

**ASPECTS COMPARATIFS DE LA PHOTORECEPTION ET DE LA VISION  
NOCTURNE DES ARACHNIDES**

par

Arturo MUNOZ-CUEVAS

Laboratoire de Zoologie (Arthropodes)  
Muséum national d'Histoire naturelle  
61, rue Buffon  
75231 Paris Cédex 05 (France).

**I - INTRODUCTION**

Une approche de quelques problèmes qu'implique la vision nocturne des Arachnides est aujourd'hui possible en se limitant à comparer certaines structures oculaires des animaux dits diurnes et nocturnes et en essayant d'interpréter certaines données physiologiques corrélatives de modifications rythmiques au niveau du système visuel.

Dans cette tentative, seules seront explicitées les données d'optique physiologique, les différents types de rétine et les modifications cycliques qu'entraîne le rythme circadien. Certains travaux qui serviront de base à cette synthèse sont tout récents et d'autres sont inédits.

**II - OPTIQUE PHYSIOLOGIQUE**

Chez les Araignées, un tableau comparatif des propriétés optiques des yeux postéro-médians de *Dinopsis subrufus* (Dinopidae) et des yeux antéro-médians de

	<i>Dinopsis</i>	<i>Phidippus</i>
Longueur focale, f	771	767
diamètre du récepteur, d	20	2.0
Sous-tendante du récepteur, (57 d/f)	1.48° (x 10)	0.15
Diamètre orifice pupille, A	1.325	380
Illumination relative de la rétine (A/f)	2.95	0.25
Longueur effective du récepteur, x <sup>2</sup>	55	23
Résultat relatif de la lumière absorbée. Récepteur (A/f) <sup>2</sup> d <sup>2</sup> (1-e-0.0lx)	495 (x 2360)	0.21

Tab. 1 - Tableau récapitulatif des propriétés optiques.

*Phidippus johnsoni* (Salticidae) a été donné par BLEST et LAND (1977).

De cette étude comparative entre *Dinopis*, animal nocturne, et le Salticidae *Phidippus*, animal diurne, il ressort que la résolution est 10 fois plus fine chez *Phidippus*, mais que l'absorption de lumière par récepteur est 2 000 fois plus importante chez *Dinopis*. Ces deux exemples représentent probablement les deux extrêmes de l'évolution des yeux des Araignées, l'un à cause de la haute résolution en lumière du jour, et l'autre à cause de l'absorption de lumière dans la pénombre.

### III - ORGANISATION STRATIFIEE DE LA RETINE CHEZ LES SALTICIDAE, ARAIGNEES DIURNES

La rétine des yeux antéro-médians (A.M.) des Salticidae (EAKIN et BRANDERBURGER, 1971) est composée de deux types cellulaires : les cellules rétinulaires et les cellules pigmentaires. La disposition dans l'espace des cellules rétinulaires, donne une configuration des rhabdomes organisés en 4 couches (couches 1 à 4 de LAND, 1969). La couche la plus basale porte le N°1 de la description de LAND. Chaque cellule sensorielle peut être divisée en quatre régions : une région distale qui comporte les rhabdomères, une région intermédiaire, non pigmentée qui traverse la couche des cellules pigmentaires, une région basale, qui renferme le noyau, et une région axonale.

La couche des rhabdomères (N°1 de LAND) est située à la base du V formé par la pigmentation de la rétine. Les rhabdomes de type 1, situés dans l'axe optique, mesurent 25  $\mu\text{m}$  de long et 3  $\mu\text{m}$  de diamètre, tandis que ceux situés dorsalement ou ventralement sont plus courts, 15  $\mu\text{m}$  de long et 4 à 5  $\mu\text{m}$  de diamètre.

Dans la région distale, les microvillosités qui forment les rhabdomères sont situées perpendiculairement à l'axe longitudinal de la cellule. Cette cellule de type N°1 peut présenter 1, 2, 3 ou 4 rhabdomères. Le segment intermédiaire de la cellule de type 1 passe entre les cellules pigmentaires. La région basale est située en dehors de la zone pigmentée.

