

Le système neuroendocrine rétro-cérébral des Araignées : structure et fonction

Jean-Claude BONARIC

Laboratoire de Parasitologie comparée, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, U.M.II,
Place E. Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5, France.

Abstract. Since the early works of Schneider (1892), a pioneer who discovered the “ganglions stomato-gastriques principaux,” subsequently called “Schneider’s organs 1” (Sch.O.1), the existence of these organs in several families of spiders have been confirmed by many authors.

Later, an other pair of ganglions called “Schneider’s organs 2” (Sch.O.2) was discovered by Legendre (1953).

The secretory role of Schneider’s organs 1 and 2 and the neurohemal role of the “Tropfenkomplex” is supported by ultrastructural studies undertaken for the first time in *Pisaura mirabilis* by Bonaric (1980), and Bonaric and Juberthie (1983).

A comparative study on spiders belonging to several families, allowed to characterize two models of organization for the neuroendocrine retrocerebral system, one concerning labidognaths (the “*Pisaura*” model), and the other orthognaths (the “*Avicularia*” model); the family Filistatidae represents an intermediate model.

The importance of the Sch.O.1-Nh.O complex in the control of molting phenomenas in spiders was experimentally established for the first time in spiders by Bonaric (1980). It was shown to be functionally equivalent to the insects’ corpora cardiaca.

Several techniques were used: radioimmunoassays; ecdysteroid inoculations; ultrastructural modifications of the neuroendocrine system and the molting gland during development interruptions due to winter diapause or following an inoculation of *Rickettsia*.

The hormonal physiology of molting phenomena in spiders correspond to a general arthropodian type; nevertheless, the function of Sch.O.2 remains enigmatic.

INTRODUCTION

HISTORIQUE

Le système stomatogastrique des araignées est connu depuis la fin du XIX^{ème} siècle. C’est Schneider (1892) qui, pour la première fois l’a décrit chez les genres *Teegenaria*, *Lycosa* et *Thomisus*, après dissection d’animaux préalablement injectés. Ce pionnier en la matière distingue deux paires de ganglions : les ganglions principaux annulaires et et les « ganglions » marginaux.

Vogt et Yung (1893) redécrivent, un an plus tard, le complexe rétro-cérébral de l’Epeire.

Un demi siècle plus tard, Legendre (1953, 1954, 1959) entreprend l’étude histologique des ganglions annulaires de Schneider qu’il nomme « organes de Schneider 1 » (O.Sch.1) chez *Teegenaria* et *Dolomedes* puis décrit une seconde paire de ganglions, les « organes de Schneider 2 » (O.Sch.2).

L’étude histologique des cellules neurosécrétrices et du système neuroendocrine rétro-cérébral (S.N.R.) est étendue aux Araignées labidognathes par Kühne (1959) qui

met également en évidence ce qu'il nomme le « Tropfenkomplex » ou ganglion marginal de Schneider.

Streble (1966) étend l'étude du système endocrine et neuroendocrine des Arachnides aux ordres des Acariens, Opilions et Scorpions qui étaient jusqu'alors délaissés.

L'anatomie du système nerveux central des Araignées et du S.N.R. est étudiée en détail par Babu (1965-1973); nous devons aussi à cet auteur la reconstitution précise des trajets des axones et des nerfs liés au complexe rétrocébral.

D'autres contributions à l'étude du S.N.R. sont apportées par Yoshikura et Takano (1972) chez l'araignée orthognathe *Atypus karschii*, Sadana (1975) chez *Lycosa chaperi*, Serna de Esteban (1973, 1981) chez *Polybetes* et *Latrodectus*.

Enfin, l'ultrastructure du système neuroendocrine (O.Sch.1 et 2) d'une Araignée, *Pisaura mirabilis*, a été étudié pour la première fois par Bonaric (1980), puis Bonaric et Juberthie (1983); le rôle des O.Sch.1 dans la régulation des processus de mue a été mis en évidence.

A partir d'une série de travaux, deux types de S.N.R. ont été décrits; l'un pour les araignées labidognathes, l'autre pour les orthognathes (Bonaric, 1980; Bonaric & Emerit, 1991).

On peut faire remarquer que le S.N.R. des araignées a été décrit avant même que le concept de neurosécrétion n'ait vu le jour puisque cette dernière notion n'apparaît qu'à la suite des travaux de Scharrer, Gabe, Legendre, vers les années 50.

