

Sur l'ultrastructure des organes oesophagiens des opilions et des organes de Schneider II des araignées

C. JUBERTHIE¹ — J. C. BONARIC²

Résumé

L'étude ultrastructurale des organes de Schneider II des Araignées et des organes oesophagiens des Opilions démontre que leur structure est identique. Ils sont composés de neurones et de cellules glandulaires, enveloppées par des cellules gliales, et innervés par deux nerfs sympathiques qui logent le stomodeum et ont une origine identique ou voisine. Certaines des sécrétions transportées par les nerfs et les grains élémentaires (élaborés par les cellules glandulaires propres aux organes), semblent de nature aminergique d'après leur ultrastructure et les résultats de marquages autoradiographiques, qui ont mis en évidence de la sérotonine chez les Opilions.

L'ensemble nerveux et endocrine, intervient dans la commande nerveuse et le contrôle endocrine du tube digestif et de sa musculature.

Resumen

El estudio ultraestructural de los órganos esofágicos de los Opiliones y de los órganos de Schneider II de las arañas, demuestra que su estructura es idéntica. Están compuestos de neuronas y de células glandulares envueltas por células gliales, e innervados por dos nervios simpáticos que alojan el estomodeo y tienen idéntico origen o muy próximo. Ciertas secreciones transportadas por los nervios y los granos elementales (elaborados por las células glandulares propias a los órganos), parecen de naturaleza aminérgica según su ultraestructura y los marcages autoradiográficos, que han puesto en evidencia la presencia de serotonina en los opiliones.

Este conjunto nervioso y endocrino, interviene en la orden nerviosa y en el control endocrino del tubo digestivo y de su musculatura.

Summary

The ultrastructural study of the oesophagic organs in the Opilions and the organs of Schneider II in the spiders, proves that its structure is identical. They are compound of neurons and glandular cells, wrapped in glial cells and rigged by means of two sympathetic nerves, that contain the stomodeum and have identical or very close origin. Certain secretions transported by nerves and elementary grains, (produced by the glandular cells of the organs), seem to be of aminergic nature according to its ultrastructure and the autoradiographic marks, have shown the presence of serotonin in the Opilions.

This endocrin and nervous block, intervenes in the nervous order and it is the endocrine control of the gut and its muscles.

1. Laboratoire souterrain du C.N.R.S., Moulis 09200 Saint-Girons.

2. Laboratoire de Zoologie, Université des Sciences et Techniques du Languedoc. 1 place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cédex.

INTRODUCTION

Les organes de Schneider II des Araignées et les organes oesophagiens des Opilions représentent les ganglions les plus postérieurs du système neuroendocrine rétro-cérébral. Dans les deux groupes leur localisation est similaire; ils sont situés de part et d'autre du tube digestif à la fin du stomodeum et au début du mésentéron.

Chez les Opilions, *Trogulus nepaeformis*, ils sont reliés vers l'avant au ganglion rostral par deux nerfs oesophagiens, l'origine de leurs axones étant à rechercher dans le pont stomodéal et le ganglion chélicérien; ces nerfs détachent des fibres dans la musculature du tube digestif, et en arrière des ganglions oesophagiens ils innervent les fibres musculaires de la valvule stomodéale (JUBERTHIE, 1964). Chez les *Ischyropsalis luteipes* et *I. pyrenaea* la situation et les relations anatomiques sont les mêmes (fig. 9).

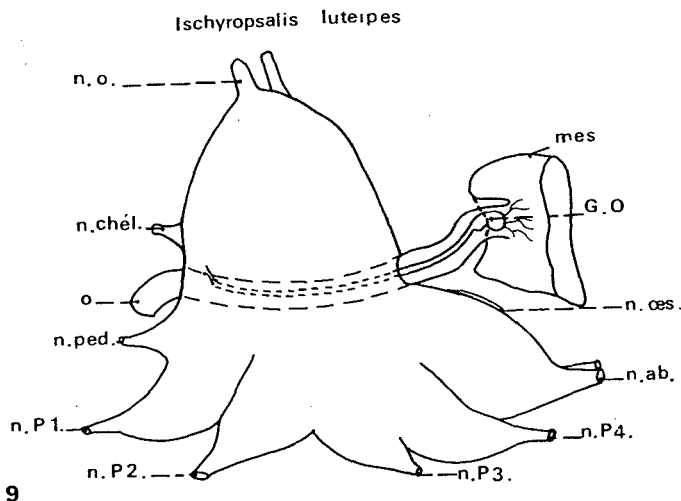


Fig. 9. — Schéma du système rétro-cérébral d'*Ischyropsalis luteipes*. G. o. = ganglion oesophagien; mes. = mésentéron; n. a. = nerfs abdominaux; n. chél. = nerf chélicérien; n. o. = nerfs oculaires; n. oes. = nerf oesophagien; n. ped, P₁, P₂, P₃, P₄ = nerfs des pédipalpes, des Pattes 1, 2, 3, 4.

