

La glande de mue des araignées

Etude structurale et ultrastructurale de cette formation endocrine chez *Pisaura mirabilis* Cl. (Araneae-Pisauridae).

J. C. BONARIC¹ — C. JUBERTHIE²

Résumé

La glande de mue des Araignées, d'aspect diffus, est localisée essentiellement dans la partie inférieure du prosoma. Chez *Pisaura mirabilis*, elle est constituée d'îlots latéraux symétriques, à disposition métamérique, situés de part et d'autre de la masse nerveuse ventrale et d'un manchon postérieur de cellules endocrines qui entoure la cauda equina.

Au vu des images ultrastructurales, les cellules glandulaires présentent les caractéristiques d'un tissu stéroïdogène. L'activité sécrétrice périodique de la glande de mue peut être relié au cycle de mue. Toutes ces informations histologiques étayées par des résultats expérimentaux témoignent du rôle de ces formations endocrines dans les processus de régulation hormonale des phénomènes de mue chez les Araignées.

Resumen

La glándula de muda de los Araneidos, de aspecto difuso, está localizada generalmente en la parte inferior del prosoma. En *Pisaura mirabilis*, está constituida por islotes laterales simétricos con disposición metamérica, situados a ambos lados de la masa nerviosa ventral, y por un anillo posterior de células endocrinas que rodea la cauda equina.

Las imágenes ultraestructurales de las células glandulares, presentan las características de un tejido esteroidógeno. La secreción periódica de esta glándula, puede estar relacionada con el ciclo de muda. Las informaciones histológicas apoyadas por los resultados experimentales, dan testimonio de estas formaciones endocrinas en los procesos de regulación hormonal de los fenómenos de muda en los Araneidos.

Summary

The moulting gland of the Araneidae, of a diffuse aspect, is localized generally in the lower part of the prosoma.

In *Pisaura mirabilis*, it is constituted by lateral symmetric islets with a metameric disposition, which are placed at both sides of the ventral nervous mass, and by a hind «ring» of endocrine cells which surround the «cauda equina».

The ultrastructural images of the glandular cells, show the characteristics of a steroidogenous tissue.

The periodical secretion of this gland can be related with the moulting cycle. The histological information supported by the experimental results, proof the existence of these endocrine formations of the processes of hormonal regulation in the moulting phenomena of Araneidae.

(1) Laboratoire de Zoologie, Université des Sciences et Techniques du Languedoc. 34060 MONTPELLIER Cedex.

(2) Laboratoire souterrain du C.N.R.S., Moulis, 09200 Saint Girons.

Dans le cadre d'une étude physiologique des phénomènes de mue chez *Pisaura mirabilis*, les points suivants ont été abordés:

- Action des ecdysones ou hormones de mue des Arthropodes sur l'induction des phénomènes de mue (BONARIC, 1976; 1977 a, b).
- Dosages des ecdystéroïdes endogènes (BONARIC et DE REGGI, 1977); l'existence de ces stéroïdes dans les extraits totaux de nymphes de Pisaura et la fluctuation du taux hormonal au cours du cycle de mue ont été révélés par des dosages radioimmunologiques (R.I.A.) effectués selon la technique de DE REGGI et coll. (1975).

La recherche du lieu de synthèse des ecdystéroïdes était la suite logique de nous travaux.

Après un examen histologique des différentes parties et tissus des Araignées, notre attention s'est portée sur un tissu particulièrement bien représenté chez *Pisaura miabilis*, les îlots cellulaires correspondant au tissu endocrine de MILLOT.

HISTORIQUE

L'existence d'amas cellulaires prosomatiques bien représentés chez la plupart des Aranéides a été clairement mentionné pour la première fois par MILLOT (1930).

La vacuolisation des cellules qui constituent ce tissu et la sécrétion de «produits directement déversés dans le sang des espaces lacunaires» amène l'auteur précité à proposer le terme de «tissu endocrine» pour désigner de telles formations.

Pou MILLOT (1926-1930) les cellules endocrines et les néphrocytes qui les accompagnent fréquemment dériveraient du tissu réticulé céphalothoracique des Araignées.

