Mém. Biospéol., Tome XII, 1985.

ULTRASTRUCTURE COMPAREE DU TUBE SEMINIFERE CHEZ LES MALES D'ARAIGNEES

par

André LOPEZ et Lysiane JUBERTHIE-JUPEAU

Equipe de Biologie souterraine
Laboratoire souterrain du CNRS
Moulis,
09200 Saint-Girons (France).

I - INTRODUCTION

Le bulbe copulateur des Araignées mâles a fait l'objet d'innombrables descriptions morphologiques et est couramment utilisé par les taxonomistes. En revanche, le tube séminifère qu'il englobe a été peu étudié au point de vue histologique (BERTKAU, 1884 ; SZOMBATHY, 1915 ; OSTERLOH, 1922 ; HARM, 1931, 1934 ; COOKE, 1966 ; LAMORAL, 1973 ; LOPEZ, 1974, 1977 a, 1977 b, LOPEZ et EMERIT, 1985), moins encore sur le plan de l'ultrastructure (LOPEZ, 1974 ; JUBERTHIE-JUPEAU et LOPEZ, 1981 ; LOPEZ et JUBERTHIE-JUPEAU, 1982). Il s'agit d'études ponctuelles ne concernant qu'une espèce isolée, si l'on excepte, toutefois une mise au point plus générale (LOPEZ, 1977 b) où est soulignée l'association permanente du conduit chitineux et d'un "épithélium palpaire".

L'examen histologique du tube séminifère est peu propice à l'inventaire des organites épithéliaux. De plus, il met mal en évidence les détails de sa cuticule qui apparaît assez uniforme et homogène. Or, il est à prévoir que ce revêtement doit présenter des variations ultrastructurales d'une famille à l'autre comme la cuticule tégumentaire elle-même. De plus, l'épithélium ne peut être impliqué seul dans le fonctionnement du receptaculum seminis ; une intervention conjointe de la cuticule doit être recherchée. Elle pose nécessairement le problème de sa perméabilité que la microscopie électronique est susceptible de résoudre.

Nous avons donc réalisé l'étude ultrastructurale comparative de 9 familles différentes, représentées chacune par 1 espèce : 3 d'entre elles nous avaient déjà fourni des données microscopiques ; les 6 autres sont examinées pour la première fois. Portant sur l'épithélium, le conduit cuticulaire et leurs rapports, cette étude doit permettre d'accéder à une meilleure compréhension du fonctionnement du bulbe lors de l'induction spermatique et de l'éjaculation.

II - MATERIEL ET TECHNIQUES

Le matériel étudié pour la première fois (marqué d'un astérisque) ou examiné à nouveau comporte les mâles de 9 espèces d'Aranéides appartenant à autant de familles ; parmi ces espèces, 2 sont souterraines.

Mygalomorphes
Ctenizidae *Nemesia caementaria* (Latr., 1798) Béziers, 34, France.

Aranéomorphes
Telemidae * *Telema tenella* Simon, 1882 Grotte de Can Brixot, La Preste, 66, France.
Leptonetidae *Leptoneta microphthalma* Simon, 1872 Grotte de L'Espugne, Saleich, 31, France.
Uloboridae * *Zosis* (*Uloborus*) *geniculatus* (Olivier, 1789) Mahé, Seychelles.
Segestriidae * *Segestria florentina* (Rossi, 1790) Thézan les Béziers, 34, France.
Pholcidae *Pholcus phalangioides* (Fuessl., 1775) Cessenon, 34, France.
Araneidae * *Araniella cucurbitina* (Clerck, 1758) Mont Caroux, 34, France.
Theridiidae * *Argyrodes cognatus* (Blackwall, 1877) Mahé, Seychelles.
Hersiliidae * *Hersilia savignyi* Lucas, 1836 Lunuwilla, Sri Lanka.

Les bulbes de ces Araignées ont été fixés au glutaraldéhyde à 2 % dans le tampon Millonig à 0,1 M puis au tétroxyde d'Osmium à 2 % dans ce même tampon, inclus dans l'Epon et coupés avec un rasoir en diamant monté sur microtome OM U 2. Les sections ultrafines, contrastées par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb, ont été observées au microscope SOPELEM du Laboratoire souterrain.

III - RESULTATS

Le tube séminifère est formé par un canal éjaculateur et un réservoir ou receptaculum seminis, comportant tous deux une partie cuticulaire et un épithélium. S'il est banal au niveau du premier conduit, cet épithélium montre en revanche une différenciation glandulaire plus ou moins étendue au niveau du réservoir. Entre l'épithélium sécréteur du réservoir et la cuticule il existe bien une "chambre palpaire externe" (LOPEZ 1977 a et b) qui reçoit la sécrétion épithéliale.

Nous envisagerons successivement l'ultrastructure de l'épithélium, celle de la partie cuticulaire et enfin les rapports qui unissent ces deux composants.

III.1 - Epithélium du tube séminifère.

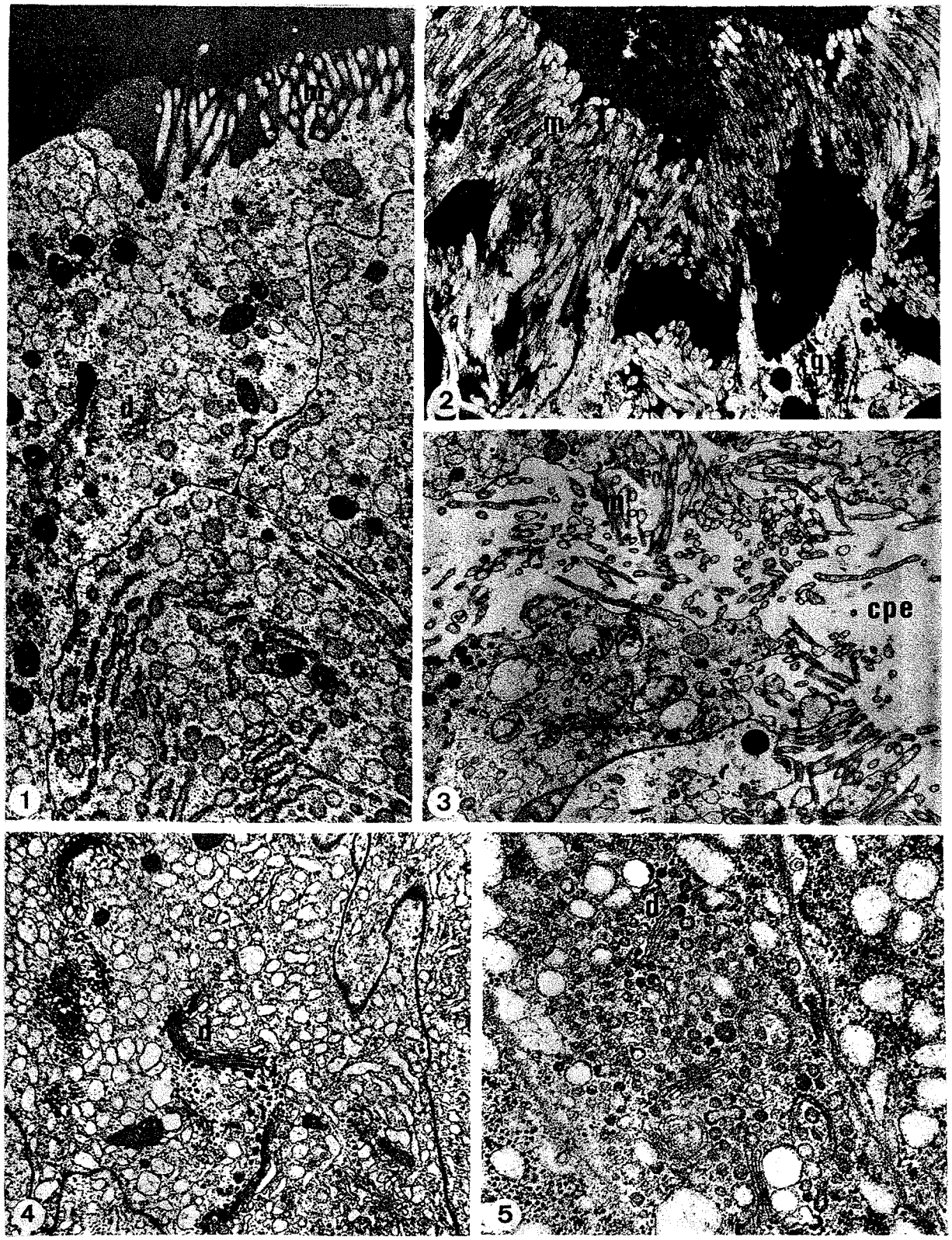
Il s'agit, dans tous les cas, d'un épithélium unistratifié, pouvant être considéré comme une invagination de l'épiderme. Cet épithélium présente un ensemble de caractères généraux, retrouvés chez les 9 espèces d'Araignées.

