en

novembre ainsi qu'une augmentation de la teneur en eau. Sauf en décembre, les organes sont le siège d'une augmentation du taux de glycogène: le même phénomène a été décrit chez les Poissons [54] pour une élévation de température de 22 à 38°; en même temps, il se produit une diminution de la glycémie et de la tréhalosémie: La chaleur humide a également pour effet de diminuer les protéines tissulaires, tandis qu'il se produit une diminution des protéines de l'hémolymphe en novembre et décembre, suivie d'une augmentation aux mois de janvier et février.

**III.3. — En avril et mai, pendant la période intermédiaire précédant l'hiver, le climat est plutôt sec, l'humidité relative étant comprise entre 78 et 83 p. 100; les températures, variables, tendent à diminuer: température maxima: 23°7 à 25°3 — température minima: 14 à 15°. Au cours de ces deux mois se produit la phase préparatoire à la vie ralentie.**

— En avril, a lieu la mise en réserve des lipides des organes ainsi que cela a été observé chez *Tegebaria* avant l'hiver [12]; en même temps, se produit une diminution du glycogène et des protéines des organes.

— En mai, la teneur en lipides totaux diminue dans les organes alors que les protéines et le glycogène tissulaires augmentent.

Une augmentation de la concentration en protéines, en glucose et en tréhalose de l'hémolymphe pourrait s'expliquer par un phénomène de concentration; la teneur en eau tend à diminuer dans les organes, sans qu'il y ait variation notable du poids du corps

#### **III.4. Adaptation au froid**

En juin-juillet-août, les températures minimale et maximale sont de 11°-21°, l'humidité relative varie de 77 à 81 p. 100.

Il se produit au début du séjour au froid, une augmentation du quotient respiratoire, donc une utilisation des réserves glucidiques; puis il se produit une régulation du métabolisme, le quotient respiratoire diminue et reprend les valeurs primitives par utilisation des réserves lipidiques [10].

Chez *Nephila* dans son milieu naturel, nous avons observé des modifications des différents métabolismes pendant la saison froide: le glycogène s'accumule dans les tissus pendant toute la durée de l'hiver. Les lipides augmentent dans les organes au début de la saison froide, puis sont utilisés, comme chez *Tegebaria* [12]; ces constituants sont de nouveau accumulés à la fin de l'hiver, en août. Les variations des protéines sont parallèles à celles des lipides. La teneur en eau augmente légèrement dans les organes, de même que le volume de l'hémolymphe; toutefois, l'augmentation de la matière est plus grande que celle de la teneur en eau: ce qui constituerait une résistance aux basses températures. L'adaptation au froid se traduit chez les Insectes et chez

d'autres animaux par la diapause. Selon la définition donnée par A.-S. DANILEVSKII [55] la diapause est l'ensemble des conditions requises pour permettre à un animal de survivre dans des conditions difficiles comme par exemple les températures extrêmes. L'organisme se trouve alors en état de vie ralentie, caractérisée par une immobilité plus ou moins complète, un abaissement du métabolisme, un arrêt du développement génital chez la femelle adulte.

Peut-on dire, comme C.-D. DONDALE et R. LEGENDRE [56], qu'il existe une « diapause hivernale » chez *Nephila madagascariensis*, malgré les conditions relativement douces de l'hiver à Tananarive ? Le fait que les ovaires, quel qu'en soit le stade, ne varient pas de poids ni de volume, la réduction du métabolisme avec accumulation de réserves dans les tissus, le taux élevé de protéines au début et à la fin de l'hiver ainsi qu'il a été décrit chez les Insectes [57] [58], semblent démontrer l'existence d'une telle diapause.

Néanmoins, la teneur en eau variable, l'utilisation des glucides puis des lipides par les œufs avant qu'il n'y ait synthèse à la fin de l'hiver, font suggérer que « la période du développement morphologique n'implique pas un repos complet dans le sens physiologique du terme » [58]. Il se produit des remaniements internes à l'intérieur des œufs, qui rendent possibles la reprise du développement. Dès que les conditions redeviennent favorables, quand la température et l'humidité augmentent, la nourriture devient abondante à la sortie de l'hiver et les œufs continuent leur développement, les femelles sortent réactivées.