Les cellules endocrines semblent figurer chez la plupart des Aranéides mais leur localisation et leur importance varie considérablement selon les familles consultées. MILLOT signale la réduction du tissu endocrine à quelques îlots latéraux (*Dysderidae*) ou quelques amas péripharyngiens (*Attidae*) et l'absence de ce tissu endocrine chez les *Avicularidae*, *Atypidae*, *Filistatidae* et *Sicariidae*.

Des éléments endocrines différenciés ne sont pas observés par MILLOT au cours des premiers stades nymphaux; au cours des stades suivants cet auteur insiste sur l'existence de figures d' amitose, ce processus étant considéré comme le seul mode de division des cellules endocrines.

Pour BROWNING (1942), les cellules endocrines se divisent par mitoses normales et peuvent se transformer en néphrocytes. Selon LEGENDRE (1958, 1959) des cellules endocrines qualifiées d'«organe antérieur» sont groupées à l'avant du céphalothorax en un organe diffus dépourvu de membrane propre.

Les variations cytologiques de l'organe antérieur principalement observées au cours du développement postembryonnaire font pressentir une inter-

vention possible de ces formations dans le mécanisme de la mue. «La position et la physiologie de l'organe antérieur permettent de le considérer comme l'homologue éventuel de la glande prothoracique des Insectes».

LEGENBRE (1959) fait prudemment remarquer que les cellules endocrines des Araignées dérivent de formations mésodermiques alors que les glandes prothoraciques des Insectes sont d'origine ectodermique.

A la même époque HERLANT-MEEWIS et NAISSÉ (1957) puis NAISSÉ (1959) signalent la présence d'éléments endocrines dans le céphalothorax de plusieurs Opilions *Phalangidae*. L'existence d'une activité sécrétoire cyclique des éléments endocrines au cours de la période d'intermue des Opilions incite NAISSÉ à rapprocher ce tissu des cellules endocrines des Aranéides et à considérer comme probable leur homologation avec l'organe. Y des Crustacés et la glande de mue des Insectes.

STREBLE (1966) reprend l'étude détaillée du «tissu endocrine» de MILLOT et le subdivise en fonction de sa répartition en organes antérieur, médian et postérieur. Cet auteur confirme chez de nombreuses Araignées mais plus particulièrement chez *Pardosa amentata*, l'existence de mitoses et d'un cycle d'activité sécrétoire relié au cycle de mue.

Après vérification, STREBLE signale la présence d'un tissu endocrine semblable à celui qui est observé chez d'autres Araignées, chez les *Sicariidae* (*Scytodes thoracica*), les *Avicularidae* et les *Atypidae*, familles considérées par MILLOT comme dépourvues d'éléments endocrines. Au vu de ces résultats, STREBLE estime que toutes les espèces d'Araignées, sans exception, possèdent des cellules endocrines prosomatiques. Ce même auteur a également repéré des cellules endocrines chez l'Acarien *Trombidium holosericum*.

A partir de données purement histologiques, il est délicat, voire périlleux, d'attribuer un rôle précis à ces éléments endocrines. Cependant, de nombreuses hypothèses émises par les auteurs précédents suggèrent une participation active de ces formations dans les processus de la mue des Araignées.

Le «tissu endocrine» de MILLOT bien représenté chez l'Araignée *Pisaura mirabilis* a fait l'objet de recherches topographiques et structurales dans un premier temps; cette approche est complétée par une étude ultrastructurale qui s'avérait indispensable.

Par la suite, nous proposons d'abandonner le terme, à notre avis trop général, de «tissu endocrine» pour nommer simplement *glande de mue* ces formations endocrines prosomatiques qui d'après nos résultats expérimentaux et histologiques sont sans nul doute impliquées dans le déterminisme hormonal des phénomènes de mue chez les Araignées.

I—LOCALISATION ET STRUCTURE DES ILOTS DE CELLULES ENDOCRINES FORMANT LA GLANDE DE MUE DES ARAIGNÉES

Chez l'Araignée *Pisaura mirabilis*, la glande de mue est constituée de nombreux îlots cellulaires distribués pour la plupart dans la partie inférieure du posoma.