Les rhabdomères de la couche sensorielle N°2 sont situés antérieurement par rapport à la couche N°1 et, ils sont séparés par des prolongements cytoplasmiques des cellules pigmentaires. Ces rhabdomères sont alignés parallèlement à ceux de la couche N°1, et parallèlement à l'entrée de la lumière. Ils sont situés dans le plan médio-frontal de l'oeil. Les rhabdomes N°2 sont plus petits que ceux de la couche précédente, 18  $\mu\text{m}$  de long au centre et 10  $\mu\text{m}$  dorsalement et ventralement.

La couche de rhabdomères du type 3 est localisée antérieurement par rapport au type 2. Ces rhabdomes sont disposés dans la partie médio-frontale, ils sont absents dorsalement et ventralement ; plus courts, ils ne mesurent que 10 à 14  $\mu\text{m}$ .

La couche N°4, la plus antérieure, est située sous le corps vitré. Ces rhabdomes montrent une plus grande variation de taille, forme et orientation des microvilli ; ils sont situés dans la région centrale ; ce sont les rhabdomes les plus larges, 6 à 8  $\mu\text{m}$  de diamètre. Le nombre de rhabdomères varie de 2 à 4.

Le nombre total de récepteurs a été estimé chez *Phidippus johnsoni* à 907 (EAKIN et BRANDENBURGER, 1971). La couche N°1 en possède 344, disposés en 60 rangées dorso-ventralement. Les couches 2, 3 et 4 possèdent respectivement 366, 148 et 49 cellules rétinulaires. Chez *Metophidippus aeneolus*, d'après LAND 1969, les couches 1 à 4 en possèdent respectivement 376, 302, 48 et 68, soit au total, 794 récepteurs.

L'organisation stratifiée de la rétine des Salticidae est très nettement différente de celle de la rétine, non seulement des autres Araignées mais aussi des autres Arachnides. En effet, chez les Lycosidae, les travaux de BACCETTI et BEDINI (1964) et de MELAMED et TRUJILLO-CENOZ (1966), chez les Agelenidae de SCHRÖER (1974) et chez les Argiopidae de GONZALEZ-BASCHNITZ (1977), montrent que la rétine des yeux principaux est organisée sans stratification des récepteurs dans l'espace ; la zone des rhabdomères apparaît comme une rangée assez uniforme sous la membrane prérétinienne. La rétine des Salticidae apparaît donc comme un organe d'organisation

plus complexe que celle des autres Arachnides.

Cette architecture en strates a incité LAND (1969), à formuler l'hypothèse d'une sensibilité spectrale particulière pour chaque couche de récepteurs.

#### IV - ORGANISATION DE LA RETINE CHEZ LES DINOPIDAE, ARAIGNEES NOCTURNES

L'organisation de la rétine des yeux postéro-médians chez *Dinopis subrufus* (BLEST et LAND, 1977 ; BLEST, 1978) permet de comprendre les importantes modifications structurales de la rétine des animaux pendant la phase diurne (rétine diurne) et pendant la phase nocturne (rétine nocturne).

La topographie de la rétine diurne, en coupe transversale, montre la configuration hexagonale des rhabdomes. Chaque face de l'hexagone est composée d'un rhabdomère, lequel est contigu au rhabdomère du récepteur adjacent. A chaque angle de réunion de trois rhabdomères, il y a un cordon pigmentaire toujours présent et de larges filets cytoplasmiques de cellules non pigmentaires, lesquelles peuvent manquer.

Distalement aux corps cellulaires, une zone de noyaux des récepteurs et de noyaux de cellules de soutien non pigmentaires peut être observée ; elle correspond à une région appelée (S.O.) dans la terminologie de BLEST ; ensuite vient la région (o.l.m.) ; la région (r.s.) ou zone de rhabdomères de 50  $\mu\text{m}$  de hauteur, est située entre la (o.l.m.) et la couche dense de pigment (p 1), qui mesure autour de 12  $\mu\text{m}$  de hauteur et qui, proximatement, limite la zone de rhabdomères ; la région axonale fait suite formée par les axones rétinulaires ; ces derniers sont entourés de prolongements axonaux des cellules pigmentaires. Dans cette région se trouvent les noyaux des cellules pigmentaires aux différents niveaux. La hauteur de cette zone (ax) est de 140  $\mu\text{m}$ .