### III.5. Essai d'interprétation des régulations du métabolisme

Quels sont les mécanismes qui interviennent dans ces adaptations métaboliques ? sont-ils nerveux, hormonaux ou purement physiques ?

Selon le schéma de K.-G. HIGHNAM et HILL [59] chez les Insectes, différents stimuli sont transformés en messages hormonaux par action sur les cellules neurosécrétrices du cerveau, par un mécanisme non encore déterminé. Ces cellules libèreraient ou synthétiseraient des produits de sécrétion agissant sur les effecteurs (ou organes-cibles).

Il existe peu de données concernant la signification fonctionnelle du système neuro-endocrine chez les Araignées mais si on transpose le schéma précédent aux Araignées et dans le cas qui nous occupe, des cellules neurosécrétrices de type A décrit par R. LEGENDRE [60] partent des nerfs chargés de neurosécrétions, lesquelles transitent par des organes neurohémaux rétro-cérébraux ou organes de Schneider et sont libérés dans le système circulatoire ; les organes effecteurs sont les tissus, les ovaires et les glandes séricigènes ; la température, l'humidité et la

photopériode sont les facteurs intervenant au cours des variations saisonnières.

Deux types d'effets biologiques, correspondant aux deux types connus d'activité hormonale au niveau cellulaire, ont été décrits [61] chez les Insectes.

Dans le premier type, les réponses de l'organisme ont lieu immédiatement et changent avec les conditions externes; elles sont dues à une modification quantitative du fonctionnement des cellules-cibles par action primaire sur les systèmes régulateurs existants en contrôlant leur activité.

Dans le deuxième type, les réponses sont lentes et prolongées; il s'agit de modification qualitative profonde. L'action primaire de l'hormone se porte sur le noyau des cellules réceptrices, qui contrôle une partie du patrimoine génétique, ce qui détermine l'apparition de nouvelles protéines et la création de nouvelles fonctions spécialisées.

Les variations saisonnières semblent déterminer une activité hormonale rapide et immédiate chez *Nephila madagascariensis*, notamment au niveau du tissu interstitiel

#### *Saison chaude*

Une élévation de la température entraînerait en septembre une augmentation de l'activité de la phosphorylase, qui serait à l'origine d'une activité glyco-génolytique au niveau des tissus ainsi qu'une hyperglycémie et une hypertréhalosémie; en même temps, la transformation en glucose favoriserait son utilisation ainsi que la formation de graisses et de protéines. Ces effets sur le métabolisme rappellent ceux des *corpora cardiaca* sur le corps gras des insectes et ceux du glucagon sur le foie des Mammifères.

Y aurait-il action d'une hormone hyperglycémisante au niveau de la phosphorylase, par l'intermédiaire de l'AMP cyclique ?

Au contraire, pendant les mois suivants, période de chaleur humide, il se produirait une augmentation de poids due à une glyco-génogenèse au niveau des tissus à partir du glucose et des constituants lipidiques, une augmentation d'eau entraînant une distension de l'abdomen ainsi qu'une lipogenèse accrue. Ces modifications seraient-elles dues à l'inhibition de l'action hormonale citée précédemment ou bien à l'action d'autres hormones ? Existerait-il des hormones adipokinétique et antidiurétique ?

Selon H. KUHNE [62], il n'existe aucun rapport entre l'activité neurosécrétoire et le métabolisme de l'eau chez les Araignées: les modifications de teneur en eau seraient donc dues à une hormone antidiurétique (ou diurétique selon le cas) sécrétée par les organes de Schneider eux-mêmes, notamment les seconds organes de Schneider qui ont une analogie de structure avec les *corpora cardiaca* [59].



Les hormones propres aux organes de Schneider sont-elles de nature polypeptidique comme les hormones hyperglycémiantes et diurétiques des Insectes ?