1°) Au niveau du canal éjaculateur, ses cellules sont banales et à peu près semblables à celles de l'épiderme. Non spécialisées, et toujours dépourvues d'activité glandulaire, elles ont une taille réduite, peu ou pas de microvillosités apicales, des cytoplasmes étroits, pauvres en mitochondries et en éléments du réticulum ; plus ou moins irrégulier, leur noyau renferme des mottes périphériques d'hétérochromatine.

2°) Au niveau du réservoir, les cellules glandulaires sont prismatiques hautes, souvent très sinueuses et engrenées les unes dans les autres par leurs faces latérales. Les pôles externes reposent sur une membrane basale fine les séparant du sinus hémolymphatique palpaire. Les pôles apicaux ou internes sont orientés vers la cuticule et délimitent avec elle la chambre palpaire externe, plus ou moins spacieuse.

L'étendue de la membrane cellulaire est considérablement accrue par la présence d'invaginations basales et de microvillosités apicales, ce qui témoigne d'un très grand pouvoir absorbant. En effet, la partie basale du plasmalemme, se déprime en un ensemble d'invaginations plus ou moins profondes et sinueuses. Ces invaginations découpent le hyaloplasme en compartiments enchevêtrés et de taille variable, rappelant beaucoup les pédicules de podocytes.

Le pôle apical des cellules est hérissé de microvillosités plus ou moins nombreuses, plus ou moins longues et diversement réparties. Elles garnissent la totalité des pôles apicaux sauf chez *Hersilia* (fig. 1) où les zones sans microvilli sont très étendues, et chez *Pholcus* où les microvilli se réunissent en faisceaux ou en éventails sur des apex pédiculisés. Très nombreuses et serrées les unes contre les autres, d'une



Epithélium sécréteur du tube séminifère. Fig. 1 - Hersilia savignyi . Pôles apicaux des cellules dont une partie est frangée de microvillosités ; X = 11 700. Fig. 2 - Argyrodes cognatus . Pôles apicaux des cellules à microvillosités régulières ; X = 11 700. Fig. 3 - Segestria florentina . Disposition irrégulières des microvillosités ; X = 11 700. Fig. 4 - Telema tenella zone golgienne ; X = 11 700. Fig. 5 - Nemesia caementaria . Dictyosomes au sein d'une zone de vésicules ; X = 20 400. cpe = chambre palpaire externe ; d = dictyosome ; g = grains de sécrétions ; m = microvillosités.

longueur voisine de 1700 nm chez *Argyrodes* (fig. 2) elles réalisent la bordure en brosse déjà observée au microscope optique (LOPEZ 1977 b). Elles sont nombreuses, régulières et légèrement flexueuses chez *Nemesia* où les plus longues atteignent 3000 nm. Elles sont également nombreuses chez *Leptoneta* mais y décrivent des sinuosités plus marquées. En revanche, chez *Telema* elles sont moyennement nombreuses et relativement courtes (1200 nm) et chez *Segestria* (fig. 3), elles sont très espacées, diversement orientées et atteignent 2000 nm. Les microvillosités contiennent des microfilaments et sont recouvertes, chez *Leptoneta*, d'un matériel dense rappelant de la glycocalyx.

Le noyau de chaque cellule glandulaire se localise généralement dans son tiers basal. Il est arrondi ou ovoïde, pourvu d'un nucléoplasme finement grenu, d'un nucléole sphérique, d'une hétérochromatine marginale peu abondante et d'une membrane en nette continuité avec le réticulum endoplasmique adjacent. Le hyaloplasme renferme toujours un réticulum endoplasmique développé conférant à l'ensemble de la cellule son aspect "spongieux". Il montre en périphérie des sacs aplatis portant des ribosomes fixés sur toute la surface de leur membrane (réticulum granulaire) et plus au centre, des vésicules dérivant manifestement de cet ergastoplasme. Organites les plus caractéristiques, elles sont arrondies, régulières, pourvues d'une membrane généralement lisse (réticulum dégranulisé) et d'un contenu peu colorable. Elles entrent en rapport avec la membrane nucléaire et l'appareil de Golgi.

Ce dernier se compose de dictyosomes typiques, en piles de sacs incurvés ; ils montrent une face externe ou de formation, à laquelle s'incorporent des éléments du réticulum, une face interne ou de maturation et des bords qui bourgeonnent de petites vésicules rondes. Chez *Hersilia* (fig. 1) et *Argyrodes*, ils sont petits, nombreux et tendent à s'éparpiller dans tout le cytoplasme. Dans le cas de *Telema tenella* (fig. 4), ils ont une taille plus grande et se réunissent au voisinage du noyau pour y dessiner des figures en guirlande ou en anneau (fig. 5). Une concentration analogue a été observée chez *Nemesia caementaria* où les dictyosomes, forment une "aire golgienne" d'aspect spumeux, en s'entourant des innombrables vésicules qu'ils ont émises.

Des grains de sécrétion régulièrement arrondis (sauf chez *Argyrodes*), plus ou moins denses et de taille très variable, se développent à partir des organites précédents. Chez *Segestria*, deux types de grains, les uns osmiophiles et les autres plus clairs, se fondent en une même sécrétion hétérogène. Des mitochondries sont visibles dans tout le hyaloplasme et en particulier, dans ses compartiments basaux ; leur taille et leur forme paraissent assez variables.

A la base des microvilli, on note constamment des images d'endocytose traduisant à ce niveau la capture de substances extracellulaires. Les autres organites visibles sont de très nombreux ribosomes libres siégeant entre les vésicules du réticulum, des microfilaments et enfin, quelques lysosomes.

L'adhérence réciproque des cellules épithéliales et la cohésion de leur ensemble sont assurées, non seulement par les interdigitations, mais aussi par de petits desmosomes subapicaux et des jonctions septées de longueur variable.

III.2 - Partie cuticulaire.

1) La cuticule du canal éjaculateur et de la zone réceptaculaire ne comportant pas un épithélium différencié, présente une ultrastructure qui est à peu près semblable à celle du tégument, si l'on excepte *Telema tenella* où seule l'épicuticule est présente.

2) La paroi chitineuse surmontant l'épithélium glandulaire montre en revanche d'importantes variations qui concernent son épaisseur, sa continuité et la nature des couches constitutives. Il n'est guère possible d'en donner une description générale, tant la structure varie d'une famille à l'autre. Son seul caractère constant est la présence d'une épicuticule, observée chez les 9 espèces d'Araignées. Assez bien conservée malgré son extrême minceur et sa fragilité, elle se compose d'une épicuticule externe, claire, peu contrastée, et d'une épicuticule interne dense, osmiophile. Ces deux couches sont toujours bien reconnaissables, à l'exception peut-être de *Pholcus phalangioides*.

- *Leptoneta microphthalma* (fig. 9 et 14)

Cette araignée souterraine, se distingue des autres espèces étudiées par une épicuticule interne parfois très épaisse. L'épicuticule ne présente pas de pores ; l'endocuticule, de 2 µm d'épaisseur, est composée d'une endocuticule fenestrée et d'une endocuticule fibrillaire (JUBERTHIE-JUPEAU et LOPEZ, 1981).

- *Telema tenella* (fig. 6 et 15)

Chez cette seconde araignée souterraine le réservoir est bordé par un coussinet glandulaire sur une partie seulement de sa surface. En microscopie photonique le coussinet apparaît surmonté d'une "vésicule" où se love le spermatophore. Son épithélium offre un aspect glandulaire classique ; la vésicule correspond en fait à la cuticule du réservoir, dont une grande partie est bordée par un épithélium indifférencié. Remarquable par sa simplicité et son extrême minceur (0,1 µm), la cuticule se réduit à la seule épicuticule, fin liséré sinueux, qui court en ondulant au voisinage des pôles apicaux de cellules et montre l'épicuticule externe, claire, en bordure de la cavité du réservoir, l'épicuticule interne, sombre, du côté de l'épithélium.