La topographie de la rétine pendant sa phase nocturne, ou rétine nocturne (BLEST, 1978) montre des différences considérables dans l'organisation. Dans la rétine diurne, fixée à midi, les rhabdomères occupent moins de 15 % du volume du récepteur ; cette configuration est maintenue jusqu'à la tombée de la nuit. Par contre, dans la rétine nocturne, fixée à 1 heure après le coucher du soleil, les rhabdomères occupent 90 % du volume du récepteur. La longueur du rhabdomère passe de 50-60  $\mu\text{m}$  de l'état diurne à 90-135  $\mu\text{m}$  en phase nocturne. La couche dense de pigment à la base des rhabdomères n'est pas altérée mais une migration du pigment se produit dans le tiers proximal des axones.

A l'aube, la membrane du rhabdomère est détruite et, ce processus est complété dans les deux heures qui suivent.

La destruction de la membrane du rhabdomère est réalisée à la base des microvillosités sous forme de vésicules de pinocytose dont l'assemblage dans le cytoplasme avoisinant forme les différents types de corps multivésiculaires. Ce processus cytologique chez *Dinopis* (BLEST, 1978), correspond à celui décrit dans le photorécepteur des Opilions (MUNOZ-CUEVAS, 1976, 1978).

Les changements diurnes de la membrane du rhabdomère peuvent être la conséquence d'états d'illumination de la rétine ou de l'existence d'un cycle circadien. BLEST (1978) suggère l'implication d'un cycle, lequel serait indépendant des changements immédiats d'illumination. Ce cycle ne serait pas nécessairement lié au rythme circadien.

La rétine des yeux postérieurs des Araignées a été décrite au niveau ultrastructural dans trois familles : Lycosidae (BACCETTI et BEDINI, 1964), Salticidae (EAKIN et BRANDENBEUGER, 1971) et Pisauridae (BLEST et DAY, 1978). Les Lycosidae et les Pisauridae possèdent un tapetum bien structuré. Chez les Lycosidae et les Salticidae, les rhabdomes sont totalement isolés les uns des autres par les cellules pigmentaires et les rhabdomères des cellules adjacentes ne sont pas contigus. Chez *Dolomedes* (Pisauridae), les rhabdomes sont organisés linéairement sur le tapetum qui est cloisonné par le cytoplasme des cellules pigmentaires. Les rhabdomes sont contigus à ceux des cellules adjacentes.

Les Araignées diurnes, comme les Salticidae et les Lycosidae, possèdent une bonne séparation entre leurs récepteurs : *Dolomedes*, genre nocturne, possède déjà une moins bonne séparation, et chez *Dinopis* cette tendance est accentuée avec des rhabdomères sur toutes les faces de la cellule photo-réceptrice, en contiguité avec les voisins. Cette organisation suggère que l'acuité visuelle, dans les rétines nocturnes, a été sacrifiée en faveur de la captation de photons.

La rétine des yeux postéro-médians chez les *Menneus*, Dinopidae (BLEST et coll., 1980) montre une organisation semblable à celle de *Dinopis*, mais les segments récepteurs sont séparés entre eux par des processus gliaux et chaque cellule réticulaire possède deux rhabdomères. BLEST et coll. (1980) suggèrent que l'évolution spécialisée de la rétine chez *Dinopis* peut dériver de celle de *Menneus*. L'absence d'un véritable tapetum, tant chez *Menneus* que chez *Dinopis*, permet à ces auteurs d'interpréter le comportement nocturne comme secondaire chez ces espèces.

#### V - PHASE DIURNE ET PHASE NOCTURNE DANS LA RETINE DES SCORPIONS

Les travaux de FLEISSNER (1972, 1974, 1977, 1985) permettent de comprendre le rôle des yeux dans l'établissement du rythme circadien. Chez *Androctonus australis*, dans des conditions d'obscurité constante, le Scorpion présente un changement circadien de la sensibilité dans le système visuel. Les yeux médians modifient leur sensibilité par un contrôle strictement endogène. Ce rythme présente des phases de faible sensibilité pendant le jour et, des phases de haute sensibilité pendant la nuit. FLEISSNER appelle ces phases "night-state" ou "day-state". Ce changement circadien de sensibilité a été observé sans exception au cours d'une centaine d'expériences et, ne varie pas pendant la vie du Scorpion. Dans les yeux latéraux, le même test de stimulation produit de grandes amplitudes de l'ERG, beaucoup plus importantes que dans les yeux médians. Les amplitudes de l'ERG des yeux latéraux restent constantes ; les oscillations sont très faibles, régulières et se déroulent synchroniquement avec celles des yeux médians. Pendant la phase nocturne, les yeux latéraux sont d'une unité logarithmique plus sensible que les yeux médians.