#### *Saison froide*

Outre l'arrêt de développement des œufs sous l'action d'une baisse de température, l'accumulation de réserves lipidiques, glucidiques et protéiniques au niveau des tissus rappelle les effets produits par la diminution de l'action des *corpora allata* chez les Insectes [57], [61]. Selon H. KUHNE [62] dans le cas du ralentissement des processus physiologiques au cours de la diapause hivernale, il se produit une réduction de l'intensité de la neurosécrétion qui réapparaît avec la reprise de l'alimentation. Selon le même auteur, cette neurosécrétion se trouve dans les cellules neurosécrétrices localisées de type A dans les premiers organes de Schneider.

La question se pose de savoir si les premiers organes de Schneider jouent les mêmes rôles que les *corpora allata* : en effet, si on considère la genèse des premiers organes de Schneider [59], ceux-ci présentent des analogies avec les *corpora allata* des insectes, la glande du sinus des Crustacés Malacostracés, de la glande cérébrale des Diplopodes et des Chilopodes, à la différence que les premiers organes de Schneider sont situés en avant des seconds chez les Araignées.

#### IV. — CONCLUSION

Ainsi donc, bien qu'il n'existe pas de grands écarts entre les températures extrêmes au cours des diverses saisons (5<sup>o</sup>4 les mois les plus chauds et les plus froids) et entre les degrés de l'humidité relative (11 p. 100 entre les mois les plus humides et les mois les plus secs), *Nephila madagascariensis* est néanmoins le siège de nettes adaptations métaboliques. Cette Araignée comme d'autres Arachnides, a besoin d'une atmosphère saturée en eau et se comporte comme les Invertébrés aquatiques en ce qui concerne les réponses aux variations thermiques et hygrométriques externes ; en effet, ceux-ci présentent plutôt des adaptations du métabolisme que des adaptations du comportement et de la physiologie, par rapport aux Invertébrés terrestres. Le métabolisme des glucides en tant que substances énergétiques au niveau de l'organisme entier est d'une importance moindre que chez les Vertébrés : chez les Araignées, comme chez les autres Invertébrés, ce sont plutôt des lipides qui jouent le premier rôle en tant que source d'énergie, les glucides, notamment le glycogène interviennent surtout au cours de la reproduction. L'étude des protéines permet de noter le début et la fin de la diapause. L'analyse des mécanismes nerveux et hormonaux, susceptibles d'intervenir au cours des variations biochimiques saisonnières chez les femelles adultes des

Araignées, pourrait donner une explication à leur étonnante adaptation biologique aux conditions de vie terrestre, adaptation stabilisée depuis le Permocarbonifère ; mais ces mécanismes restent encore à élucider.

#### BIBLIOGRAPHIE

1. COWLES (R.-B.). — *Science*, **135**, 1962, 670, cité par CLOUDSLEY THOMPSON (J.-L.). — *Terrestrial Invertebrates dans Comparative physiology of Thermoregulation*. Ed. G.-C. WHITTOW, Acad. Press, 1970, pp. 15-77.
2. Mc KEOWN (K.-C.). — *Vie et mœurs des Araignées d'Australie*. Ed. Payot, 1954, pp. 118-127.
3. ROBINSON (M.-H.) et ROBINSON (B.-C.). — The ecology and behaviour of the geant wood spider *Nephila maculata* (Fabricius) in New Guinea. *Smithsonian Contributions to Zoology*, **149**, 1974, pp. 1-75.
4. KRAKAUER (T.). — Thermal responses of the orb-webbing spider, *Nephila claviceps* (Araneae, Arqioipidae). *Amer. Midl. Nat.*, **88**, 1, 1972, pp. 245-520.
5. CLOUDSLEY-THOMPSON (J.-L.). — *J. LINN. SOC., Lond. Zool.*, **43**, pp. 134-152. Cité par R. LEGENDRE. — Morphologie et développement des Chélicérates : Embryologie, Développement et Anatomie. *Forstch. Zool.*, **17**, 1965, pp. 239-271.
6. EDNEY (E.-B.). — The water relations of terrestrial Arthropods. Cambridge University Press, 1957, 109 p. (cité par VOLLMER A.-T. et J. A. Mac MAHON, 1974) [32].
7. FLEMISTER (J.-L.). — Terrestrial animals in humid heat : Arthropods dans *Handbook of Physiology*, Ed. A.-E. RENAULT et G. CAHL, **37**, 1963, pp. 593-602.
8. ANDERSON (J.-F.). — The excreta of spiders. *Comp. Biochem. Physiol.*, **17**, 1966, pp. 973-982.
9. ANDERSON (J.-F.). — Metabolic rates of spiders. *Comp. Biochem. Physiol.*, **33**, 1, 1970, pp. 51-72.
10. DRESCO-DEROUET (L.). — Etude biologique de quelques espèces d'Araignées lucicoles et troglaphiles. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, **984**, 1960, pp. 272-353.
11. MYRCHA (A.) et STEJG-LAUDANSKA (B.). — Changes in the metabolic rate starved Lycosidae Spiders. *Bull. Acad. Pol. Sc., Sér. Sc. Biol.*, II, XXI, 3, 1973, pp. 209-213.