L'épicuticule est continue au niveau de l'épithélium indifférencié et présente, comme lui, d'importants replis lorsqu'un spermatophore n'occupe pas la cavité réceptaculaire ; sa couche interne est plus épaisse que l'externe. En revanche, l'épicuticule est discontinue au niveau de l'épithélium glandulaire ; ses couches ont à peu près la même épaisseur, l'interne montrant une osmiophilie accrue. Elle est interrompue par de nombreux pores, réguliers et arrondis comme le prouvent des incidences obliques ou tangentielles. Larges de 100 à 150 nm, ces pores sont espacés de 150 à 800 nm. Au pourtour de chacun d'eux, l'épicuticule externe s'invagine en petit bourrelet saillant dans la chambre palpaire. Une même substance granuleuse occupe uniformément la cavité du receptaculum et l'étroite chambre palpaire externe.

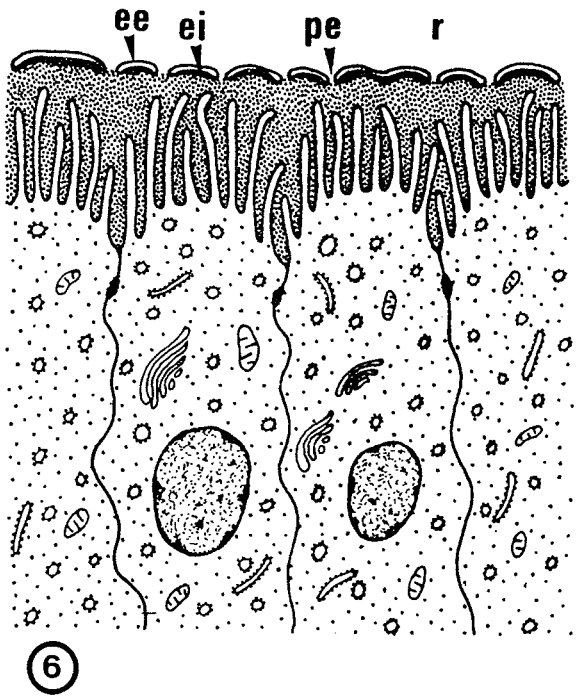
Il est possible que l'une des deux dispositions précédentes, absence de pores (*Leptoneta*) ou présence d'orifices trop étroits pour être perceptibles en microscopie photonique (*Telema*), existe également chez les Liphistiomorphes où KRAUS (1978) n'a pu trouver trace de "pores connectés avec des glandes".

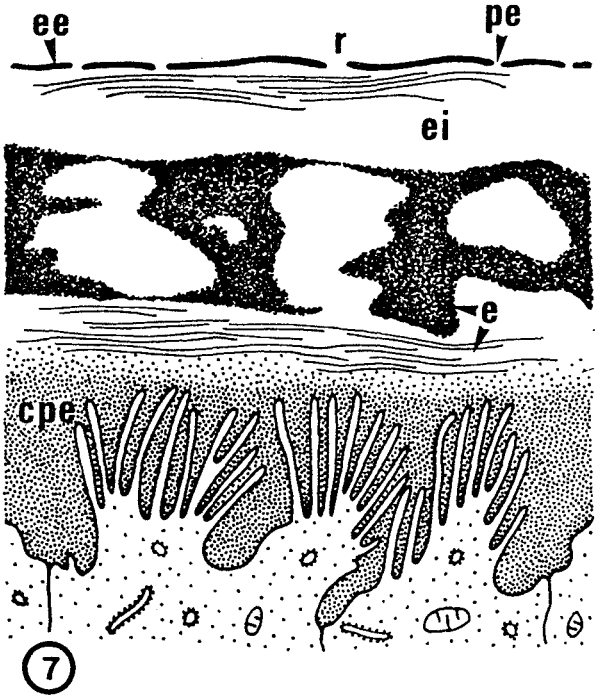
- *Pholcus phalangioides* (fig. 7)

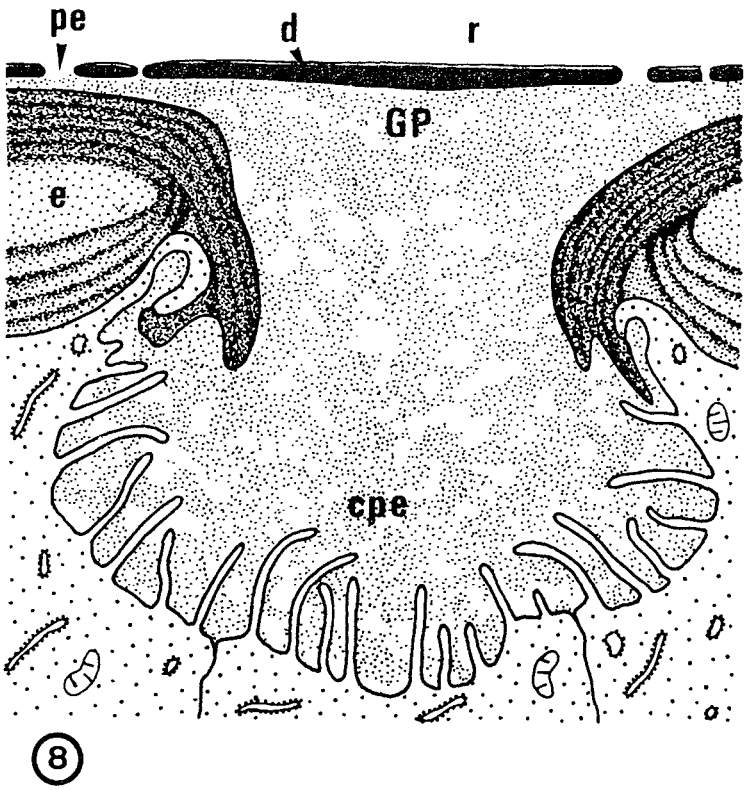
Bien qu'elle soit assez mince (5 µm environ), la cuticule du receptaculum ("diaphragme anhyste", LOPEZ, 1974) est plus complexe que celle de *Telema*. Elle montre successivement une épicuticule externe percée de pores, un espace étroit qu'occupent des "fibrilles" correspondant peut-être à l'épicuticule interne dissociée et la cuticule chitineuse. Cette dernière est formée elle-même par de l'endocuticule fenestrée et de l'endocuticule fibrillaire rappelant celles de *Leptoneta* ; toutefois, les fenestrations sont libres. Sinueuses et irrégulières, elles semblent interrompre toute l'épaisseur de l'endocuticule en des zones limitées.

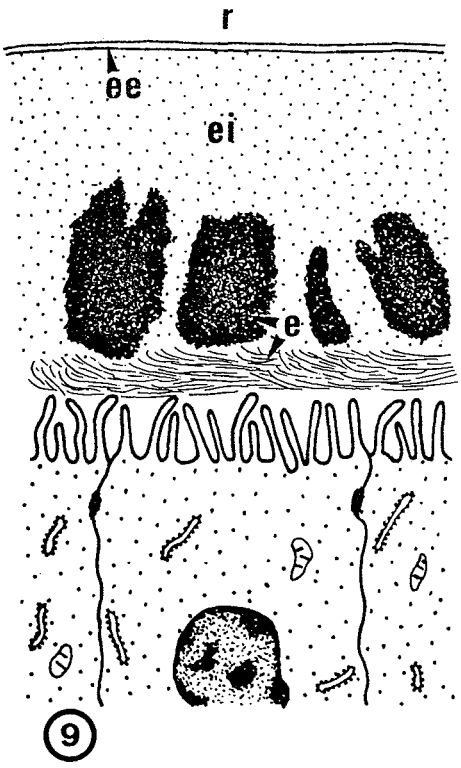
- *Segestria florentina* (fig. 8 et 18)

La cuticule se compose d'une épicuticule plus ou moins épaisse et d'une cuticule chitineuse très développée, l'ensemble atteignant 8 µm d'épaisseur. Dans les coupes histologiques la cuticule montre nettement des "pores arrondis" ; observés d'abord par HARM (1931) chez *Segestria bavarica*, ils ont été décrits par LOPEZ (1977 a) chez *Segestria florentina*. En microscopie électronique, la cuticule chitineuse apparaît également interrompue par de "grands pores" ; mesurant environ 5 à 6 µm de diamètre, ils ont une structure complexe et sont complètement différents des orifices épicuticulaires étudiés chez les autres espèces. Ils semblent bien correspondre aux "pores arrondis" observés en microscopie photonique. Chez *Segestria* la cuticule chitineuse est formée de deux couches bien distinctes, une couche supérieure monostrate, densément fibrillaire (exocuticule) et une couche profonde plus épaisse, stratifiée, assez claire (endocuticule). Chaque grand pore interrompt largement ces 2 couches. Sur son pourtour la couche superficielle s'invagine pour y former un bourrelet