Ces îlots endocrines présentent une grande diversité morphologique qui rend difficile l'établissement d'une «cartographie» précise de ces formations, d'autant plus que des variations sont décelables d'un individu à l'autre. Cependant, il est possible de donner une répartition topographique des principaux groupes de cellules endocrines qui gardent tout au long du développement postembryonnaire une localisation constante.

L'étude de la répartition spatiale des cellules endocrines a été effectuée à partir de l'examen histologique de coupes transversales, horizontales et sagittales (ou parasagittales) du céphalothorax pratiquées sur plusieurs centaines d'individus (nymphe à différents stades de développement et adultes des deux sexes).

La glande de mue peut être subdivisée chez *Pisaura* en plusieurs groupes de cellules endocrines; les groupes latéraux à disposition grossièrement métamérique et le groupe postérieur.

Groupes latéraux: amas de cellules endocrines à disposition symétrique placés à proximité des gros troncs nerveux issus des ganglions des pédipalpes et des pattes marcheuses d'où leur affiliation à ces formations.

Ces groupes latéraux sont formés de travées rubanées (1 ou 2 rangées de cellules endocrines) dont les plus importantes sont:

- la languette latérale qui longe la partie dorsale du nerf de l'appendice considéré; ce cordon cellulaire s'engage dans la coxa sans dépasser sa limite distale.
- la lame latéro-basale qui s'étend entre les deux nerfs des pattes successives et se ramifie aux deux extrémités.

Les lames latéro-basales de la P4 entrent en relation avec les îlots endocrines du groupe postérieur alors qu'une discontinuité des travées latéro-basales existe au niveau des autres appendices.

Groupe postérieur: ce groupe correspond à un important manchon cellulaire qui entoure les nerfs abdominaux issus de la cauda equina. Les cellules endocrines sont groupées en majorité du côté sternal, quelques rubans cellulaires seulement s'observent au-dessus des nerfs abdominaux et de la masse ganglionnaire abdominale.

L'aspect relativement massif de la glande de mue à ce niveau est à l'origine du choix de cette zone pour le prélèvement des éléments endocrines destinés à une étude ultrastructurale.

Chaque groupe de cellules endocrines est représenté chez les jeunes nymphes (nymphe 1 et 2) par quelques cellules seulement et les expansions ne sont pas encore formées. Les différents îlots rubanés sont perçus à partir de la nymphe 3; ils s'allongent et augmentent de volume au cours du développement nymphal pour acquérir la morphologie précédemment décrite comme type de référence.

Les éléments glandulaires qui constituent la glande de mue de l'Araignée *Pisaura mirabilis* ne disparaissent pas après l'acquisition de la maturité sexuelle chez les adultes mâles et femelles. Cependant, les mâles senescents

montrent une réduction de ce tissu endocrine qui se limite alors à quelques îlots dispersés.

STRUCTURE HISTOLOGIQUE DE LA GLANDE DE MUE (Fig. 1, 2)

Le tissu endocrine a été décrit par les auteurs précédents sous la forme de travées syncytiales régulièrement anaxtomoxés en un réseau lâche. Les nombreuses observations effectuées sur l'Araignée *Pisaura mirabilis* nous conduisent à rejeter cette interprétation; en effet, chaque cellule endocrine est bien individualisée et entourée d'une membrane plasmique complète.

Durant le stade d'intermue C ou stade de repos tégumentaire selon BROWNING (1942), la taille des cellules et de leur noyau varie considérablement; cette variabilité est liée au phénomène de division cellulaire. La crise mitotique des cellules endocrines se situe pour une nymphe de stade 8 environ du 7^{ème} au 12^{ème} jour de la période d'intermue qui dure en moyenne 22 jours (Fig. 2).

Aucune cellule de soutien, de type glial, n'a été observée à la périphérie ou dans les travées de cellules glandulaires; ceci peut expliquer l'aspect polymorphe des éléments endocrines, la forme des cellules pouvant varier en fonction des compressions exercées par les autres organes. De plus, les rétractions cytoplasmiques sont fréquentes.

Les noyaux des cellules glandulaires sont arrondis ou ovalaires (diamètre moyen: 6, 5 à 7 μm pour une nymphe 8, stade d'intermue C, 16 jours après l'ecdysis). Certains noyaux contiennent de grosses mottes de chromatine, d'autres sont nantis d'un volumineux nucléole et d'amas de chromatine épars.