12. COLLATZ (K.-G.) et MOMMSEN (T.). — Life cycle and annual variation in body constituents of the Spider *Tegenaria atrica* C.-L. KOCH (Agelenidae). *J. Comp. Physiol.*, **91**, 1, 1974, 91-109.
13. RAKOTOVAO (L.-H.) et RAHANDRAHA (T.). — Etudes des variations des protéines de l'hémolymphe chez *Nephila madagascariensis* Vinson, 1863, femelle adulte (Araneae, Argiopidae). *C.R. Acad. Sc., Paris*, 274, **D**, 1972, pp. 1715-1718.
14. MILLOT (J.). — Contribution à l'histophysiologie des Aranéides. *Bull. Biol. Fr. Belgique*, Suppl., **8**, 1936, pp. 1-238.
15. LAURELL (S.) et TIBBLING (G.). — Colorimetric determination of free fatty acids in plasma. *Clin. Chim. Acta.*, **16**, 1, 1967, pp. 57-62.
16. CARLSON (L.-A.) et WADSTROM (L.-B.). — Determination of glycerides in blood serum. *Clin. Chim. Acta.*, **4**, 1959, p. 197.
17. ZAK (B.). — *Am. J. Clin. Path.*, **27**, 1957, p. 583.
18. WEBSTER (D.). — *Clin. Chim. Acta.*, **7**, 1962.
19. WILLIAMS (J.-H.), KUCHMAK (M.) et WITTER (R.-F.). — Quantitative determination of phospholipid classes in human serum by combined thin layer chromatography and phosphorus analysis. *Clin. Chim. Acta.*, **25**, 1969, pp. 447-452.
20. BRIGGS (A.-P.). — A modification of the Bell Doisy phosphate method. *J. Biol. Chemistry*, **53**, 1922, pp. 13-16.
21. OVERTURF (M.) et DRYER (R.-L.). — Experiments in the biochemistry of animal lipids. dans *Experiments in physiology and Biochemistry*, Ed. G.-A. KERKUT, Acad. Press, **2**, 1969, pp. 89-163.
22. GORNALL (A.-G.), BARDAWILL (C.-J.) et DAVID (M.-M.). — Determination of serum proteins by means of the biuret reaction. *J. Biol. Chem.*, **177**, 78, 1949, pp. 751-766.
23. FOLCH (J.), LEES (M.) et SLOANE-STANLEY (G.-H.). — A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *J. Biol. Chem.*, **226**, 1957, pp. 497-509.
24. LOWRY (O.-H.), ROSEBROUGH (F.-J.), FARRA (L.) et RANDALL (R.-J.). — Protein measurement with the Folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.*, **19**, 3, 1951, pp. 265-275.
25. HOWDEN (G.-F.) et KILBY (B.-A.). — Trehalose and trehalase in the locust. *Chem. Ind. (London)*, 1956, p. 1453.
26. BILLON (P.). — *Ann. Chim.*, **7**, 10, 1927, p. 357.
27. PETER (F.). — Chromatographie des sucres méthylés. *Bull. Soc. Chim. Fr.*, 1965, pp. 263-267.