Dans des conditions constantes, le contrôle endogène de la sensibilité des yeux latéraux oscille très peu alors que le changement de la sensibilité des yeux médians produit par des variations de l'illumination naturelle au crépuscule et durant la nuit peut en principe compenser sur une frange de 3 à 4 unités logarithmiques. Ces changements expérimentaux se présentent probablement dans la nature, puisque le Scorpion est un animal strictement nocturne (CLOUDSLEY-THOMPSON, 1956).

#### VI - SENSIBILITE NOCTURNE ET SENSIBILITE DIURNE CHEZ LES ARAIGNEES ET LES OPILIONS

Les enregistrements intracellulaires et l'étude de l'ERG des Arachnides nocturnes et cavernicoles permettent des comparaisons avec ceux des animaux diurnes.

LAUGHLIN et coll. (1980) démontrent que la rétine des *Dinopis* a la propriété de produire des "bumps" à très basse intensité, probablement en réponse à de simples photons. Cette propriété apparaît donc comme une adaptation à la vision nocturne. Une deuxième caractéristique de la sensibilité nocturne des récepteurs est la réponse extrêmement lente de l'enregistrement. LAUGHLIN et coll. (1980) ont signalé le temps de 150 ms chez *Dinopis* pour obtenir le sommet de l'onde, tandis que chez *Plexippus* ce temps est de 70 ms (HARDIE et DUELLI, 1978). CARRICABURU et MUNOZ-CUEVAS (1978) ont montré que chez l'Opilion cavernicole *Ischyropsalis luteipes*, le maximum de l'onde est atteint au bout de 250 ms et que la décroissance est extrêmement lente (durée de près d'une seconde), alors que pour *Acanthopachylus aculeatus*, espèce épigée, les valeurs obtenues sont respectivement de 100 ms et 250 ms.

Les valeurs de la Fréquence Critique de Fusion (FCF) chez les représentants des trois Ordres étudiés (Scorpions, Araignées, Opilions), soulignent les basses fréquences obtenues. En effet, ces valeurs comprises entre 10 et 37 Hertz pour des animaux adultes peuvent être considérées dans la frange des valeurs des animaux dits nocturnes

(MUNOZ-CUEVAS, 1984).

Parmi les Opilions, les (FCF) les plus basses se retrouvent dans l'espèce cavernicole *Ischyropsalis luteipes* et, parmi les deux espèces épigées, c'est l'espèce obscuricole qui présente la fréquence la plus basse. La corrélation positive entre le nombre de rétines et la (FCF), se superpose au mode de vie (CARRICABURU et MUNOZ-CUEVAS, 1981, a, b).

#### VII - DEVELOPPEMENT MORPHOLOGIQUE DE LA RETINE ET APPARITION DU SIGNAL ELECTRIQUE ERG CHEZ LES OPILIONS

L'étude de la corrélation entre le développement de la rétine et le moment de l'apparition de l'ERG chez les Opilions (CARRICABURU et MUNOZ-CUEVAS, 1985) a permis d'établir une nette différence entre la physiologie embryonnaire d'une espèce épigée et d'une espèce souterraine troglophile.

En effet, ces résultats démontrent que l'apparition de l'ERG dans l'espèce épigée *Pachylus chilensis* est en relation étroite avec le développement de la membrane du rhabdome ; ainsi, le signal électrique est obtenu 72 h après le début de la différenciation du rhabdome. Par contre, chez *Ischyropsalis luteipes*, espèce souterraine troglophile, le signal électrique n'est obtenu qu'après l'éclosion de l'animal. Pourtant la rétine, dans cette espèce, commence son développement 20 jours auparavant. Chez *Pachylus chilensis*, le signal électrique est donc obtenu dans la rétine embryonnaire, et chez *Ischyropsalis*, dans la rétine de la première nymphe.