Le cytoplasme nettement acidophile se colore par la phloxine même après oxydation permanganique; il est finement granuleux et contient quelques petites vacuoles claires.

Les cellules endocrines de la glande de mue sont fréquemment associées avec des néphrocytes; ces éléments également d'origine mésodermique, sont accolés le long des travées de cellules endocrines ou intercalés dans les mailles du réseau délimité par les travées entrelacées du groupe postérieur de cellules endocrines en particulier (Fig. 1). Les néphrocytes sont basophiles et contiennent en fin de cycle de mue quelques inclusions acidophiles de petites tailles.

De nombreux hémocytes basophiles (surtout des granulocytes) sont fréquemment observés au contact des amas de cellules endocrines qui baignent dans le sinus sanguin.

II — ULTRASTRUCTURE DE LA GLANDE DE MUE (Fig. 3-4-5).

L'étude ultrastructurale des îlots endocrines permet de distinguer deux composants: les cellules glandulaires entourées par une membrane basale.

MEMBRANE BASALES Une fine membrane basale de 200 à 400 Å d'épaisseur enveloppe les îlots de cellules endocrines; elle constitue la seule barrière entre les cellules glandulaires et l'hémolymphe. Cette membrane basale est formée d'un matériel amorphe finement granuleux.

CELLULES GLANDULAIRES: Les données suivantes proviennent des ultracoups relatives à une nymphe 8 — stade d'intermue C— 11 jours après l'ecdysis. (Fig. 3).

A ce stade, les cellules glandulaires présentent:

— un noyau clair, arrondi (4,5 µm de diamètre), garni de chromatine en grosses mottes essentiellement périphériques et finement grenues dans le reste du nucléoplasme.

— un cytoplasme caractérisé par la présence de nombreuses citernes de réticulum endoplasmique lisse; les éléments de base sont des citernes de 400 à 1000 Å (section transversale) qui peuvent se dilater en vésicules irrégulières de 1500 à 2000 Å.

Les polysomes sont épars ou groupés localement en petites plages.

Les mitochondries allongées (0,5 à 1 µm de longueur), à crêtes transversales et à matrice dense, sont principalement groupées autour du noyau. Certaines mitochondries présentent quelques crêtes tubulaires.

De rares dictyosomes, de taille réduite, constitués d'un faible nombre de saccules (2 à 3 seulement paraissent inactifs).

Quelques lysosomes épars et des amas tubulaires de nature indéterminée (formations myéliniques) sont dispersés dans le cytoplasme; une formation annelée à été repérée.

LEGENDE DES FIGURES:

Structure et ultrastructure de la glande de mue chez *Pisaura mirabilis*.

Fig. 1. — Amas de cellules endocrines au niveau du groupe postérieur. G: 500.

(Nymphe 8 — sexe: mâle - stade d'intermue C: 9 jours après l'ecdysis.)
néph: néphrocyte; h: hémocyte; c.gl.: cellule glandulaire.

Fig. 2. — Image de mitose au niveau du groupe postérieur de cellules endocrines. G: 500.

(Nymphe 9 — sexe: mâle - stade d'intermue C: 10 jours après l'ecdysis.)
M: métaphase; T: télophase.

Fig. 3. — Ultrastructure de la glande de mue. G: 23000.

(Nymphe 9 — sexe: femelle - stade d'intermue C: 11 jours après l'ecdysis.)

m.b.: membrane basale; N: noyau; G: Golgi; m: mitochondries; p: polysomes;
R.e.l.: réticulum endoplasmique lisse; i.c.: invaginations cytoplasmiques; m.p.:
membrane plasmique; Ch.: chromatine; ctr.: crêtes transversales; ctu.: crêtes
tubulaires.

Fig. 4. — Ultrastructure d'une cellule endocrine. G: 20000.