Chez les Araignées *Tegenaria* (LEGENDRE, 1959), les O. Sch. 2 sont reliés à chaque O. Sch. 1 par un nerf interganglionnaire, que l'auteur considère comme un prolongement du nerf principal, et par deux nerfs pharyngiens qui longent le tube digestif antérieur y compris dans son trajet intracérébral; certaines de leurs fibres se perdent dans le neuropile du ganglion chélicérien, tandis que d'autres remontent vers l'avant du tritocérébron jusqu'à leur périkaryone d'origine, les cellules neurosécrétrices du groupe oral (fig. 1).

Quelques fibres quittent vers l'arrière les seconds organes de Schneider et se perdent au niveau des caecums digestifs les plus voisins.

Tous les auteurs qui ont étudié à la suite de LEGENDRE le système rétro-cérébral des Araignées ont confirmé l'innervation des O. Sch. 2 par deux nerfs pharyngiens et leur situation. Ainsi KUHNE (1959) donne un schéma très clair pour *Tegenaria* (fig. 2), *Araneus cornutus* (fig. 5) et *Pardosa lugubris* (fig. 3), STREBLE (1966). Figure un schéma général pour les Araignées (fig. 4) basé sur l'étude de *Araneus cornutus*, *Dolomedes fimbriatus*, *Tegenaria atrica*, *Pardosa amentata*, *Pholcus opilionides*, *Pisaura mirabilis*, *Tetragnatha extensa*, *Salticus scenicus*, YOSHIURA et TAKANO (1972) schématisent le système rétro-cérébral d'*Atypus* (fig. 6) mais ne précisent pas l'origine des nerfs pharyngiens, SASIRA BABU représente celui d'*Argiope aurantia* (fig. 8), enfin SERNA de ESTEBAN (1973) considère les O. Sch. 2 comme ganglions stomatogastriques sans signe de sécrétion chez *Polybetes pythagoricus*, et les décrit unis au système nerveux central par des nerfs pharyngiens (fig. 7).

Chez *Pisaura mirabilis* chaque nerf pharyngien tire son origine des cellules neurosécrétrices orales et émet le long de son trajet de fines ramifications latérales en direction de la musculature du tube digestif antérieur avant d'aboutir dans les O. Sch. 2; à l'arrière de ces organes quelques fibres se dirigent vers les premiers diverticules mésentériques. Un nerf «interganglionnaire» grêle se détache du nerf principal des O. Sch. 1, au niveau postérieur des O. Sch. 1, et relie la partie antérieure des O. Sch. 2.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons étudié un Opilion Palpatores Ischyropsalidae *Ischyropsalis luteipes*, et une Araignée Labidognathe Pisauridae, *Pisaura mirabilis*.

L'ensemble, composé du système nerveux central, du stomodeum et de la partie antérieure du mésentéron a été prélevée par dissection dans le fixateur et fixé 1 h ou 2 h dans le glutaraldéhyde à 2,9 % dans le tampon phosphate à 0,2 M pour l'opilion, dans le tampon cacodylate à 0,15 M pour l'Araignée, puis au tétr oxyde d'osmium à 0,2 M dans les tampons correspondants.

Après inclusion dans l'Epon, les coupes ultrafines ont été contrastées à l'acétate d'uranyle et au citrate de plomb, et observées au microscope électronique Sopenem du Laboratoire souterrain à Moulins.

RÉSULTATS

1. — ORGANES OESOPHAGIENS DES OPILIONS.

Chaque organe oesophagien mesure 60 μm de longueur sur 20 μm de diamètre et se compose:

- d'une zone ganglionnaire formée de neurones;
- d'une zone formée de cellules glandulaires,

- de cellules gliales interstitielles qui enveloppent les uns et les autres,
- et d'une lamelle neurale externe.