Schémas de la paroi cuticulaire du réservoir du tube séminifère en section perpendiculaire. Fig. 6 - Telema tenella. Fig. 7 - Pholcus phalangioïdes. Fig. 8 - Segestria florentina. Fig. 9 - Leptoneta microphthalma. cpe = chambre palpaire externe ; d = diaphragme épicuticulaire ; e = endocuticule ; ee = épicuticule externe ; ei = épicuticule interne ; GP = grand pore de l'endocuticule ; pe = pore épicuticulaire ; r = réservoir.

circulaire infundibuliforme. Paraissant "serti" dans la couche profonde, ce bourrelet est taillé en biseau sur sa face interne et dédoublé en bobèche sur sa face externe. L'épicuticule recouvre l'ouverture de chaque grand pore à la manière d'un diaphragme ; sur son pourtour elle se sépare progressivement de la cuticule chitineuse. Epaissie au centre du diaphragme, elle est percée de nombreux petits pores dans sa partie périphérique. Une sécrétion hétérogène emplit l'espace situé sous les grands pores et par l'intermédiaire de ceux-ci s'insinue sous le diaphragme. Les petits pores du diaphragme sont équivalents de ceux observés dans l'épicuticule, en particulier chez *Telema*. Il semble que le diaphragme épicuticulaire corresponde au "tube interne" en "chitine bleue" décrit par HARM (1931) et à la "membrane palpaire interne" reconnue par LOPEZ (1977 a et b).

- *Nemesia caementaria* (fig. 10)

La cuticule réceptaculaire de 20 µm d'épaisseur présente des solutions de continuité pariétales complètes.

La cuticule chitineuse (endocuticule et peut-être aussi, exocuticule) d'aspect très rigide, paraît assez peu différente de la cuticule tégumentaire banale. Elle est ajourée, par des fenêtres étroites, allongées, plus ou moins flexueuses et souvent ramifiées qui la traversent en totalité (LOPEZ et JUBERTHIE-JUPEAU, 1982). A chaque fenêtre fait suite un réseau divergent de canalicules épicuticulaires : les uns s'insinuent entre la cuticule chitineuse et l'épicuticule ; les autres traversent cette dernière au niveau de pores pour s'ouvrir dans la cavité du receptaculum, établissant ainsi une liaison directe, bien qu'étroite, entre la chambre palpaire externe et la lumière. Contrairement à ce que nous avions indiqué, ils ne semblent pas s'engager entre les deux couches d'épicuticule, d'ailleurs mal individualisées.

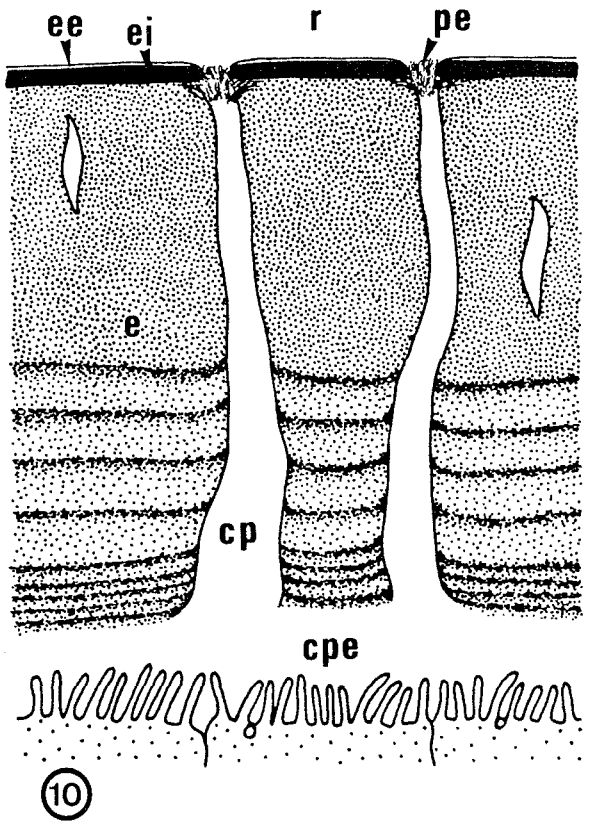
- *Hersilia savignyi* (fig. 11 et 16)

La paroi du receptaculum de 7,5 µm d'épaisseur environ montre une épicuticule typique et une cuticule chitineuse formée d'endocuticule fibrillaire et d'endocuticule fenestrée. Dense aux électrons et d'aspect homogène, cette dernière est ajourée par des fenestrations remarquablement nombreuses, ramifiées et intercommunicantes, lui conférant un aspect en "dentelle". L'épicuticule sus-jacente a une disposition particulière : elle n'est pas uniformément parallèle à la cuticule chitineuse mais se soulève en replis faisant saillie dans la cavité réceptaculaire ; tous inclinés dans un même sens, plus ou moins arqués et correspondant à plusieurs fenestrations, ils ont l'aspect de digitations courbes lorsque le receptaculum est coupé suivant son grand axe. Au niveau de l'apex de chaque repli, la continuité de l'épicuticule est interrompue par un pore qu'occupent des tubules épicuticulaires se disposant en bouquet.

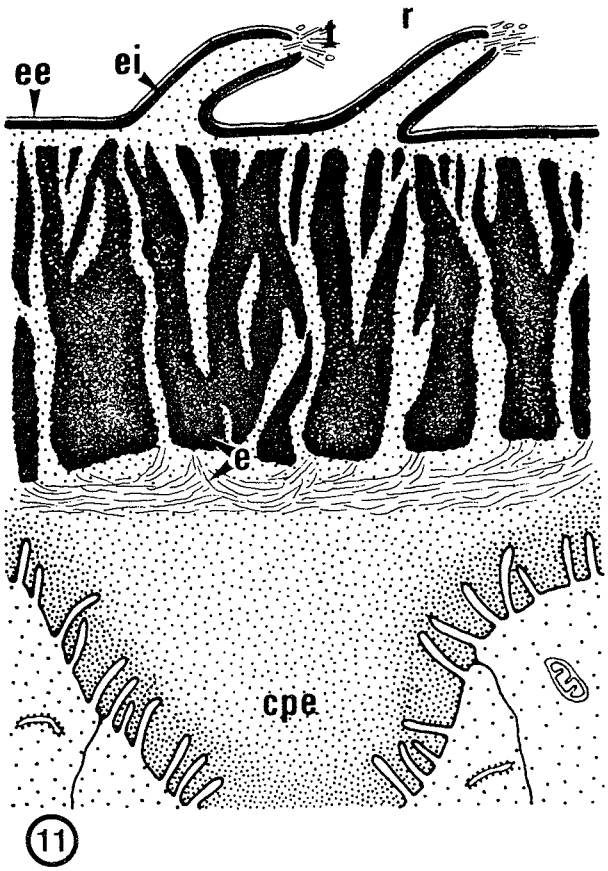
- *Araniella cucurbitina, Argyrodes cognatus* et *Zosis geniculatus* (fig. 12 et 13)

La paroi réceptaculaire, épaisse de 4 µm environ chez *Araniella*, de 10 µm chez *Argyrodes* et un peu inférieure à 14 µm de chez *Zosis* montre toujours de l'épicuticule et de l'endocuticule, chacune d'elles formée par 2 couches différentes. La couche d'endocuticule fibrillaire est plus nette que chez *Hersilia* ; elle correspond vraisemblablement à la membrane palpaire externe vue en microscopie photonique (LOPEZ, 1977 a et b). La couche d'endocuticule homogène, toujours épaisse, est interrompue par des fenestrations (fig. 12, 13 et 17) comme chez *Nemesia* et *Hersilia* : elles sont étroites et allongées, grossièrement parallèles les unes aux autres et de section elliptique dans les coupes tangentielles ou très obliques. Cette forme est responsable des images en "boutonnières" observées dans les préparations histologiques (LOPEZ, 1977 et a et b).