ANATOMIE DU SYSTEME NEUROENDOCRINE PROSOMATIQUE

Le système neuroendocrine comprend :

- des flots pairs de cellules neurosécrétrices syncérébrales (flots protocérébraux oraux et aboraux; flots tritocérébraux chélicériens oraux et latéraux),

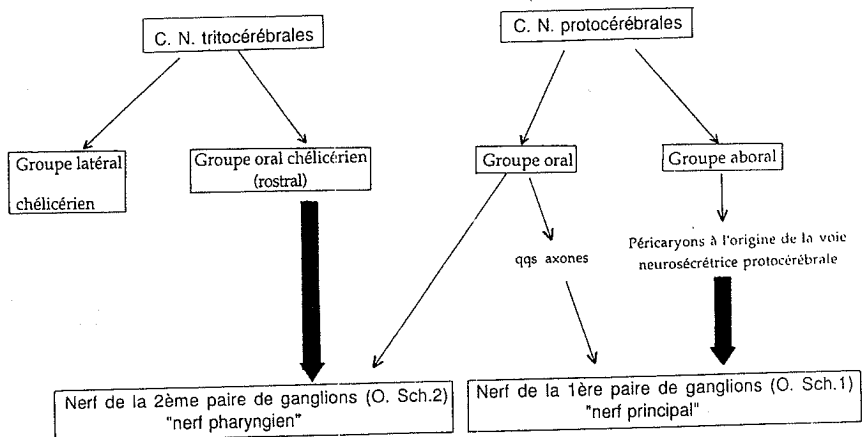


Fig. 1. Origine des axones constitutifs des nerfs dirigés vers les ganglions stomatogastriques rétrocébraux.

- des îlots de cellules neurosécrétrices de la masse nerveuse sous-oesophagienne (îlots des pédipalpes, des quatre pattes marcheuses et de l'abdomen),
- le complexe neuroendocrine rétro-cérébral formé de deux paires de ganglions (les O.Sch.1 et 2) reliés au syncérébron par des nerfs (nerfs principaux pour les O.Sch.1 et nerfs pharyngiens pour les O.Sch.2) et les organes neurohémaux prosomatiques (O.Nh.); l'ensemble de ces formations constituent le système sympathique pair.

La figure 1 précise l'origine des axones constitutifs des nerfs dirigés vers les organes de Schneider 1 et 2.

Selon Chaudonneret (1978), auteur d'une mise au point sur l'évolution phylogénétique du système nerveux annélido-arthropodien, les O.Sch.1 proviendraient de la fusion des ganglions antérieurs 1 à 4 des chaînes latérales du système sympathique. Les O.Sch.2 correspondraient aux 5èmes ganglions de cette même chaîne.

STRUCTURE ET ULTRASTRUCTURE DU S.N.R.

STRUCTURE ET ULTRASTRUCTURE DES CELLULES SECRETRICES INTRINSEQUES DES O.SCH.1 ET DE L'ORGANE NEUROHEMAL PROSOMATIQUE ANNEXE AUX O. SCH.

Selon Bonaric et Juberthie (1983), les O.Sch.1 sont constitués de cellules sécrétrices et des cellules gliales enveloppées par une fine lamelle neurale.

Les cellules sécrétrices sont pourvues d'un gros noyau et de nombreux organites : reticulum endoplasmique granulaire, appareil de Golgi à saccules, mitochondries, granules élémentaires de sécrétion, cytolysosomes, vacuoles polygonales; des microtubules sont surtout visibles dans les prolongements « axonaux » de ces cellules sécrétrices qui possèdent tous les attributs des cellules neurosécrétrices.

Les cellules gliales, pauvres en organites cytoplasmiques, ont un noyau aplati et irrégulier très caractéristique.

Les organes neurohémaux prosomatiques sont constitués de terminaisons axonales (axones originaires des péricaryons neurosécréteurs protocérébraux et des cellules « neurosécrétrices » des O.Sch.1) maintenues par des cellules gliales. Ces dilatations axonales sont séparées du sinus hémolympatique par une lamelle neurale. La fonction neurohémale est confirmée par l'examen en microscopie électronique à fort grossissement: la libération des produits de sécrétion s'effectue par exocytose au niveau de l'O.Nh. (O.Sch.1).