28. DUCHATEAU (G.) et FLORKIN (M.). — Sur la tréhalosémie des Insectes. *Arch. Intern. Physiol. Biochim.*, Belg., **67**, 1959, pp. 306-314.
29. FESERIES (D.-D.). — A serum glucose method without protein precipitation. *Amer. J. Med. Technol.*, **31**, 1, 1965, pp 17-21.
30. BRIXIVA (E.) et DZURIKOVA (V.). — Détermination du glycoqène des lipides et des protéines dans une biopsie du foie. *Clin. Chim. Acta.*, **36**, 1972, 543.
31. STEWART (D.-M.) et MARTIN (A.-W.). — Blood and fluid balance of the common tarentula, *Dugesia bentzi*, *Z. Vergleich. Physiol.*, Dtsch., **70**, 3, 1970, pp. 223-246.
32. VOLLNER (A.-T.) et Mac MAHON (J.-A.). — Comparative water relations of five species of spiders from different habitats. *Comp. Biochem. Physiol.*, **47 A**, 1974, pp. 753-765.
33. MILLOT (J.) et FONTAINE (M.). — La teneur en eau des Aranéides. *Bull. Soc. Biol. Fr.*, **62**, 2, 1937, pp. 113-119.
34. PANDAZI (A.-A.), KERRINGTON (J.-K.) et SCHLUETER (D.-P.). — Water neutral fat and solids of adipose tissues. *Proc. Soc. Exp. Med.*, 1960, 394. Cité par JEANRENAUD, dans *Handbook of Physiology*, Ed. A.-E. RENAULT et G. CAHL, **5**, 1960, pp. 169-176.
35. RAKOTOVAO (L.-H.) et RAHANDRAHA (T.). — Variations de la teneur en eau et du taux lipidique en fonction de l'état physiologique de *Nephila madagascariensis* femelle adulte. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, **277**, D, 1973, pp. 1517-1520.
36. CLEMENTS (A.-N.). — Studies on the metabolism of locust fat body. *Exp. Biol.*, **36**, 1959, pp. 665-675.
37. FAST (P.-G.). — Insect lipids: a Review. *Mem. Ent. Soc. Canada*, **37**, 1964, pp. 1-50.
38. GILBERT (L.-I.). — Lipid metabolism and function in Insects *Adv. Insect. Physiol.*, **4**, 1967, pp. 69-211.
39. ROBBINS (W.-E.) et SHORTINO (T.-J.). — Effect of cholesterol in the larval diet on ovarian development in adult housefly. *Nature*, Lond., **194**, 1962-1963, pp. 502-503.
40. GREEN (D.-E.) et FLEISCHER (S.). — The role of lipids in mitochondrial electron transfer and oxidative phosphorylation. *Biochim. Biophys. Acta.*, **70**, 1963, pp. 554-582. Cité par L.-I. GILBERT, 1967 [38].
41. RAKOTOVAO (L.-H.). — Variations saisonnières des protéines chez *Nephila madagascariensis* femelle adulte. *C.R. Acad. Sc.*, **280**, D, 1975, pp. 65-67.