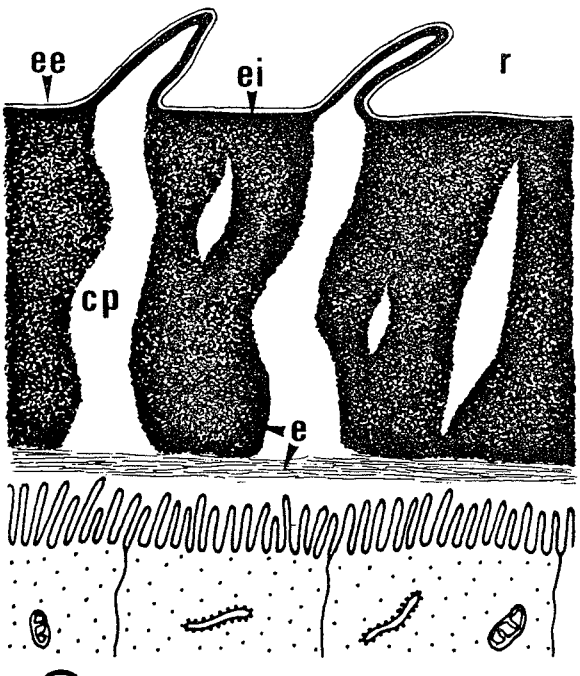
Chez *Argyrodes* (fig. 13) la cuticule fenestrée semble se fragmenter au contact de la couche fibrillaire en série de petits blocs anguleux et plus ou moins effilochés. Chez les trois espèces, comme chez *Hersilia*, l'épicuticule se soulève en replis intra-cavitaires ayant l'aspect de courtes digitations ou de "pendeloques", lorsque le tube séminifère est coupé longitudinalement. Toutefois, chaque digitation semble ne correspondre qu'à une seule fenestration endocuticulaire et de plus elle ne montre aucune solution de continuité. L'épicuticule est donc ininterrompue d'un bout à l'autre



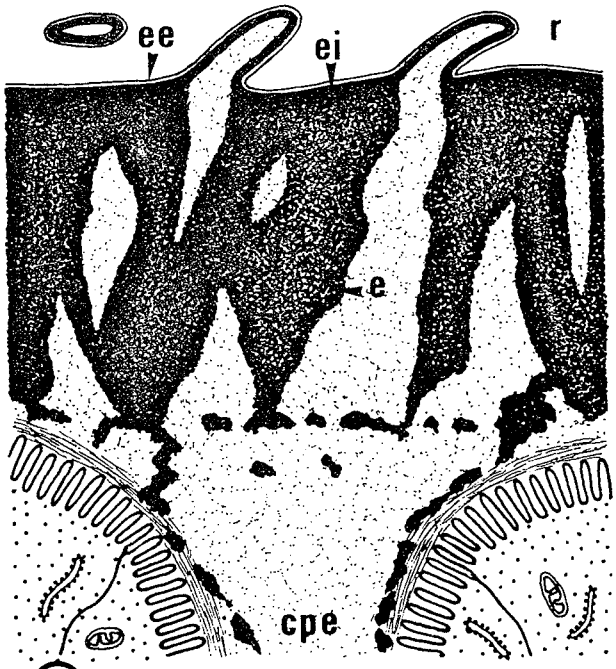
10



11



12



13

Schémas de la paroi cuticulaire du réservoir du tube séminifère en section perpendiculaire. Fig. 10 - Nemesia caementaria. Fig. 11 - Hersilia savignyi. Fig. 12 - Zosis geniculatus et Araniella cucurbitina. Fig. 13 - Argyrodes cognatus. cp = canal poraire ; cpe = chambre palpaire externe ; e = endocuticule, ee = épicuticule externe ; ei = épicuticule interne ; pe = pore épicuticulaire ; r = réservoir ; t = tubules épicuticulaires.

du receptaculum où elle représente la seule barrière séparant réellement sa cavité de la chambre palpaire externe.

III. 3 - Rapports de l'épithélium et de la partie cuticulaire.

1) L'épithélium est continu (*Leptoneta, Telema, Pholcus, Nemesia, Araniella, Zosis*). N'adhérant à la cuticule qu'en bordure de la zone fenestrée ou, tout au moins, différenciée (*Leptoneta*), il se présente comme une membrane plus ou moins plissée, comprise entre le sinus hémolymphatique et la chambre palpaire externe. Cette cavité est donc continue, non compartimentée. Il n'existe aucun rapport entre le nombre des replis épithéliaux, probablement transitoires, et celui des pores ou fenestrations cuticulaires, qui doit être constant.

2) L'épithélium est continu mais forme des culs de sac permanents (*Argyrodes, Hersilia*). Plus ou moins profonds, étroits et sinueux ou globulaires, ces culs de sac ont souvent un aspect d'"acini" en microscopie photonique et peuvent paraitre totalement indépendants de la partie cuticulaire (LOPEZ, 1977 a et b).

Dans le cas d'*Argyrodes*, (fig. 13) chacun d'eux est en rapport avec une expansion de la cuticule : l'endocuticule fibrillaire s'évagine vers la surface du bulbe et parait refouler au-devant d'elle la partie voisine de l'épithélium, ainsi transformée en un volumineux cul de sac. Il est à noter que cette endocuticule fibrillaire entraîne avec elle des lambeaux d'endocuticule fenestrée (partie basale) à disposition plus ou moins réticulée.

Dans le cas d'*Hersilia* (fig. 11), les culs de sac ne paraissent pas liés à des expansions cuticulaires adjacentes. Leur épithélium, qui est extrêmement lâche, se bosselle en poches globuleuses juxtaposées et plus ou moins "pédiculisées". Dans les deux cas, chaque cul de sac est en relation avec plusieurs fenêtres endocuticulaires.

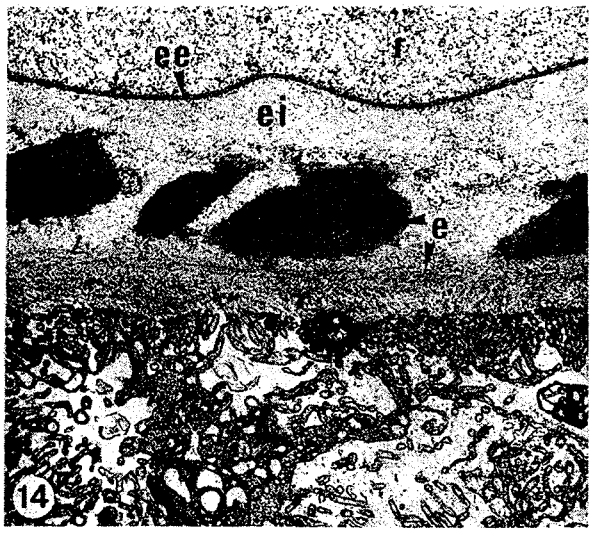
3) L'épithélium est réellement discontinu (*Segestria*). Il forme encore des culs de sac permanents, de forme globuleuse, mais cette fois bien individualisés et séparés les uns des autres. Chacun d'eux entre en rapport très étroit avec la cuticule ; il s'insère isolément au pourtour d'un grand pore (fig. 8), son groupe de cellules épithéliales prenant attache à ce niveau sur l'endocuticule et son bourrelet échancré. Chaque groupe de cellules épithéliales correspond à une "rosette" de HARM (1931). La cavité de chaque poche peut être considérée comme un compartiment de la chambre palpaire externe ; le pore auquel elle s'abouche largement la met en communication directe avec l'espace sous-épicuticulaire et par les petits orifices de l'épicuticule même, avec la cavité du réceptaculum.