Les images d'exocytose montrent :

- un décollement de la membrane limitante des granules de sécrétion; le matériel dense est ensuite libéré dans l'espace situé entre la membrane plasmique et la lamelle neurale,
- des microvésicules (vésicules synaptoïdes de 30 à 40 nm. de diamètre) agrégées en bouquets autour des sites de libération de la neurosécrétion; ce phénomène correspond à une étape de récupération membranaire,
- une densification membranaire qui facilite le repérage des sites de libération des neurosécrétions dans le sinus hémolympatique dans lequel baigne l'O.Nh. (O.Sch.1).

STRUCTURE ET ULTRASTRUCTURE DES O.SCH.2

Les O.Sch.2 sont localisés au niveau de la paroi latéro-ventrale du « jabot aspirateur », en avant des premiers caecums mésentériques; le nerf pharyngien relie chaque O.Sch.2 au syncérébron, essentiellement aux cellules neurosécrétrices du groupe oral chélicérien (Fig.1).

Au cours du développement, on note une différenciation progressive et tardive des cellules ganglionnaires des O.Sch.2 vers le sens sécréteur.

Un organe neurohémal discret évoquant celui de l'O.Sch.1, signalé par Serna de Esteban (1981), semblerait exister en arrière des O.Sch.2.

L'étude ultrastructurale des O.Sch.2 effectuée par Bonaric (1980) permet de caractériser des cellules ganglionnaires, des cellules sécrétrices maintenues par quelques cellules gliales, le tout limité comme cela était le cas pour les O.Sch.1 par une lamelle neurale.

PARTICULARITES ANATOMIQUES DU SYSTEME NEUROENDOCRINE RETROCEREBRAL AU SEIN DE L'ORDRE DES ARAIGNEES

La prise en compte des données relatées dans la littérature et l'examen histologiques du S.N.R. de représentants de nombreuses familles d'araignées, ont permis de séparer deux modèles :

□ le modèle de type « *Pisaura* » (Bonaric, 1980) qui caractérise les araignées labidognathes; les différences anatomiques interfamiliales mineures n'altèrent en rien l'unité de ce groupe (Bonaric & Emerit, 1994),

□ le modèle de type « *Avicularia* » (Bonaric & Emerit, 1991) qui caractérise les araignées orthognathes. Ce modèle diffère du précédent par l'importance des O.Sch.1 qui s'étendent vers l'avant de part et d'autre du syncérébron et surtout par le grand développement de l'O.Nh. annexé aux O.Sch.1 : il est scindé en deux parties, les organes neurohémaux antérieur et postérieur.

Remarquons que les représentants des Filistatidae (*Filistata insidiatrix* par exemple) constituent un modèle intermédiaire (Bonaric et coll., 1984).

Chez les Filistates, le S.N.R. (O.Sch.1) est constitué d'un seul flot cellulaire rétrocébral ce qui est classique chez les araignées labidognathes, mais aussi des prolongements neurohémaux O.Nh. (O.Sch.1) antérieurs, caractéristiques des orthognathes.

Cette particularité confirme le statut qu'occupe la famille des Filistatidae à la frontière des deux grands groupes d'araignées.

En effet, on sait déjà que comme les mygalomorphes les Filistates ont un cycle vital long et des mues imaginaires chez les femelles; par contre, comme les labidognathes, elles ont une glande de mue uniquement prosomatique et des glandes coxales simples.

IMPLICATION DU SYSTEME NEUROENDOCRINE RETRO-CEREBRAL DANS LA REGULATION HORMONALE DES PHENOMENES DE MUE CHEZ LES ARAIGNEES

La plupart des recherches (approches expérimentales surtout) concernant ce sujet ont été faites sur l'araignée *Pisaura mirabilis*, espèce dont le cycle vital est bien connu dans la nature et maîtrisé en élevage de laboratoire (Bonaric, 1974).

RELATION STRUCTURE — FONCTION

Un examen ultrastructural suivi permet de déceler l'évolution cyclique de certains organites des cellules endocrines de la glande de mue et des cellules neurosécrétrices (S.N.C. + O.Sch.1).

Glande de mue (tissu endocrine de Millot)

La glande de mue des araignées est constituée d'îlots cellulaires prosomatiques à localisation diffuse, d'importance variable selon les individus et au cours du développement post-embryonnaire. La répartition topographique des principaux groupes de cellules endocrines a été précisée chez *Pisaura mirabilis* (Bonaric, 1980).

La structure histologique des cellules constitutives de la glande de mue est connue depuis Kühne (1959) et Streble (1966); l'aspect ultrastructural et l'évolution cyclique des organites cellulaires ont été décrit par Bonaric et Juberthie (1979).