La zone nerveuse est constituée d'un très petit nombre de neurones à noyau de forme irrégulière, à nucléoplasme clair et chromatine condensée à la périphérie, à cytoplasme peu abondant renfermant un petit nombre d'organites cellulaires: mitochondries ovoïdes, lysosomes, plages de réticulum endoplasmique granulaire formées d'éléments flexueux. Corps cellulaire et

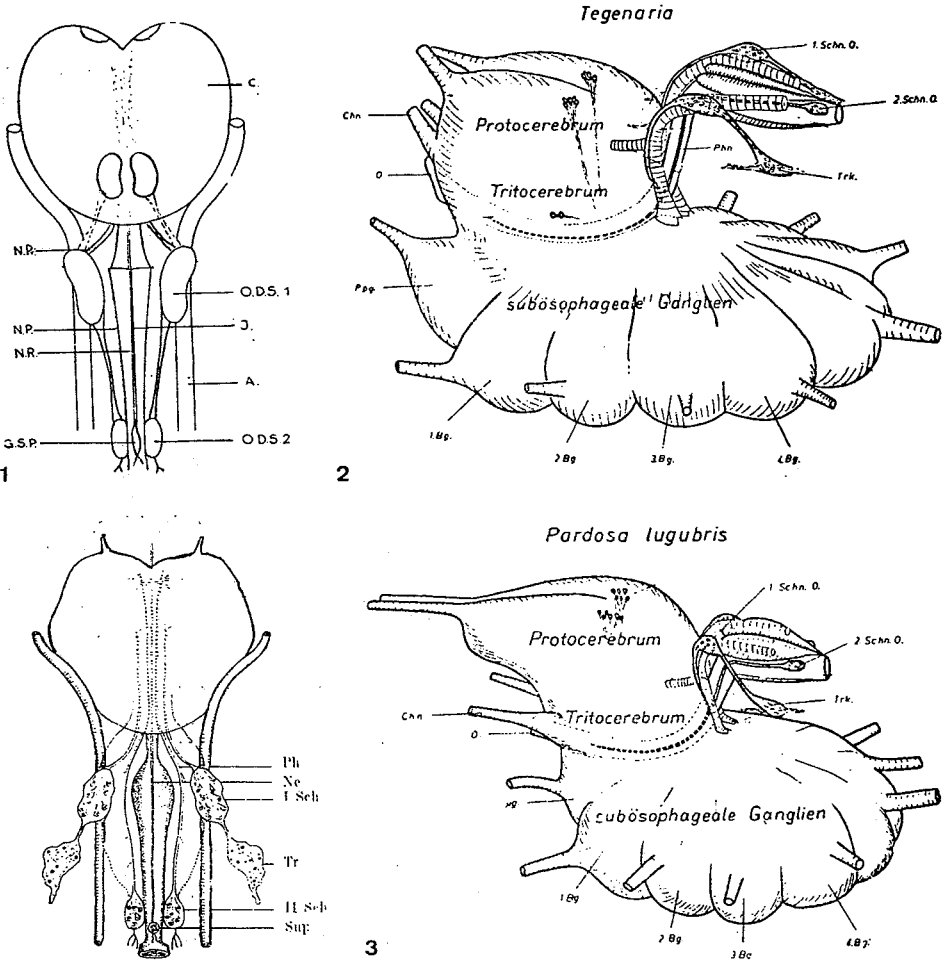


Fig. 1 à 4. — Schéma du système neuroendocrine de différentes Araignées (simplifiés).
 1. D'après LEGENDRE; 2 et 3 d'après KUHNE; 4 d'après STREBLE.