IV - DISCUSSION

1 - Au point de vue anatomique, l'étude ultrastructurale confirme en gros les données de recherches histologiques (LOPEZ, 1977 a et b). Dans tous les cas considérés, y compris ceux comportant des images "acineuses" (*Hersilia, Segestria*), nous n'avons

---

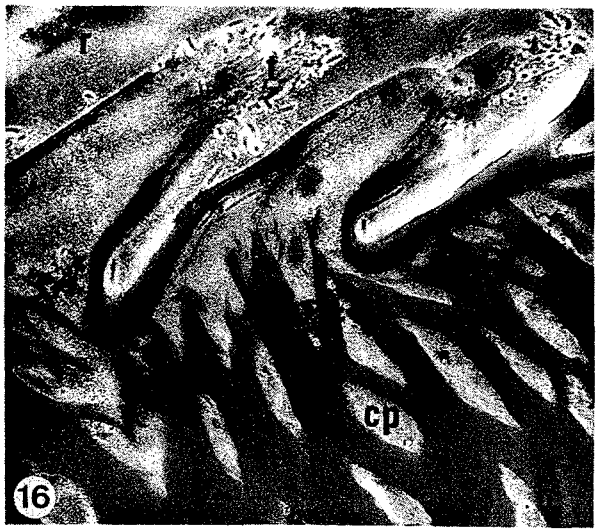
Paroi cuticulaire du réservoir du tube séminifère. Fig. 14 - Leptoneta microphthalma. L'épicuticule continue ne présente pas de pores. X = 11 700. Fig. 15 - Telema tenella. L'épicuticule est nettement fenêtrée du côté glandulaire, continue du côté non sécréteur. X = 32 400. Fig. 16 - Hersilia savignyi. L'épicuticule, décollée de l'endocuticule, est soulevée en pendeloques ouvertes à leur extrémité. X = 17 250. Fig. 17 - Argyrodes cognatus. Les pendeloques de l'épicuticule qui surmontent les canaux poraires ne sont pas ouvertes à l'apex. X = 32 400. Fig. 18 - Segestria florentina. Coupe au niveau d'un "grand pore" de l'endocuticule ; l'épicuticule qui le recouvre à la manière d'un diaphragme est percée de pores dans sa partie périphérique. X = 11 700. cp = canal poraire ; cpe = chambre palpaire externe ; d = diaphragme épicuticulaire ; e = endocuticule ; ee = épicuticule externe ; ei = épicuticule interne ; GP = grand pore de l'endocuticule ; pe = pore épicuticulaire ; r = réservoir ; t = tubules épicuticulaires.



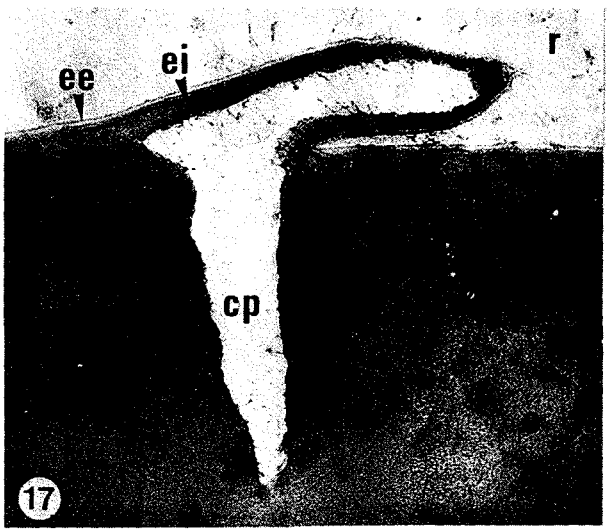
14



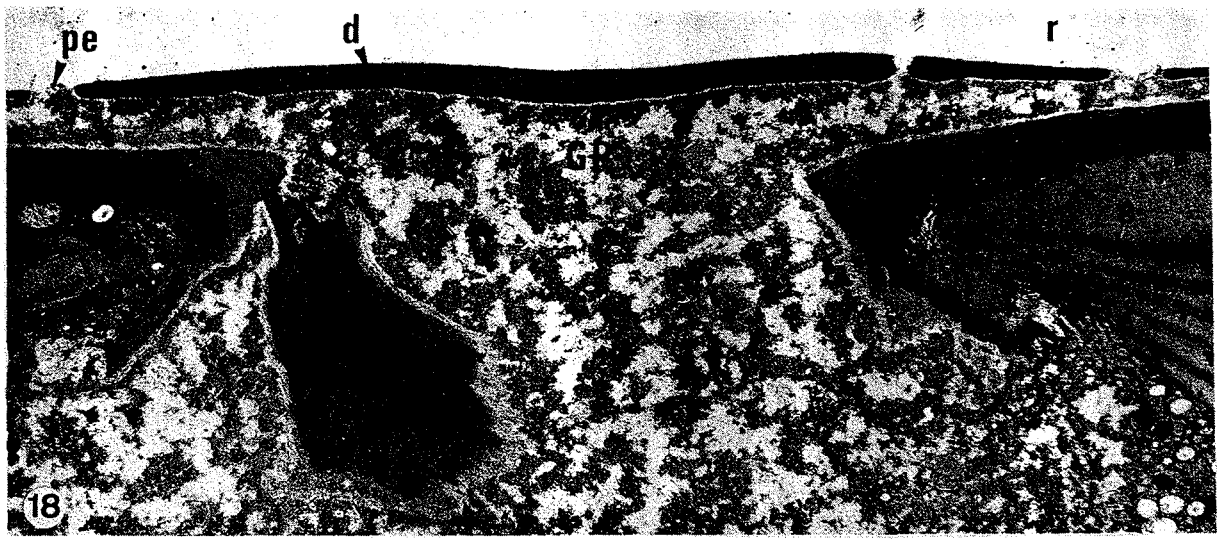
15



16



17



18

jamais noté de formations glandulaires possédant un canalicule excréteur qui lui soit propre. La présence de canaux individuels traversant la paroi chitineuse du receptaculum avait été invoquée lors de descriptions de glandes unicellulaires ou de groupements de cellules glandulaires ("cellules en rosette" de HARM, 1931 ; "glandes en grappe" de HARM, 1934 ; "glandes vésiculaires" de LAMORAL, 1973) ; elle doit être éliminée définitivement. La chambre palpaire externe existe réellement. Située entre la partie chitineuse du réservoir et l'apex de ses cellules épithéliales, elle peut être assimilée à l'espace qui, chez les Arthropodes, sépare les microvilli épidermiques du revêtement chitineux sus-jacent et n'en est que l'exagération, parfois considérable.

L'épithélium est indiscutablement glandulaire, dans la partie différenciée, comme en témoigne sa richesse en grains de sécrétion, dictyosomes et éléments du réticulum ; ses cellules peuvent être rattachées à la classe I, que NOIROT et QUENNEDEY (1974) ont définie dans leur étude sur les glandes épidermiques d'Insectes. Il est également absorbant comme le prouvent la présence du microvilli et de replis cellulaires basaux et l'importance du phénomène d'endocytose. Les fenestrations de la cuticule chitineuse observées dans la plupart des espèces sont, sans aucun doute, des pores-canaux, canaux poraires ou canalicules porifères (WIGGLESWORTH, 1948 ; GRASSE, 1975) dont ils présentent le trajet, la forme et la terminaison. Bien que nous n'ayons pas suivi leur formation chez des mâles subadultes, il semble bien que ces orifices aient pu correspondre à des microvillosités épithéliales autour desquelles se sont déposées, comme chez les Insectes, des fibrilles de chitine enrobées par des protéines (NEVILLE et LUKE, 1969). Certaines images de transition observées dans la cuticule au pourtour de sa zone fenestrée, apportent une preuve de cette origine. Les pores-canaux ne contiennent pas de filament axial. Ils sont donc perméables et permettent ainsi la libre circulation du matériel fluide qu'ont sécrété les cellules épithéliales.

Les pores épicuticulaires observés chez *Nemesia* correspondent aux ouvertures de canaux épicuticulaires, eux-mêmes en continuité avec les canaux poraires de la cuticule chitineuse ; ces canaux épicuticulaires renferment un lacis de filaments. Il est possible que chez *Hersilia* les pores observés à l'apex des replis épicuticulaires soient également les ouvertures de canaux épicuticulaires correspondant chacun à plusieurs canaux poraires. Dans ce cas la lumière des canaux épicuticulaires serait occupée, non par des filaments, mais par des tubules épicuticulaires dépassant largement l'ouverture du canal.

2 - Au point de vue physiologique, l'étude ultrastructurale permet une meilleure compréhension du fonctionnement palpaire. Elle montre que la cuticule du receptaculum joue un rôle dans les déplacements de son contenu, rôle que l'un de nous avait déjà entrevu (LOPEZ, 1977 b).

On sait aujourd'hui que le phénomène complexe de la "transmission spermatique" (GERHARDT et KAESTNER, 1938) met surtout en jeu le tube séminifère du bulbe, empli de gamètes mâles au cours de l'induction et vidé de ces mêmes gamètes lors de l'éjaculation. WAGNER (1886) attribuait cette dernière à un passage de sang dans la cavité du tube, au travers de pores pariétaux qu'il appelait "meati sanguinis". Depuis, plusieurs auteurs l'ont imputée à la sécrétion de glandes palpaires, sécrétion qui traverserait la paroi chitineuse pour chasser le sperme (OSTERLOH, 1922 ; HARM, 1931 ; COOKE, 1966), soit en le diluant au passage, soit en le refoulant devant elle, comme un "piston de machine à vapeur" (LAMORAL, 1973).