Une corrélation existe entre la vacuolisation mitochondriale et la vésiculisation des citernes du reticulum endoplasmique lisse au cours du dernier tiers de la période d'intermue d'une part et une libération massive de sécrétions stéroïdiques de l'autre.

Le maximum de vésiculisation des cellules endocrines coïncide avec un pic principal de la courbe de concentrations des ecdystéroïdes endogènes d'extraits totaux (16 à 20ème jour pour un stade post-embryonnaire de 22 jours) mis en évidence par des dosages radioimmunologiques (Bonaric, 1980).

C.N.S. protocérébrales et cellules intrinsèques des O.Sch.1

Les cellules sécrétrices des O.Sch.1 présentent une activité protéosynthétique cyclique pouvant être mise en relation avec une activation de la glande de mue.

Les cellules des O.Sch.1 montrent une activité sécrétrice accrue en prémue qui peut expliquer la reprise d'un nouveau cycle cellulaire au niveau de la glande de mue, cycle se poursuivant au cours du stade post-embryonnaire suivant.

On note une accumulation des neurosécrétions dans les O.Nh. et les plaques paranglionnaires au cours des stades d'intermue A et B, plus faible au stade C.

Un décalage semble exister entre le maximum d'activité sécrétrice des C.N.S. protocérébrale (fin du stade B – 1ère moitié de C) et celui des cellules des O.Sch.1 (fin du stade C – stade D). Ceci suggère l'hypothèse d'une activation des O.Sch.1 par les neurosécrétions protocérébrales; mais en l'absence de données ultrastructurales et expérimentales (cautérisations, ablations, stimulations des C.N.S. cérébrales) cette hypothèse de travail reste à vérifier.

SCHEMA HYPOTHETIQUE DE REGULATION DES PROCESSUS DE MUE PAR LA VOIE NEUROENDOCRINE PROTOCEREBRALE

Nous avons établi un modèle de régulation des processus de mue chez les araignées qui s'appuie sur deux types d'arguments tirés de l'observation du blocage, normal et pathologique, du cycle de mue.

Cas d'un arrêt « naturel » du cycle de mue lors de la diapause hivernale

La diapause chez *Pisaura mirabilis*, adaptation écophysiologique du cycle vital vis à vis des conditions hivernales contraignantes, correspond à un blocage provisoire et « naturel » des processus de mue.

Un examen ultrastructural des formations endocrines et neuroendocrines permet de juger de leur état d'activité sécrétoire durant la période de diapause.

La rareté des granules de sécrétions dans les cellules sécrétrices des O.Sch.1 témoigne