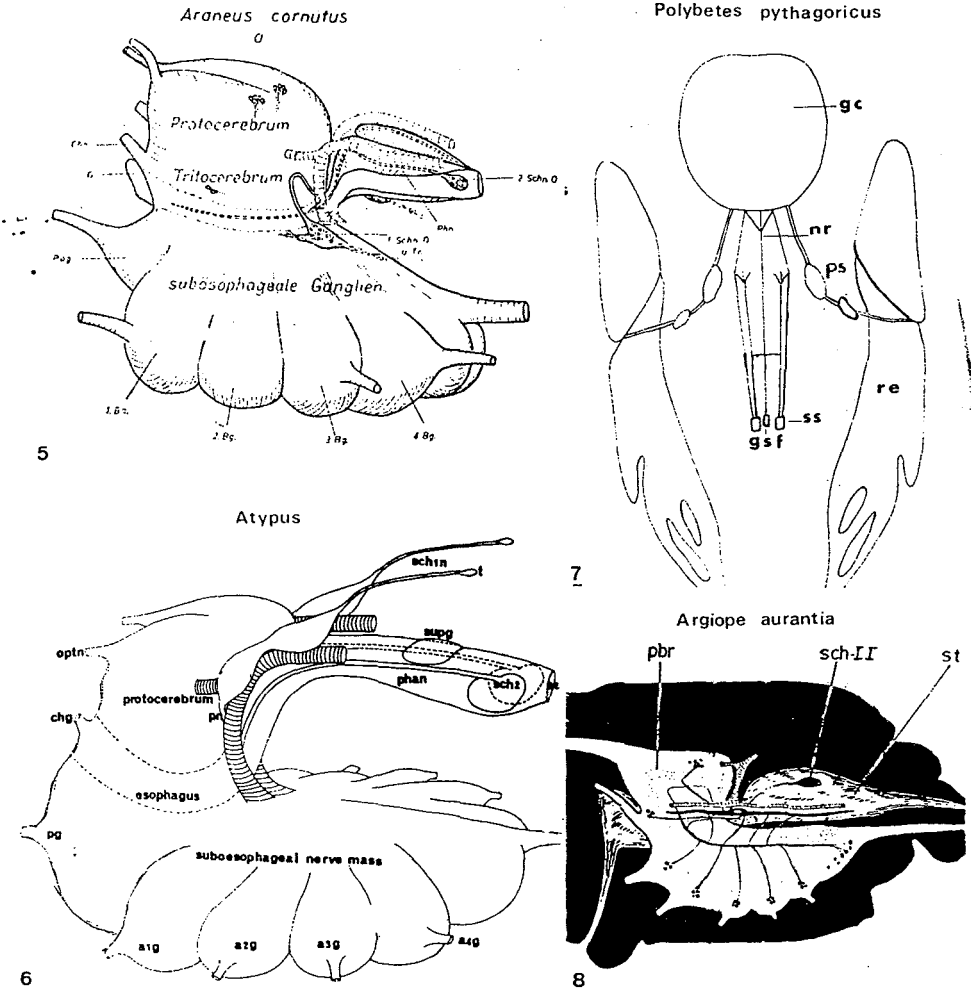


Fig. 5 à 8. — Schémas du système neuroendocrine de différentes Araignées. 5. d'après KUHNÉ; 6. d'après YOSHIKURA et TAKANO; 7. d'après SERNA DE ESTEBAN; 8. d'après SASIRA BABU.

Légende commune aux figures 1 à 8.

ODS₁, 1 Schn. O., I Sch., Sch₁, Ps = Premiers organes de Schneider; ODS₂, 2 Schn. O., 2 Sch., Sch 2, SS = Second organes de Schneider; N. p., N. ph., Ph., Ph. n. = nerf pharyngien. Tr, Trk, re = tropenkomplex = partie neurohémale des premiers organes de Schneider, Ch. n, ch g. = nerf et ganglion chélicérien; ppg et pg = ganglion des pédipalpes; 1 Bg, 2 Bg, etc., a1g, a2g, etc. = ganglion de la première, de la deuxième paire de pattes, etc.; O. = oesophage, sup., sup. g., g. sf., g. sp. = ganglion supra-oesophagien; n. r., n. e. = nerf recurrent; c., g. c., P br. = protocerebrum; J. = jabot.

axone sont entourés par des prolongements cytoplasmiques de cellules gliales dont les noyaux aplatis et à chromatine condensée en larges plages périphériques sont plus ou moins enfouis dans la zone ganglionnaire.

La zone glandulaire est formée d'un petit nombre de cellules glandulaires, dépourvues d'axones et plus volumineuses que les neurones, enveloppées par des lames cytoplasmiques de cellules gliales interstitielles dont les noyaux aplatis et les périkaryons sont localisés entre les cellules glandulaires. Ces cellules sécrétices, au nombre de 4 ou 5, présentent les caractères suivants (fig. 11).