L'interprétation de ces résultats dans l'état actuel des connaissances n'est pas aisé, néanmoins deux aspects du problème suggèrent une interprétation. En premier lieu, l'appartenance d'*Ischyropsalis luteipes* à une lignée d'évolution régressive avec tout le bagage génétique que cette appartenance implique (MUNOZ-CUEVAS, 1981). Le deuxième support d'explication intimement lié au premier concerne l'état de la membrane du rhabdome au cours du développement. *Ischyropsalis luteipes* développe un rhabdome d'apparence morphologique semblable à celui de l'espèce épigée mais probablement la différenciation biochimique au niveau du pigment visuel n'est pas complète. Chez le mutant *norp A* de *Drosophila melanogaster*, la réponse électrique de l'animal adulte est absente ou très faible. Leur rhabdome au niveau ultrastructural ne montre pas de différences avec l'espèce sauvage. Leur quantité de rhodopsine est aussi équivalente à l'espèce sauvage mais, par contre, les protéines oculaires sont structurellement différentes (OSTROY et PAK, 1973).

Les études de cryofracture de la membrane du rhabdome montrent que chez le mutant *norp A* le nombre de particules intramembranaires par  $\mu\text{m}^2$  est six fois plus bas que dans le type sauvage (HIROSAWA et HOTTA, 1982).

Les résultats préliminaires de l'étude de cryofracture du rhabdome chez *Ischyropsalis luteipes* (MUNOZ-CUEVAS, non publiés) permettent d'avancer le nombre de 1 650 particules intramembranaires par  $\mu\text{m}^2$  de membrane chez l'animal adulte. Cette espèce pourrait être placée, d'après le nombre des particules intramembranaires, à un niveau intermédiaire parmi les espèces d'insectes pour lesquelles des données correspondantes ont été obtenues. Cependant, les variations du nombre de particules intramembranaires au cours du développement ne sont pas encore connues. Cette information est nécessaire pour établir une corrélation entre le nombre de particules intramembranaires et l'apparition du signal électrique.

#### VIII - CONCLUSIONS

Dans le domaine de la recherche sur la vision, le nombre considérable de travaux que suscite cette discipline rend les conclusions difficiles. Néanmoins, un certain nombre de résultats peuvent d'ores et déjà être acquis dans ce domaine chez les Arachnides. Ainsi, par exemple, un récepteur des *Dinopis*, animaux nocturnes, a une capacité de capter des photons deux mille fois supérieure à celle d'un récepteur de Salticidae. Cet avantage sélectif chez les *Dinopis* permet de penser que ces Araignées

peuvent accéder à un optimum de comportement dans le milieu obscuricole. Les changements de la rétine par destruction brutale de la membrane du rhabdomère impliquent un processus très intense de synthèse de protéines et de turn-over du pigment visuel. Si ce processus, analysé jusqu'à présent par la morphologie, était confirmé par des méthodes biochimiques et d'incorporation de traceurs marqués, il représenterait un des aspects les plus marquants de l'adaptation du système visuel au milieu obscuricole. Jusqu'à présent les seules recherches dans ce domaine ont été réalisées chez l'Opilion épigé *Pachylus chilensis*. L'incorporation de Leucine  $^3\text{H}$  dans la rétine de cette espèce montre un pic maximum de synthèse 48 h après l'incorporation (MUNOZ-CUEVAS, résultats non publiés). Apparemment, ces résultats ne peuvent pas s'extrapoler aux *Dinopis* où il semble que le processus de destruction et de renouvellement prend une autre dimension.

Un autre aspect marquant de la vision nocturne est constitué par la différence de sensibilité de la rétine chez le Scorpion *Androctonus australis* en relation avec le cycle circadien.

Enfin, l'étude de la corrélation du développement de la rétine et de l'apparition du signal électrique chez les Opilions permettra une approche ontogénique du processus visuel chez les Arachnides.