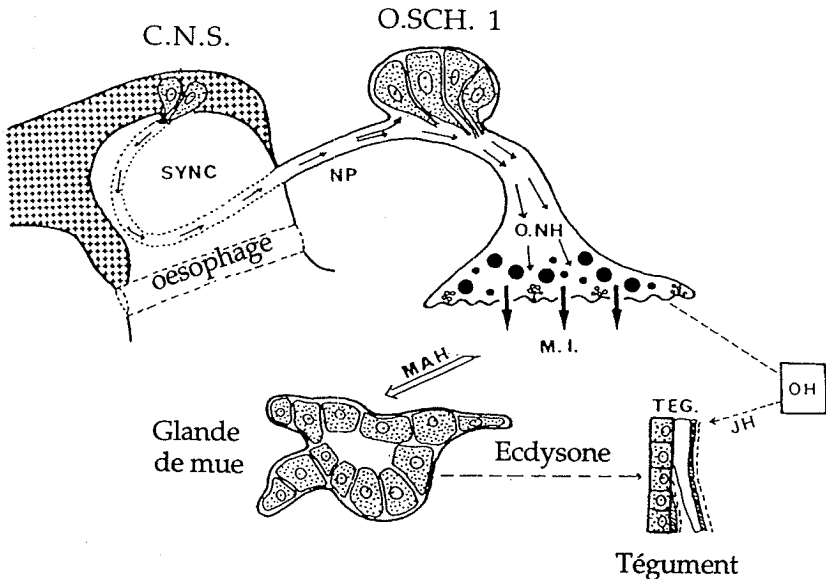


Fig. 2. Schema hypothétique de la régulation neuroendocrinienne et endocrinienne des phénomènes de mue chez l'araignée *Pisaura mirabilis*. Les phénomènes de mue sont sous le contrôle des ecdysones (hormones de mue) sécrétées par la glande de mue; L'activité de cette glande endocrine est régulée à son tour, par des neurohormones d'origine protocérébrale auxquelles s'ajoutent les sécrétions intrinsèques des premiers organes de Schneider. Les neurohormones activatrices de la glande de mue (M.A.H.) sont libérées par exocytose dans le milieu intérieur (M.I.) au niveau des organes neurohémaux prosomatiques (O.N.H.). Des composés apparentés aux hormones juveniles (J.H.) des insectes pourraient déterminer la qualité de la mue, mais leur source reste inconnue (O.H. organe hypothétique à rechercher). C.N.S. cellules neurosécrétrices; N.P. nerf principal des O.Sch.1; O.SCH.1 premier organe de Schneider; SYNC. syncérébron.

de leur faible activité sécrétoire pendant la diapause. Cet état durable correspondrait dans ce cas à la prolongation du stade d'intermue C d'un animal non diapausant.

La plupart des cellules endocrines de la glande de mue d'une araignée en diapause présentent un hyaloplasme dense, dépourvu de reticulum endoplasmique lisse à citernes dilatées: ces images révèlent une faible activité sécrétrice.

Des dosages radioimmunologiques pratiqués à partir d'animaux en diapause hivernale confirment ces observations ultrastructurales : le niveau des ecdystéroïdes endogènes reste très bas.

Les cellules endocrines, à gros noyau arrondis et riches en chromatine, se trouvent en période prémitotique (la crise mitotique intervient du 9ème au 12ème jour de l'intermue, au stade C). Certaines cellules, minoritaires, montrent une activité asynchrone; leur faible vacuolisation témoigne d'une activité sécrétrice réduite susceptible d'expliquer le taux hormonal liminaire noté pendant la diapause (Bonaric, 1980, 1987).

Cas d'un arrêt « provoqué » du cycle de mue lors d'une affection pathologique liée à l'inoculation de Rickettsies

L'infection des Pisesures par des procaryotes intracellulaires du genre *Rickettsiella* se traduit par un blocage des mues et un arrêt de la croissance. Les observations histologiques d'animaux ainsi contaminés montrent que les glandes de mue sont inactives mais ici, les noyaux des cellules sécrétrices sont de petite taille; le blocage se produit au stade d'intermue C, en période post-mitotique.

Les neurosécrétions du S.N.C. + les sécrétions intrinsèques des O.Sch.1 s'accumulent au niveau des O.Nh. (O.Sch.1) et des plaques paraganlionnaires; ces sécrétions ne peuvent donc pas activer les glandes de mue. Le programme qui aboutit au déclenchement des phénomènes de mue par la voie neuroendocrine protocérébrale serait alors interrompu.

Le niveau d'activité sécrétrice des C.N.S. protocérébrales et des cellules sécrétrices des O.Sch.1 n'a pu être valablement apprécié à partir d'un examen en microscopie photonique.

CONCLUSION

1. Il ressort des images ultrastructurales et des résultats expérimentaux, qu'une homologie fonctionnelle peut être établie entre l'ensemble (O.Sch.1 + O.Nh.) des araignées et les corpora cardiaca des insectes. Il existe donc, à ce titre, une convergence structurale et physiologique entre ces deux groupes.

2. En l'état actuel de nos connaissances, le rôle des O.Sch.2 reste à énigmatique; il serait tentant de relier ces formations avec les corpora allata des insectes, mais l'aspect ultrastructural des cellules des O.Sch.2 ne plaide pas en faveur de ce rapprochement. Toutefois, des composés apparentés aux hormones juveniles d'insectes ont été détectés chez les Araignées sans que l'on en connaisse le rôle et la source (Bonaric, 1988).

3. La voie neuroendocrine protocérébrale des araignées joue un rôle de premier rang dans la régulation des processus de croissance (mue en particulier) comme c'est le cas chez les insectes et les autres arthropodes déjà étudiés à cet égard (Gupta, 1990). Cette