42. LYNCH (M.-P.) et WEBB (K.-L.). — Variations in serum constituents of the blue crab, *Callinectes sapidus*: total serum protein. *Comp. Biochem. Physiol.*, **44 A**, 1973, pp. 719-734.
43. RAO (K.-P.). — Proc. Indian. Acad. Sc. B, 58, 1963, p. 11. Cité par J.-F. VERNBERG et W.-B. VERNBERG — Aquatic Invertebrates, dans *Comparative Physiology of Thermoregulation*. Ed. G.-C. WHITTOW, Acad. Press, **1**, 1, 1970, pp. 1-14.
44. DAS (A.-B.) et PROSSER (C.-L.). — *Comp. Biochem. Physiol.*, **21**, 1967, p. 449. Cité par FRY (F.-E.-J.) et HOCHACHKA (P.-W.). Dans *Comparative Physiology of Thermoregulation*. Ed. G.-C. WHITTOW, Acad. Press, **3**, 1970, pp. 79-133.
45. SAROJA (K.) et RAO (K.-L.). — *Z. Vergleich Physiol.*, **50**, 1965, p. 35. Cité par J.-L. CLOUDSLEY-THOMPSON — Terrestrial Invertebrates dans *Comparative Physiology of Thermoregulation*. Ed. G.-C. WHITTOW, Acad. Press, **1**, 1970, pp. 15-70.
46. HASCHEMEYER (A.-E.-V.). — *Proc. Natl. Acad. Sc. US.* **62**, 1969, p. 128, cité par FRY (E.-F.-J.) et HOCHACHKA (P.-W.), dans *Comparative Physiology of Thermoregulation*. Ed. G.-C. WHITTOW, Acad. Press, N.Y., Lond. **3**, 1970, pp. 79-130.
47. ADYODI (K.-G.). — The nature of haemolymph proteins in relation to ovarian cycle in the viviparous cockroach, *Nauphoceata cinerea*. *J. Insect. Physiol.*, **13**, 1967, pp. 1189-1195.
48. CHEFURKA (W.). — Some comparative aspects of the metabolism of carbohydrates in insects. *Ann. Rev. Ent.*, **10**, 1965, pp. 345-382.
49. WYATT (G.-R.). — The biochemistry of sugars and polysaccharides in insects. *Adv. Physiol.*, **4**, 1967, pp. 287-360.
50. RAKOTOVAO (L.-H.). — Les constituants glucidiques de *Nephila madagascariensis* femelle adulte. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, **280**, D, 1975, pp. 185-188.
51. LYNCH (M.-P.) et WEBB (K.-L.). — Variations in serum constituents of the blue crab, *Callinectes sapidus*: glucose. *Comp. Biochem. Physiol.*, **45 A**, 1973, pp. 127-139.
52. MASUMOTO (B.), MASUMOTO (M.) et HIBINO (M.). — 1934. Cité par C.-K. GODARD et A.-W. MARTIN, dans *The physiology of Mollusca*. Ed. K.-M. WILLBURR et C.-M. YONDE, Acad. Press, **2**, 1966, pp. 275-308.
53. WIENS (A.-W.) et GILBERT (L.-I.). — Regulation of carbohydrate mobilization and utilization in *Leucophaea maderae*. *J. Insect. Physiol.*, **13**, 1967, pp. 779-794.

54. HOCHACHKA (P.-W.). — *Comp. Biochem. Physiol.*, **25**, 1968, p. 107, cité par FRY (F.-E.-J.) et HOCHACHKA (P.-W.), dans *Comparative Physiology of Thermoregulation*. Ed. G.-C. WHITTOW, Acad. Press, **3**, 1970, pp. 79-134.
55. DANILEVSKII (A.-S.). — *Photoperiodism and seasonal development of Insects*. Ed. Olivier et Boyd, 1965, 238 p.
56. DONDALE (G.-D.) et LEGENDRE (R.). — Winter diapause in a mediterranean population of *Pisaura mirabilis* (Clerck). *Bull. Brit. Arach. Soc.*, **2**, 1971, pp. 6-10.
57. RING (R.-A.). — Changes in dry weight, protein and nucleic acid content during diapause and normal development of the blowfly, *Lucila sericata*. *J. Insect. Physiol.*, **19**, 1972, pp. 481-494.
58. PRICE (G.-M.). — Protein and nucleic acid metabolism in insect fat body. *Biological reviews*, **48**, 1973, pp. 333-375.
59. NOVAK (V.-J.-A.). — *Insect Hormones*. Ed. Methuen, 1966, p. 478.
60. HIGHNAM (K.-C.) et HILL (L.). — *The comparative Endocrinology of the Invertebrates*. Ed. E. ARNOLD, 1969, 270 p.
61. LEGENDRE (R.). — Contribution à l'étude du système nerveux des Aranéides. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, **12**, 1959, pp. 339-473.
62. DE KORT (C.-A.-D.). — *Hormonal regulation of metabolism in insects*. Med. Fac. Landbouwwet. Rijks Univ. Gent., Belg., **36**, 3, 1971, pp. 843-857.
63. KUHNE (H.). — Die neurosekretorischen Zellen und der retrocerebrale neuroendocrine Komplex von Spinnen (*Araneae Labidognatha*) unter Berücksichtigung einiger histologisch erkennbaren Veränderungen während der post embryonalen Lebenslaufes. *Zool. Jahrb. (Anat.)*, **77**, 1959, pp. 527-660.