— un noyau moyennement volumineux, localement échancré, renfermant un nucléole bien développé et dont la chromatine est en majeure partie répartie en larges mottes accolées à la membrane nucléaire, et pour une faible part finement grenue dans le reste du nucléoplasme;

— un cytoplasme caractérisé, d'une part par des zones où de longs saccules du réticulum endoplasmique granulaire s'enroulent sur eux-mêmes, et par d'autres zones plus étendues chargées en grains de sécrétion denses aux électrons de taille variée; ces plages renferment également des dictyosomes actifs, d'assez nombreuses mitochondries ovoïdes, à crêtes transverses et à matrice claire, des ribosomes et des polysomes assez nombreux et épars, quelques lysosomes et microtubules. Les dictyosomes élaborent de petits grains sphériques à cœur dense, de 650 Å de diamètre; certains semblent grossir et se densifier presque entièrement, atteignant 800 Å en moyenne et jusqu'à 1100 Å; ces petits granules s'observent en grand nombre mélangés à des grains de beaucoup plus grande taille (1600 Å en moyenne), de forme irrégulière au contenu entièrement dense, dont la genèse n'est pas clairement établie; ils peuvent provenir de la fusion des petits granules. Aucune image de libération du contenu des grains élémentaires n'a été observée.

La lamelle neurale enveloppe l'ensemble de chaque ganglion oesophagien. Localement elle se délamine en 2 ou 3 couches formées de matériel granuleux et dense séparées par une zone plus claire renfermant un matériel de même texture mais très dispersé. Elle mesure de 500 à 800 Å d'épaisseur en couche unique, de 1500 Å lorsqu'elle est composée de 2 couches de 500 à 800 Å d'épaisseur, et 4000 Å lorsqu'elle est délaminiée en 3 couches denses d'épaisseur identique.

Chaque nerf oesophagien, entouré d'une lamelle neurale souvent délaminiée en 2 ou 3 couches et identique à celle qui enveloppe l'organe oesophagien, se compose d'une dizaine d'axones, entourés par des prolongements cytoplasmiques de cellules gliales disposées çà et là le long du nerf. Certains de ces axones se dilatent localement et renferment des grains élémentaires à contenu peu dense aux électrons qui rappellent les grains de type B₁ des plaques paraganlionnaires. D'autres fibres renferment une grande quantité de vésicules claires de 600 Å de diamètre en moyenne. Les fibres du nerf oesophagien dans leur traversée du ganglion oesophagien chez les adultes d'*I. lusteipes* observées ne renfermaient pas de grains de sécrétion.