voie doit probablement intervenir dans le contrôle hormonal de la fonction reproductrice des araignées, mais, pour l'instant, ce domaine reste totalement inexploré.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BABU K. S. 1973 : Histology of the neurosecretory system and neurohemal organs of the spider, *Argiope aurantia* (Lucas). *J. Morphol.* **141** : 77–97.
- BONARIC J.-C. 1980 : *Contribution à l'étude de la biologie du développement chez l'Araignée Pisaura mirabilis* (Clerck, 1758). *Approche physiologique des phénomènes de mue et de diapause hivernale*. Thèse Doct. Sci. nat., Montpellier, 282 p.
- BONARIC J.-C. 1987 : Moulting hormones. In Nentwig W. (ed.): *Ecophysiology of Spiders*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg, p. 111–118.
- BONARIC J.-C. 1988 : Présence de composés apparentés aux Hormones Juveniles (J.H.) d'Insectes chez les Arachnides: détection et difficultés d'interprétation. *Bull. Soc. sci. Bretagne* **59** : 27–36.
- BONARIC J.-C. & EMERIT M. 1991 : Le système neuroendocrine rétrocébral des araignées orthognathes. *Bull. Soc. européenne Arachnol.* **1** : 36–43.
- BONARIC J.-C. & EMERIT M. 1994 : Complementary datas on behalf of the unity of labidognat spider's neuroendocrin system. In : *Abstracts of the 15th European Colloquium of Arachnology*, České Budějovice, Czech Republic : 8.
- BONARIC J.-C., EMERIT M. & LEGENDRE R. 1984 : Le complexe neuroendocrine rétrocébral et la glande de mue de *Filistata insidiatrix* Forsk. (Araneae, Filistatidae). *Rev. arachnol.* **5** : 301–310.
- BONARIC J.-C. & JUBERTHIE C. 1979 : La glande de mue des Araignées. Etude structurale et ultrastructurale de cette formation chez *Pisaura mirabilis* Cl. (Araneae, Pisauridae). In : *C.R. 5ème Coll. Arachnol. Exp. fr., Barcelone*, p. 99–109.
- BONARIC J.-C. & JUBERTHIE C. 1983 : Ultrastructure of the Retrocerebral Neuroendocrine Complex in *Pisaura mirabilis* Cl. (Araneae, Pisauridae). *Zool. Jb. Physiol.* **87** : 55–64.
- CHAUDONNERET J. 1978 : La phylogénèse du système annélide-arthropodien. *Bull. Soc. zool., France* **103** : 69–95.
- GABE M. 1955 : Données histologiques sur la neurosécrétion chez les Arachnides. *Arch. Anat. microsc. Morph. exp.* **44** : 351–383.
- GUPTA A. P. 1990 : *Morphogenetic Hormones of Arthropods : I — Discoveries, Synthesis, Metabolism, Evolution, Modes of Action and Techniques. II — Embryonic and postembryonic Sources*. Rutgers University Press, New Brunswick and London.
- KUHNE H. 1959 : Die neurosekretorischen Zellen und der retrocerebrale neuroendocrine Komplex von Spinnen (Araneae, Labidognatha) unter Berücksichtigung einiger histologisch erkennbarer Veränderungen während des postembryonalen Lebensablaufes. *Zool. Jb. Anat.* **77** : 527–600.
- LEGENDRE R. 1953 : Le système sympathique stomatogastrique (« organes de Schneider ») des Araignées du genre *Tegenaria*. *C.R. Acad. Sci., Paris* **37** : 1283–1285.
- LEGENDRE R. 1959 : Contribution à l'étude du système nerveux des Aranéides. *Ann. Sci. nat., Zool.* **1** : 339–473.
- SADANA G. L. 1975 : Neurosecretory elements in the nervous mass of *Lycosa chaperi* Simon (Araneida, Lycosidae). In : *Proc. 6th. int. Arachn. Congr. Amsterdam*, p. 158–160.
- SERNA DE ESTEBAN C. J. DE LA 1981 : Los organos neuroendocrinos y neurohemales retrocerebrales en la hembra de *Latreutes mirabilis* (Homberg, 1876) (Araneae, Theridiidae). *Physis* **40** : 157–234.
- SCHNEIDER A. 1892 : Système stomatogastrique des Aranéides. *Tabl. zool., Poitiers* **2** : 87–94.
- STREBLE H. 1966 : Untersuchungen über das hormonale System der Spinnentiere (Chelicerata) unter besonderer Berücksichtigung des „endokrinen Gewebes“ der Spinnen (Araneae). *Zool. Jb., Physiol.* **72** : 157–234.
- VOGT R. & JUNG E. 1893 : *Traité d'anatomie comparée*. Paris, 986 p.
- YOSHIKURA M. & TAKANO S. 1972 : Neurosecretory system of the purse web spider *Atypus karschi* Doenitz. *Kumamoto J. Sci., Biol.* **11** : 29–36.