Le mécanisme de l'induction était considéré, soit comme un phénomène de capillarité (MILLOT, 1949 ; LAMORAL, 1973 ; FOELIX, 1982), le tube séminifère faisant office de "pipette", soit comme une réabsorption de sécrétion. Mais les auteurs qui avaient envisagé cette deuxième hypothèse (HARM, 1931 ; COOKE, 1966) ne s'y attardaient guère, la jugeant peu acceptable (HARM) ou "pure conjecture qu'il faudrait vérifier expérimentalement" (COOKE).

Le déclanchement de la sécrétion glandulaire ne parait pas dû à la pression sanguine, comme le pensait OSTERLOH (1922) mais à un facteur hormonal (COOKE, 1966 ; LAMORAL, 1973). La pression hydrostatique de l'hémolymphe entrainerait

seulement le passage du matériel sécrété à travers les orifices pariétaux.

L'étude ultrastructurale ne peut confirmer le rôle d'une hormone. Elle permet en revanche de comprendre le mécanisme de l'éjaculation et de l'induction, mécanisme actif reposant sur une mobilisation de liquide et mettant en jeu, d'une part les cellules de l'épithélium glandulaire, d'autre part la cuticule même et en particulier l'épicuticule qui doit jouer un rôle important dans le fonctionnement du réservoir.

L'épithélium secrète et absorbe du "liquide moteur", dont il assure les déplacements. Dans le processus de sécrétion, le liquide est soustrait au sinus hémolymphatique par les replis du pôle basal, en présence des mitochondries ; ses protéines sont synthétisées par le réticulum endoplasmique et concentrées dans les dictyosomes où elles s'associeraient à des glucides ; les mucosubstances ainsi formées sont responsables d'une forte positivité à l'APS observée dans les coupes histologiques de l'épithélium. Les grains de sécrétion cheminent vers le pôle apical et y sont libérés dans la chambre palpaire externe, entre les microvilli. Un matériel fluide emplit constamment cette cavité. Lors de l'éjaculation, il doit être produit très rapidement et avec une abondance d'autant plus grande que l'épithélium est plus riche en culs de sac et recessus. Lors de l'induction, il doit être résorbé massivement au niveau des pôles apicaux, son absorbtion étant assurée par diffusion à travers la membrane plasmique des microvillosités et aussi, par une endocytose très active. Passant dans le hyaloplasme, il pourrait gagner ensuite les cavités du réticulum et le sinus hémolymphatique sous-jacent.

En ce qui concerne la paroi cuticulaire, nous devons opposer deux cas bien distincts : celui où elle est ininterrompue et celui où elle présente des solutions de continuité soit dans l'épicuticule, soit dans la cuticule chitineuse, soit enfin dans ces deux formations. Chez *Leptoneta* l'absence d'orifices pariétaux empêche que la sécrétion épithéliale pénètre dans la cavité du tube séminifère, à partir de la chambre palpaire externe. Ainsi que nous l'avons déjà supposé, pour l'éjaculation (JUBERTHIE-JUPEAU et LOPEZ, 1981), ce liquide traverserait l'endocuticule fibrillaire pour imbiber l'épicuticule interne, son accumulation y étant favorisée par une texture très lâche. Il s'ensuit que cette dernière couche, brusquement épaissie, refoulerait l'épicuticule externe au-dessus d'elle, réduisant ainsi le calibre du réservoir et en chassant son contenu spermatique. L'induction procèderait d'un mécanisme inverse, la "reprise" du liquide par l'épithélium entrainant un brusque amincissement pariétal, une dépression intra-cavitaire et l'ascension consécutive du sperme.

La présence d'orifices pariétaux favorise une circulation liquidienne active, plus ou moins libre suivant que ces orifices sont complets (épicuticule perforée) ou incomplets (épicuticule continue).

Dans le premier cas (*Telema*, *Pholcus*, *Nemesia*, *Segestria*, *Hersilia*), les discontinuités de l'épicuticule permettent un passage direct du liquide. Empruntant ces voies préformées, il migrerait de la chambre palpaire externe dans la cavité du réservoir; il provoquerait l'éjaculation en pénétrant directement dans la lumière et aussi, en refoulant l'épicuticule pour réduire d'autant le calibre du receptaculum. Un phénomène inverse se produirait à l'induction.

Dans le deuxième cas (*Zosis*, *Araniella*, *Argyrodes*), l'absence de pores épicuticulaires s'oppose au libre passage du liquide dans la cavité réceptaculaire. Il est vraisemblable qu'émis en abondance, ce même liquide peut refouler les replis de l'épicuticule en emplissant tout l'espace en cul de sac que ménage chacun d'eux avec la cuticule chitineuse. L'ensemble des replis, devenus ainsi turgescents, provoquerait dans la lumière une hyperpression entrainant à son tour l'éjaculation.

Hersilia, où il existe à la fois des replis et des perforations de l'épicuticule représente un cas complexe. Il peut exister un passage direct du liquide comme nous l'avons signalé et peut-être aussi une augmentation de volume des replis cuticulaires.

Quoiqu'il en soit, l'augmentation de pression endiguée par les parties rigides (ou non perforées comme chez *Telema*) du réservoir, a pour résultat final l'expulsion en masse du sperme qui y était contenu. Inversement la "reprise" du liquide par

l'épithélium s'accompagne d'un collapsus épicuticulaire et dans tous les cas, d'une chute de la pression intra-cavitaire. Cette dépression active explique mieux l'ascension du sperme dans le réceptaculum que d'hypothétiques "forces capillaires" dont l'existence était admise sans contrôle jusque dans des ouvrages très récents (FOELIX, 1982).

Il ressort de notre étude que le transfert du sperme fait intervenir un jeu subtil de pressions et dépressions engendrées dans le tube séminifère par les déplacements de la sécrétion épithéliale.

Selon toutes apparences, le rôle de la sécrétion épithéliale est donc mécanique. Il est toutefois possible aussi que dans les cas où elle envahit la lumière, cette sécrétion dilue le sperme, le fluidifie et joue en outre un rôle lubrificateur pendant l'accouplement : ainsi, chez *Telema*, la circulation liquidienne que n'entrave aucun obstacle serait en rapport avec l'existence d'un volumineux spermatophore dont elle faciliterait le déplacement. Une fonction nutritive des gamètes nous paraît peu probable car ces derniers sont entourés d'une épaisse coque protéinique isolante. Leur survie dans le tube séminifère, parfois remarquablement longue comme dans le genre *Mastophora* (LOPEZ, STOWE et BONARIC, 1985), doit plutôt être inhérente à leur structure même.

3) Au point de vue systématique, nous avons noté que des différences souvent considérables se manifestent dans l'ultrastructure du tube séminifère entre les 9 espèces étudiées comparativement. Malgré les difficultés techniques entraînées par sa recherche, cette ultrastructure peut apporter une aide complémentaire non négligeable dans l'établissement ultérieur d'une classification plus cohérente, au même titre que la structure fine du tégument et de ses poils, normaux et spécialisés (LEHTINEN, 1975). Les caractères ultrastructuraux d'Araignées sont moins affectés par l'adaptation à l'environnement que les caractères "macromorphologiques" (LEHTINEN, 1978) ; ils paraissent spécialement utiles pour définir les taxons au niveau familial, plus rarement générique. La cuticule imperforée de *Leptoneta*, la présence de la seule épicuticule de *Telema*, les pores complexes et les poches épithéliales de *Segestria*, les pseudo-acini d'*Hersilia* et les culs de sac d'*Argyrodes* doivent être caractéristiques de leurs familles (Leptonetidae, Telemidae, Segestriidae, Hersiliidae) ou même de leur genre respectif (*Argyrodes*) car l'aspect histologique présenté par le tube séminifère de genres ou espèces voisins appartenant à ces mêmes groupes taxonomiques, laisse présager une ultrastructure semblable, par extrapolation.

4 - Au point de vue phylogénique, il semble bien exister une relation entre l'ultrastructure du tube séminifère et certains groupements familiaux, considérés souvent comme trop artificiels : Cribellates et Ecribellates et surtout, Haplogynes et Entélégynes.

En ce qui concerne les Cribellates, représentés seulement par *Zosis geniculatus* et les Araneoidea Ecribellates, par *Araniella* et *Argyrodes*, l'existence de replis épicuticulaires peut être considérée comme un nouveau caractère homologue ou synapomorphique.