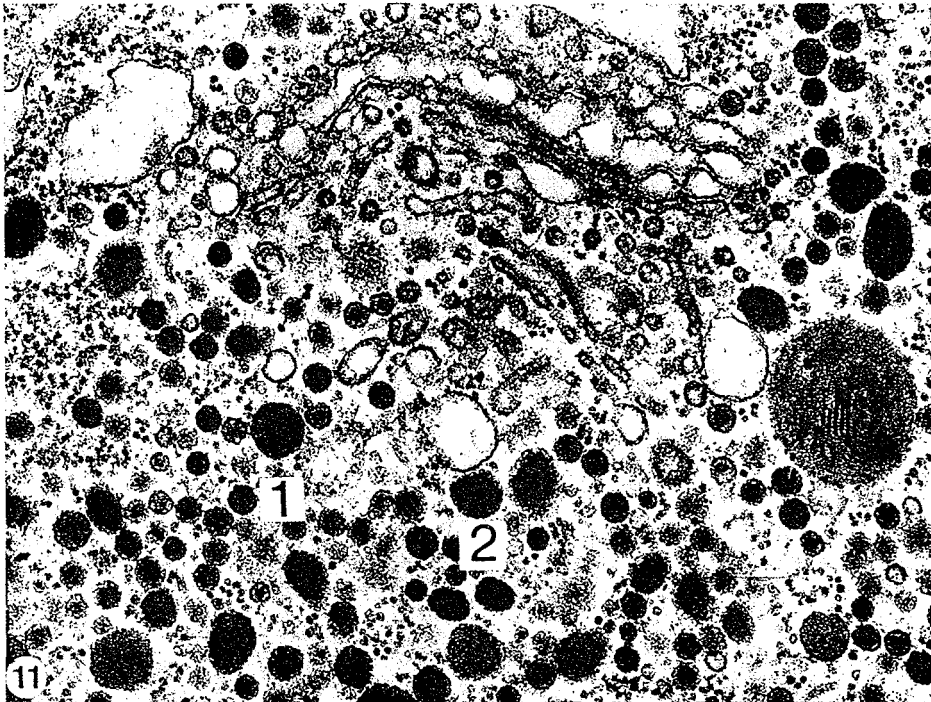
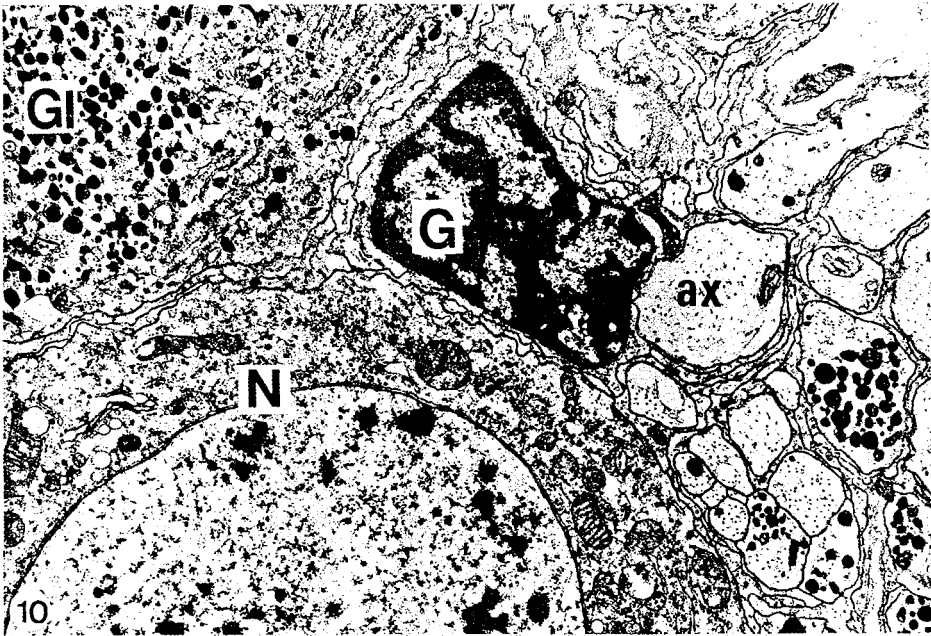


Fig. 10. — *Pisaura mirabilis*. Organe de Schneider II. Photographie montrant les trois types cellulaires: un neurone (n), une cellule gliale (g.), une partie du cytoplasme d'une cellule glandulaire (gl.) renfermant des grains de sécrétion irréguliers et denses aux électrons et la zone où transitent les axones (ax) du nerf pharyngien, certains chargés en grains élémentaires de neurosécrétion. X 11000.

Fig. 11. — *Ischyropsalis luteipes*. Organe oesophagien. Détail du cytoplasme d'une cellule glandulaire montrant un dictyosome (d.) et des grains élémentaires de taille diverse, certains de petite taille et pourvus d'un halo (1) d'autre de beaucoup plus grande taille (2). X 43500.

II. — SECONDS ORGANES DE SCHNEIDER DES ARAIGNÉES (fig. 10).

Les O. Sch. 2 comprennent également trois types de cellules: les cellules ganglionnaires, les cellules glandulaires et les cellules gliales, enveloppées par une membrane neurale externe.

— Les cellules ganglionnaires ou neurones présentent un noyau clair d'un diamètre moyen de 7,5 μm , avec une chromatine formée de petits amas épars; leur cytoplasme peu abondant renferme de nombreuses mitochondries ovoïdes (0,5 à 0,7 μm de grand diamètre), à crêtes transversales et à matrice claire. Des dictyosomes formés de 2 à 3 saccules et de nombreuses petites vésicules golgiennes sont assez fréquents. Des fragments de réticulum endoplasmique granulaire sont disséminés dans le cytoplasme qui contient en outre de nombreux polysomes épars. Les cellules ganglionnaires ne renferment pas de granules de sécrétion.

— Les cellules sécrétrices des O. Sch. 2 ressemblent par leur ultrastructure à celles des O. Sch. 1. Leur noyau arrondi contient de petits amas de chromatine dispersés; leur cytoplasme abondant renferme:

— de nombreux grains de sécrétion denses aux électrons, de forme et de taille variable: le diamètre des granules sphériques varie de 1350 à 2700 Å.