#### RESUME

L'attention scientifique suscitée ces dernières années par les problèmes de la structure oculaire et de la physiologie de la vision chez les Arachnides, permet aujourd'hui d'établir certaines corrélations morphofonctionnelles dans une perspective écophysiologique. Un des aspects, parmi les plus marquants, de cet intérêt concerne la photoréception et l'adaptation à la vision nocturne. Cet article fournit les données d'optique physiologique comparées entre les Salticidae, d'une part, et les Dinopidae, d'autre part ; pour ces mêmes groupes évolutifs extrêmes, sont rappelés les modèles d'organisation de la rétine et ses modifications adaptatives au cours du cycle circadien. Chez les Scorpions, les états diurnes et nocturnes de la rétine ont été signalés en rapport avec le cycle circadien. Figurent notamment certains aspects de la sensibilité diurne et nocturne des Araignées et des Opilions, en particulier les résultats de l'ERG, des enregistrements intracellulaires du photorécepteur ainsi que la fréquence critique de fusionnement (FCF) en rapport avec le mode de vie. Finalement, sont exposées les données récentes relatives au développement de la rétine et la corrélation avec l'apparition de l'ERG chez des animaux épigés et souterrains. Le rapport entre ces derniers résultats et la constitution de la membrane du rhabdome, et la différenciation du pigment visuel sont discutés.

#### SUMMARY

Numerous recent works dedicated to the structure of the eyes and the physiology of vision in arachnids have made it possible to establish certain morphofunctional correlations in an ecophysiological perspective. One of the most interesting aspects deals with photoreception and adaptation to nocturnal vision. The present article gives data on the compared physiological optics in Salticidae and in Dinopidae. For these extreme evolutive groups, the models of retinal organization and the adaptative modifications during circadian cycles are recalled. In scorpions, the diurnal and nocturnal retinian states have been reported as being in relation with the circadian rhythm. Among them, certain aspects of diurnal and nocturnal visual sensitivity of spiders and opilionids have been studied using ERG, intracellular recording of photoreceptors as well as the relation of the flicker fusion frequency (FFF) with the way of life. Finally, recent data on the development of the retina and its correlations with the appearance of the ERG in epigaeic and cavernicolous animals are reported. The relations between

these data and the structure of the membrane of the rhabdom are discussed.

## BIBLIOGRAPHIE

- BACCETTI, B. et C. BEDINI - 1964 - Research on the structure and physiology of the eyes of a Lycosid Spider. I. Microscopic and ultramicroscopic structure. Arch. Ital. Biol. 102, p. 97-122.
- BLEST, A. et M. LAND - 1977 - The physiological optics of *Dinopis subrufus* L. Koch : a fish-lens in a spider. Proc. R. Soc. Lond., B, 196, p. 197-222.
- BLEST, A. - 1978 - The rapid synthesis and destruction of photoreceptor membrane by a Dinopid spider : a daily cycle. Proc. R. Soc. Lond., B, 200, p. 463-483.
- BLEST, A. et M. DAY - 1978 - The rhabdomère organization of some nocturnal Pisaurid Spiders in light and darkness. Phil. Trans. R. Soc. Lond., B, 283, p. 1-23.
- BLEST, A., WILLIAMS, D. et L. KAO - 1980 - The posterior median eyes of the Dinopid Spider *Menneus*. Cell Tissue Res., 211, p. 391-403.
- CARRICABURU, P. et A. MUNOZ-CUEVAS - 1978 - L'électrorétinogramme des Opilions épigés et cavernicoles. Vis. Res., 18, p. 1229-1231.
- CARRICABURU, P. et A. MUNOZ-CUEVAS - 1981 - Régression oculaire et électrorétinogramme chez les Opilions. C. R. Soc. Biol., 175, (1), p. 28-37.
- CARRICABURU, P. et A. MUNOZ-CUEVAS - 1981 - Fonction de transfert des fréquences et fréquence critique de fusion chez les Opilions épigés et cavernicoles. C. R. Soc. Biol., 175, (3), p. 288-294.
- CARRICABURU, P. et A. MUNOZ-CUEVAS - 1985 - Appearance of ocular electrical responses during development of cavernicolous and epigaeic Opilionids. J. Insect Physiol., 31, (9), p. 675-682.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L. - 1956 - Studies in diurnal rhythms. VI. Bioclimatic observations in Tunisie and their significance in relation to the physiology of the fauna, especially woodlice, centipedes, scorpions and beetles. Ann. Mag. Nat. Hist., 12, (9), p. 305-329.
- EAKIN, R. et J. BRANDENBURGER - 1971 - Fine structure of the eyes of jumping Spiders. J. Ultrastruct. Res., 37, p. 618-663.
- FLEISSNER, G. - 1972 - Circadian sensitivity changes in the median eyes of the North African Scorpion, *Androctonus australis*. In : Information processing in the visual systems of Arthropods. Ed. R. Wehner, Berlin, Springer Verlag, pp. 163-202.
- FLEISSNER, G. - 1974 - Circadian Adaptation and schirmpigment verlagierung in den Sehzellen der medianaugen von *Androctonus australis* L. J. Comp. Physiol., 91, p. 399-416.
- FLEISSNER, G. - 1977 - Differences in the physiological properties of the median and the lateral eyes and their possible meaning for the entrainment of the scorpion's circadian rhythm. J. Interdiscipl. Cycle Res., 8, p. 15-26.
- FLEISSNER, G. - 1977 - Entrainment of the scorpion's circadian rhythm via the median eyes. J. Comp. Physiol., 118, p. 93-99.
- FLEISSNER, G. - 1977 - Scorpion's lateral eyes : extremely sensitive receptors of Zeitgeber stimuli. J. Comp. Physiol., p. 118, p. 101-108.
- FLEISSNER, G. et G. FLEISSNER - 1985 - Neurobiology of a circadian clock in the visual system of Scorpions. In : Barth, F. G. Ed. Neurobiology of Arachnids. Springer Verlag pp. 351-375.
- GONZALES-BASCHWITZ, G. - 1977 - Ultrastructure de los ojos de *Araneus diadematus* C. Bol. R. Soc. Espanola Hist. Nat. (Biol.), 75, p. 129-147.
- HARDIE, R. C. et P. DUELLI - 1978 - Properties of single cells in posterior lateral eyes of jumping spiders. Z. naturforsch., C, 33, p. 156-158.
- HIROSAWA, K. et Y. HOTTA - 1982 - Morphological analysis of photoreceptor membranes in mutant *Drosophila* eyes. In : The structure of the Eye. Ed.