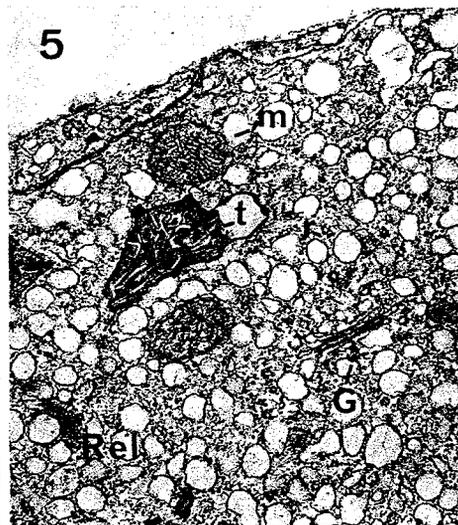
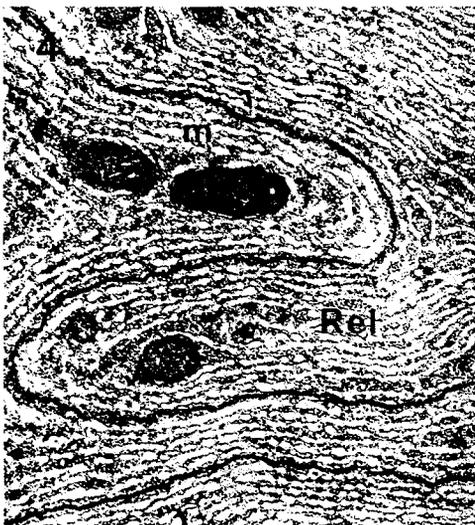
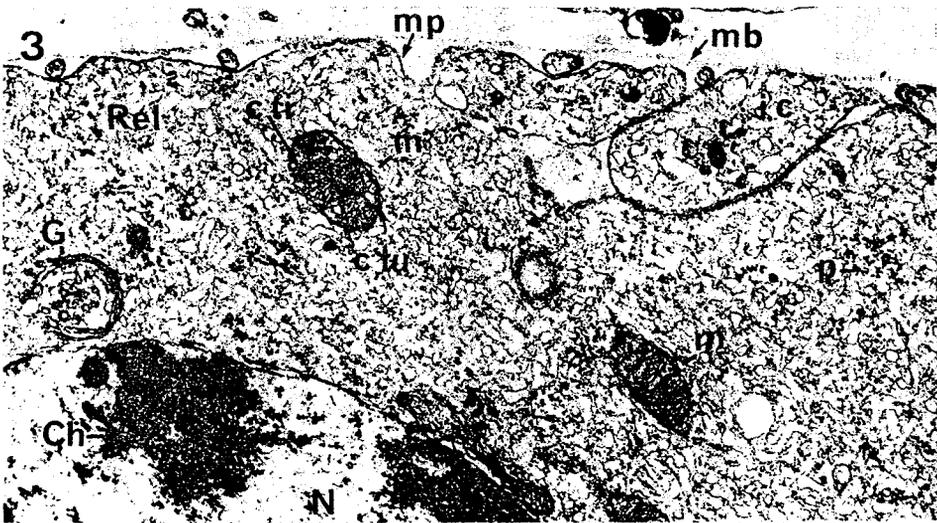
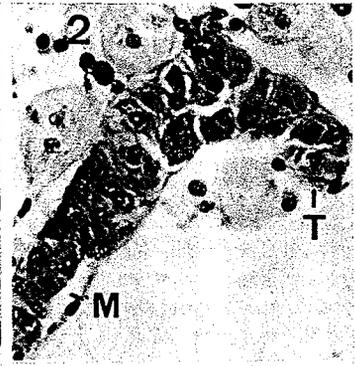
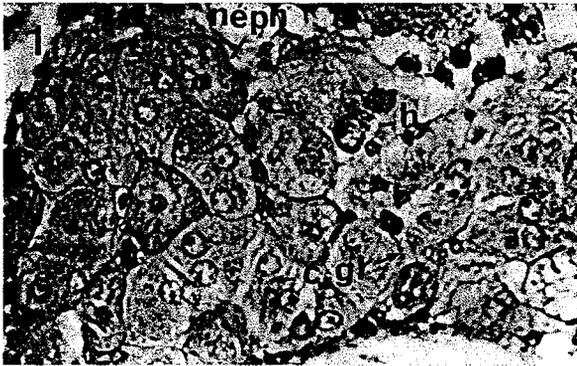
(Nymphe 9 — sexe: femelle - stade d'intermue: début C 6 à 7 jours après l'ecdysis.)