— un réticulum endoplasmique granulaire à saccules flexueux bien développés dans les zones pauvres en granules de sécrétion.

— des dictyosomes actifs élaborant de nombreuses vésicules golgiennes.

— de nombreuses mitochondries de petite taille (2700 Å) à matrice dense et à crêtes dilatées, quelquefois tubuleuses.

— quelques rares lysosomes.

Les cellules gliales enveloppent les cellules ganglionnaires et sécrétrices. Leur noyau de forme irrégulière, fréquemment lobé, renferme un matériel chromatique abondant, surtout disposé en larges plages périphériques. De fines lamelles gliales s'insèrent entre les axones des neurones.

La lamelle neurale, formée d'un matériel amorphe, se délamine localement; elle peut atteindre 2000 à 2700 Å d'épaisseur; elle entoure l'ensemble du massif cellulaire des O. Sch. 2. Aucune image de libération de produit de sécrétion n'est décelable au niveau de ces organes.

III. — CONCLUSIONS

Cette étude ultrastructurale permet l'homologation sur des bases solides des deux formations sympathiques rétro-cérébrales des Opilions et des Araignées. Par la présence simultanée de cellules d'aspect ganglionnaire et de cellules sécrétrices bien différenciées, élaborant des grains élémentaires de types voisins, les organes de Schneider 2 de l'Araignée *Pisaura mirabilis* et les organes oesophagiens de l'Opilion *Ischyropsalis luteipes* montrent, en effet, des ressemblances indéniables. L'homologie peut être étendue à certaines Mygales où les ganglions (O. Sch. 2) sont également composés de cellules nerveuses (LEGENDRE, 1958). Chez les Agelenidae du genre *Tegeneria* (*T. atri-*

ca Cl. K., *T. derhami* Scop, *T. saeva* Blackw.) en revanche ils ne seraient formés que de cellules sécrétrices (LEGENDRE, 1959) tandis que chez d'autres Mygales ils seraient purement nerveux (STREBLE, 1966). Chez les Araignées les O. Sch. 2 pourraient donc présenter une fonction sécrétrice propre plus ou moins développée selon la position phylétique de l'espèce considérée, mais avant d'adopter définitivement cette interprétation il conviendrait d'étudier ces ganglions en microscopie électronique, car ceux des Pisauridae, étaient considérés comme formés exclusivement de cellules sécrétrices d'après des observations en microscopie photonique.

Des formations homologues des O. Sch. 2 des Araignées et des organes oesophagiens des Opilions ont été repérés chez d'autres Arachnides mais n'ont pas fait l'objet d'étude ultrastructurale.

Ce sont, chez les Pseudoscorpions (HEURTAULT, 1973), les ganglions sympathiques pairs, qui envoient des fibres nerveuses à l'intestin et sont constitués de cellules glandulaires; ils sont innervés de chaque côté du système nerveux central par une branche du nerf sympathique latéral dont les périkaryones d'origine n'ont pu être localisés avec précision (faces latérales du protocérébron, ganglion chélicérien, ganglion des pattes-machoïres). A noter que les Pseudoscorpions possèdent 2 paires de ganglions sympathiques (G_1 et G_2) et qu'il est délicat de choisir entre elles celles qui est l'homologue exact des ganglions des Araignées et des Opilions.

Ce sont, chez les Amblypyges, les ganglions intestinaux décrits par WEYGOLT chez *Tarantula marginemaculata*, retrouvés chez *Phrynus whitei* et *Damon* sp. par HEURTAULT (1978) qui les nomme ganglions du jabot (S_2); chez les *Phrynes* ils ont une structure uniquement nerveuse, alors qu'un individu de *Damon* a montré l'association de quelques cellules glandulaires; ils sont innervés par 2 nerfs pharyngiens.

TABLEAU

Groupe	Innervation	Organe
Araignées	2 nerfs pharyngiens	2 organes Schneider 2
Opilions	nerfs oesophagiens	2 organes oesophagiens
Pseudoscorpions	2 nerfs sympathiques latéraux	ganglions sympathiques pairs (G_1 ou G_2)
Amblypyges	2 nerfs pharyngiens	2 ganglions du jabot

Ces ganglions, qui ont été trouvés chez les Arachnides chaque fois qu'ils ont été recherchés avec soin, existent probablement chez tous les Arachnides.