- Hollyfield, J. G. and Vidrio, E. A. Elsevier Biomed. Amsterdam.
- LAND, M. - 1969 - Structure of the principal eyes of jumping spiders in relation to visual optics. *J. Exp. Biol.*, 51, p. 443-470.
- LAUGHLIN, S., BLEST, A. et S. STOWE - 1980 - The sensitivity of receptor in the posterior median eye of the nocturnal spider *Dinopis*. *J. Comp. Physiol.*, 141, p. 53-65.
- MELAMED, J. et O. TRUJILLO-CENOZ - 1966 - The fine structure of the visual system of *Lycosa*. *Z. Zellforsch.*, 74, p. 12-31.
- MUNOZ-CUEVAS, A. - 1976 - Formation des corps multivésiculaires au cours du développement du photorécepteur chez l'Opilion *Ischyropsalis luteipes*. *J. Microsc. Biol. Cell.*, 26, p. 20 A.
- MUNOZ-CUEVAS, A. - 1978 - Développement, rudimentation et régression de l'oeil chez les Opilions. Recherches morphologiques, physiologiques et expérimentales. Thèse Fac. Sci. P. et M. Curie, Paris VI, pp. 1-144 (vol. I), pl. 1-117 (vol. II).
- MUNOZ-CUEVAS, A. - 1981 - Développement, rudimentation et régression de l'oeil chez les Opilions. Recherches morphologiques et expérimentales. *Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris, Zool.*, 120, p. 1-117.
- MUNOZ-CUEVAS, A. - 1984 - Photoreceptor Structures and Vision in Arachnids and Myriapods. In : *Photoreception and Vision in Invertebrates*. Ed. M.A. Ali, Plenum Press, New York. pp. 335-399.
- OSTROY, S. E. et W. L. PAK - 1973 - Protein differences associated with a phototransduction mutant of *Drosophila*. *Nature, New Biol.*, 243, p. 120-121.
- SCHRÖER, W. D. - 1974 - Zum Mechanismus der Analyse polarisierten Lichtes bei *Agelena gracileus* Koch. I. Die Morphologie der worderen mittelaugen. *Z. Morphol. Tiere*, 79, p. 215-231.
-