R.e.l.: saccules du réticulum endoplasmique lisse montrant les citernes en cha-
pelet; m.: mitochondric.

Fig. 5. — Ultrastructure d'une cellule endocrine. G: 23000.

(Nymphe 9 — sexe: mâle - stade d'intermue A, 20 heures après l'ecdysis.)

R.e.l.: réticulum endoplasmique lisse; G: golgi; m: mitochondries; r: ribosomes;
t: tubules (origine inconnue?).



Quelques courts microtubules sont épars dans le cytoplasme. Au niveau de la membrane basale, la membrane plasmique est digitée; ces invaginations cytoplasmiques déterminent une polarité cellulaire.

Des modifications cycliques du réticulum endoplasmique agranulaire sont perceptibles au cours de la période d'intermue. Au stade d'intermue B et au début du stade C, le réticulum endoplasmique lisse est formé de saccules allongés et parallèles, constitués de citernes de petite taille prenant souvent l'aspect «en chapelet» (Fig. 4). La vacuolisation s'intensifie ensuite et de nombreuses vésicules polymorphes sont apparentes à la fin du stade d'intermue C et au cours du stade D; ces dilatations vésiculaires sont particulièrement bien développées au moment de la sécrétion des produits synthétisés par les cellules glandulaires (α ecdysone?). Juste après l'ecdysis, au stade d'intermue A, les vésicules partiellement vidées ont une taille inférieure (Figure 5).

Le chondriome évolue de façon concomitante; les mitochondries à matrice dense en début de cycle perdent leurs crêtes et se vacuolisent; le maximum de vacuolisation correspondrait au pic de sécrétion.

III — DISCUSSION ET CONCLUSION

La glande de mue des Araignées a un aspect diffus; il est impensable d'envisager dans ce conditions la pratique d'interventions microchirurgicales classiquement effectuées chez d'autres Arthropodes, telles que des ablations ou des cautérisations de la glande de mue.

Les Araignées mises à part, la glande de mue n'a été décrite au sein de la classe des Arachnides que chez les Opilions (NAISSE, 1959) et les Acariens (STREBLE, 1966); si la structure histologique montre une nette ressemblance entre le tissu endocrine des *Phalangiidae* et des *Trombidiidae* d'une part et celui des Araignées de l'autre, nous ne possédons actuellement aucune donnée ultrastructurale qui permette de développer davantage cette étude comparative au sein de ce groupe d'Arthropodes Chélicérates.

Au vu des images ultrastructurales, les cellules endocrines qui constituent la glande de mue des Araignées présentent les attributs morphologiques caractéristiques des cellules stéroïdogènes:

- abondance d'un réticulum endoplasmique agranulaire,
- mitochondries à crêtes tubulaires.

Selon CHRISTENSEN (1965) une relation semble exister dans les organes stéroïdogènes des Vertébrés (cortex surrénalien ou cellules intestitielles testiculaires des Mammifères par exemple) entre le développement du réticulum endoplasmique lisse et l'importance de la synthèse du cholestérol. Compte tenu de cette observation, les cellules endocrines de la glande de mue chez *Pisaura mirabilis*, nanties d'un réticulum endoplasmique agranulaire abondant, seraient susceptibles de synthétiser le cholestérol. Cependant, aucune étude biochimique n'a été effectuée dans ce domaine chez les Araignées par ailleurs MAROUN et KAMAL (1976) considèrent en s'appuyant sur les résultats d'analyses biochimiques (absence des enzymes de stéroïdogénèse) que les

Acariens sont incapables de synthétiser le cholestérol, précurseur des ecdystéroïdes. D'après ces résultats, les Arachnides sembleraient se ranger aux côtés des autres Arthropodes (Insectes et Cystacés) qui ne synthétisent pas le cholestérol; ce dernier est récupéré à partir de la nourriture.

Chez les Araignées, les néphrocytes situés à proximité du tissu endocrine présentent certaines des caractéristiques morphologiques des cellules stéroïdogènes: les mitochondries montrent de nombreuses crêtes tubulaires et le réticulum endoplasmique lisse existe, mais il paraît moins abondant que dans les cellules de la glande de mue.