Rôle. Par les nerfs qui les innervent et qui détachent des fibres vers

le tube digestif et par les cellules glandulaires qu'ils renferment, ils semblent représenter la commande nerveuse et endocrine du tube digestif et de sa musculature périphérique.

Des arguments ultrastructuraux, en particulier le cheminement dans certains des axones du nerf oesophagien de grains élémentaires analogues au type B₁ des plaques paraganlionnaires des Opilions et dans d'autres de nombreuses vésicules claires de 600 Å environ de diamètre, l'élaboration de grains élémentaires de très petit diamètre (700 à 800 Å environ et à coeur dense dans les cellules glandulaires et enfin la détection par autoradiographie à haute résolution d'amines biogènes (sérotonine) dans le nerf oesophagien et dans le ganglion oesophagien d'*I. Luteipes* (C. JUBERTHIE, L. JUBERTHIE-JUPEAU, CALAS, 1975) plaident pour que cette commande endocrine soit de nature aminergique.

A noter que les cellules glandulaires des Araignées et des Opilions renferment des grains de taille très variées, les uns petits à coeur dense, les autres gros denses et homogènes alors que les dictyosomes ne semblent élaborer, du moins chez les animaux examinés qui ne couvrent pas l'éventail des phases physiologiques de l'adulte, que de très petits grains élémentaires. Ceci suggère que les gros grains proviennent de la fusion de petites vésicules à coeur dense ce qui impliquerait que les amines peuvent s'accumuler dans les 2 types.

Bibliographie

- HEURTAULT, J., 1978. Système sympathique, structures glandulaires et neurohémales prosomatiques chez *Phrynus whitei* et *Damon* sp. (Arachnides, Amblypyges). *Symp. zool. Soc. Lond.*, 42, 389-397.
- HEURTAULT, J., 1973. Contribution à la connaissance biologique et anatomophysiologique des Pseudoscorpions. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 124, 561-670.
- KUHNE, H., 1959. Die neurosekretorischen Zellen und der retrocerebrale neuroendokrine Komplex von Spinnen (Araneae, Labidognatha) unter Berücksichtigung einiger histologisch erkennbarer Veränderungen während des postembryonalen Lebensablaufes. *Zool. Jahrb. Anat.*, 77: 527-600.
- JUBERTHIE, C., 1964. Recherches sur la biologie des Opilions. *Ann. Spéleol.*, 19: 237.
- JUBERTHIE, C., JUBERTHIE-JUPEAU, L. et A. CALAS Ultrastructure des nerfs oesophagiens des Opilions et mise en évidence de fibres aminergiques. *Proceed. 6th Intern. Arachn. Congress Amsterdam, 1974 (1975)*: 164.
- LEGENDRE, R., 1958. Sur la structure du complexe endocrine rétro-cérébral de l'Araignée Mygalomorphe *Scodra* (= *Stromatopelma*) *calceata* Fabr. (Theraphosidae). *C. R. Acad. Sci., Fr.*, 246, 3671-3674.
- LEGENDRE, R., 1959. Contribution à l'étude du système nerveux des Aranéides. *Ann. Sci. nat., Zool.*, 1, 339-473.
- LEGENDRE, R., 1971. Etat actuel de nos connaissances sur le développement embryonnaire et la croissance des Araignées. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 96, 1, 1971: 93-114.
- LEGENDRE, R., 1978. Quelques progrès récents concernant l'anatomie des Araignées (système nerveux sympathique et appareil digestif). *Symp. Zool. Soc. Lond.*, n.° 42: 379-388.

- SCHNEIDER, A., 1892. Système stomato-gastrique des Aranéides. *Tabl. Zool. Poitiers*, 2: 87-94.
- SERNA DE ESTEBAN, C. J. DE LA, 1973. Histologie du système neuroendocrine rétro-cérébral de *Polybetes Pythagoricus* (HOLMBERG, 1874) (Araneae, Labidognatha). *Ann. Sci. nat., Zool. et Biol. anim.*, 12è. sér., 15, 4: 595-606.
- 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.
- YOSHIKURA, M. et TAKANO, S., 1972. Neurosecretory system of the purse web spider, *Atypus karschi* Doenitz. *Kumamoto J. Sci., Biol.*, 11, 1: 29-36.