Chez les Haplogynes (*Telema*, *Leptoneta*, *Pholcus*, *Segestria*), le bulbe du mâle est dépourvu d'haematodocha ; il montre en général une simplification parallèle de la paroi réceptaculaire, sa cuticule étant réduite à la seule épicuticule (*Telema*), dépourvue de perforations (*Leptoneta*), ajourée par de larges pores (*Segestria*) ou formée de couches assez peu différenciées (*Pholcus*).

Chez les Entélégynes, le bulbe copulateur du mâle est pourvu d'une haematodocha gonflable. La cuticule de son receptaculum est épaisse, rigide et ajourée par des fenestrations transversales ; elle comporte surtout une épicuticule continue.

Chez les Haplogynes, la simplification de la cuticule réceptaculaire pourrait être mise en parallèle avec celle des voies génitales femelles. De même, chez les Entélégynes, les caractères particuliers de cette même cuticule permettent de supposer que la pression qu'elle assure en cours d'éjaculation surmonte les résistances de voies génitales femelles souvent très complexes. Comme l'ont souligné VAN HELSDINGEN (1973) et KRAUS (1975), l'étude anatomique conjointe des genitalia mâles et femelles

serait fort utile, non seulement pour mieux comprendre les rapports des organes copulateurs pendant l'accouplement, mais aussi pour rechercher des parentés éventuelles entre familles d'Araignées.

RESUME

Le tube séminifère des Araignées mâles a été étudié au microscope électronique à transmission dans 9 familles différentes. Son épithélium présente des caractères ultrastructuraux assez constants : épithélium simple, festonné et formant parfois des diverticules, riche en microvillosités apicales, dictyosomes et réticulum endoplasmique. En revanche, sa paroi cuticulaire montre des variations marquées portant sur la nature, l'épaisseur et la continuité de ses couches. Elle est complètement fenestrée dans le cas des Telemidae, Segestriidae, Pholcidae, Ctenizidae et Hersiliidae tandis que la fenestration n'affecte que la cuticule chitineuse et respecte l'épicuticule dans celui des Uloboridae, Araneidae, Theridiidae et Leptonetidae.

SUMMARY

The receptaculum seminis of male Spiders was studied with a transmission electron microscope in nine different families. Its epithelium shows rather constant ultrastructural features : it is a scalloped epithelium, sometimes forming diverticula, abundantly provided with apical microvilli, dictyosoma and endoplasmic reticulum. On the other hand, the cuticular wall exhibits conspicuous variations concerning the nature, depth and continuity of its layers. This wall is fully fenestrated in Telemidae, Segestriidae, Pholcidae, Ctenizidae and Hersiliidae whereas fenestration appears only in the chitinous cuticle and spare the epicuticle in Uloboridae, Araneidae, Theridiidae and Leptonetidae.

BIBLIOGRAPHIE

BERTKAU, P. - 1884 - Zur Kenntnis der Funktion der einzelnen Teile an den Tastern der Spinnenmännchen. Verh. naturh. ver. preuss. Rhein., 41, p. 359-363.

COOKE, J. A. L. - 1966 - Synopsis of the structure and function of the genitalia in Dysdera crocata (Aranea, Dysderidae). Senck. biol., 47, 1, p. 35-43.

FOELIX, R. F. - 1982 - Biology of Spiders. Harward Univ. Press (Cambridge and London).

GERHARDT, V. et A. KAESTNER - 1938 - Aranae. In Kükenthal W. und T. Krumbach, Handb. der Zool., 3 (2), p. 394-656, Berlin und Liepzig.

GRASSE, P. P. - 1975 - "Insectes : Epiderme et cuticule" in Traité de Zoologie Grassé dir., Masson (Paris), VIII, III, p. 1-31.

HARM, M. - 1931 - Beiträge zur Kenntnis des Baues, der Funktion und der Entwicklung des akzessorichen Kopulationsorgans von Segestria bavarica C. L. Koch. Zeits. Morph. Ökol. Tiere, 22, 4, p. 629-670.

HARM, M. - 1934 - Bau, Function und Entwicklung des akzessorischen Kopulationsorgans von Evarcha marcgravi Scop. Zeits. Wiss. Zool., 146, p. 123-134.

HELSDINGEN, P. J. van - 1973 - The functioning of genitalia as a useful taxonomic character. C. R. 5e Congr. intern. Arachnol., Brno 1971, p. 123-128.

JUBERTHIE-JUPEAU, L. et A. LOPEZ - 1981 - Structure et ultrastructure du tube séminifère chez Leptoneta microphthalma Simon, 1872 (Araneae, Leptonetidae). Rev. Arachnol., 3, 2, p. 65-73.

KRAUS, O. - 1975 - Phylogeny and Systematics of Higher taxa in Spiders : open problems and present approach. C. R. 6e Congr. intern. Arachnol.,

Amsterdam, p. 7-11.
KRAUS, O. - 1978 - Liphistius and the Evolution of Spider genitalia. Symp. zool. Soc. Lond., 42, p. 235-254.
LAMORAL, B. H. - 1973 - On the morphology, anatomy, histology and function of the tarsal organ on the pedipalpi of Palystes castaneus (Sparassidae, Araneida). Ann. Natal Mus., 21, 3, p. 609-648.
LEHTINEN, P. T. - 1975 - Notes on the phylogenetic classification of Aranea. C. R. 6e Congr. intern. Arachnol., Amsterdam, 1974, p. 26-29.
LEHTINEN, P. T. - 1978 - Definition and Limitation of Supraspecific Taxa in Spiders. Symp. zool. Soc. Lond., n°42, p. 255-271.
LOPEZ, A. - 1974 - Structure et ultrastructure de l'organe palpaire mâle chez Pholcus phalangioides (Fuessl.) (Aranéides, Pholcidae). C. R. Acad. Sci. Paris, 278, D, p. 1373-1376.
LOPEZ, A. - 1977 a - Contribution à l'étude des caractères sexuels somatiques chez les mâles des Aranéides. Thèse Doct. ès Sci. (Juin 1977, Montpellier).
LOPEZ, A. 1977 b - Le tube séminifère des Araignées mâles ; quelques précisions sur sa structure microscopique. Rev. Arachnol., 1, 1, p. 1-7.
LOPEZ, A. et L. JUBERTHIE-JUPEAU - 1982 - Structure et ultrastructure du bulbe copulateur chez la Mygale Nemesia caementaria (Latr., 1798) (Araneae, Ctenizidae). Bull. Soc. Et. Sci. nat., Béziers, N.S, VIII, 49 (1980-1981), p. 12-19.
LOPEZ, A. et M. EMERIT - 1985 - Wendilgarda mustelina arnouxi n.ssp. et la glande labio-sternale des Theridiosomatidae (Araneae). VIII Coll. Arachnol., Moulis, 1984. Mém. Biospéol., XII., p. 67-77.
LOPEZ, A., STOWE, M. K. et J. C. BONARIC - 1985 - Anatomie interne de l'"Araignée à bolas" nord-américaine Mastophora cornigera (Hentz, 1850) (Araneae : Araneidae) après sa sortie du cocon. VIII Coll. Arachnol., Moulis, 1984. P.S.A, n°8, p. 1-9.
MILLOT, J. - 1949 - "Ordre des Aranéides". In Traité de Zoologie, P.P. Grassé, Masson (Paris), VI, p. 589-743.
NEVILLE, A. C. et B. M. LUKE - 1969 - Molecular architecture of adult locust cuticle at the electron microscope level. Tissue and Cell, 1, p. 355-366.
NOIROT, C. et A. QUENNEDEY - 1974 - Fine structure of Insect epidermal Glands. Ann. Rev. Entom., 19, p. 61-80.
OSTERLOH, A. - 1922 - Beitrage zur Kenntnis des Kopulations-apparates einiger Spinnen. Zeits. Wiss. Zool., 119, p. 326-421.
SZOMBATHY, K. - 1915 - Uber Bau und Funktion der männlichen Kopulations-organe bei Agalena und Mygale. Ann. histor-nat Mus. nat. Hung., 13, p. 252-276.
WAGNER, W. - 1886 - Entwicklung und Bau der Kopulationsorgane bei den Araneiden. Izw. imp. obtch. Moskow Ouniw, 50, p. 206-236.
WIGGLESWORTH, V. B. - 1948 - The Insect cuticle as a living system. Disc. Faraday Soc., 3, p. 172-177.