L'activité sécrétoire périodique des cellules endocrines est en relation avec le cycle de mue, la période de sécrétion maximale des cellules glandulaires est marquée par une vacuolisation des mitochondries et la présence de dilatations vésiculaires du réticulum endoplasmique lisse. Un synchronisme est noté entre la libération des sécrétions et le pic hormonal principal des ecdystéroïdes détectés par les dosages radioimmunologiques.

La preuve irréfutable de l'élaboration de l'hormone de mue ou d'un précurseur par la glande de mue, ne pourra être apportée que par la mise en évidence *in vitro* de la synthèse des ecdystéroïdes après incorporation de précurseurs marqués ou par la détection biochimique des enzymes de stéroïdogénèse.

En l'état actuel de nos connaissances, les caractéristiques ultrastructurales des cellules qui composent la glande de mue et leur activité sécrétoire cyclique, étudiées sur des animaux normaux et expérimentés montrent que ces formations endocrines sont impliquées dans les processus de régulation hormonale des phénomènes de mue chez les Araignées.

Bibliographie

- BONARIC, J. C., 1976. Effects of ecdysterone on the molting mechanisms and duration of the intermolt period in *Pisaura mirabilis*. *Cl. Gen. comp. Endocrinol.*, 30, 267-272.
- BONARIC, J. C., 1977 a. Action de l'ecdystérone sur la réduction de durée de la période d'intermue chez *Pisaura mirabilis* (Araneae - Pisauridae): détermination de l'effet optimal par inoculation de concentration croissantes. *Arch. Zool. exp. gén.*, 118, 43-51.
- BONARIC, J. C., 1977 b. Action de l'ecdystérone sur le cycle de mue de l'Araignée *Pisaura mirabilis*. Cl.: variation des réponses en fonction de la date d'intervention au cours de l'intermue nymphal. *Arch. Zool. exp. gén.*, 118, 409-421.
- BONARIC, J. C. and DE REGGI, M., 1977. Changes in ecdysone levels in the spider *Pisaura mirabilis* nymphs (Araneae, Pisauridae). *Experientia*, 33, 1664-1665.
- BROWNING, H. C., 1942. The integument and moult cycle of *Tegenaria atrica* (Araneae). *Proc. Zool. Soc. London*, 111, 303-317.
- CHRISTENSEN, A. K., 1965. The fine structure of testicular interstitial cells in Guinea Pigs. *J. Cell. Biol.*, 26, 911-935.
- DE REGGI, M., HIRN, M. and DELAAGE, M., 1975. Radioimmunoassay of ecdysone an application to *Drosophila* larvae and pupae. *Biochem. Biophys. Res. Comm.*, 66, 1307-1315.

- HERLANT-MEEWIS, H. et NAISSE, J., 1957. Phénomènes neurosécrétoires et glandes endocrines chez les Opilions. *C.R. Acad. Sci., Paris*, 245, 858-860.
- LEGENDRE, R., 1958. Contribution à l'étude du système nerveux des Aranéides. *Ann. Biol.*, 34, 193-223.
- LEGENDRE, R., 1959. Contribution à l'étude du système nerveux des Aranéides. *Ann. Sci. nat., Zool.*, 1, 339-473.
- MAROUN, N. A. and KAMAL, K. A., 1976. Biochemical and physiological studies of certain Ticks (Ixodoidea). Absence of sterol biosynthesis in *Dermacentor andersoni* Stiles (Acarina: Ixodidae). *J. Med. Ent.*, 13, 219-220.
- KILLOT, J., 1926. Contribution à l'histophysiologie des Aranéides. *Bull. Biol. Fr. Belg., Suppl.* 8, 238 p.
- MILLOT, J., 1930. Le tissu réticulé du céphalothorax des Aranéides et des dérivés: néphrocytes et cellules endocrines. *Arch. Anat. micr.*, 26, 43-81.
- NAISSE, J., 1959. Neurosécrétion et glandes endocrines chez les Opilions. *Arch. Biol.*, 70, 217-264.
- STREBLE, H., 1966. Untersuchungen über das hormonale system der Spinnentiere (Chelicerata) unter besonderer Berücksichtigung der «endokrinen Gewebes» der Spinnen (Araneae). *Zool. Jb. Physiol.*, 72, 157-234.