

JEAN-CLAUDE BONARIC

## LA RÉGULATION HORMONALE DES PHÉNOMÈNES DE MUE ET DE DIAPAUSE HIVERNALE CHEZ LES ARAIGNÉES

**Riassunto** — *La regolazione ormonale della muta e della diapausa invernale nei ragani.* La determinazione neuroendocrina dei fenomeni di muta e di diapausa invernale vengono per la prima volta documentati in un ragno (*Pisaura mirabilis* Cl.). Dapprima sono state precisate le nozioni sul ciclo vitale e su quello tegumentario, successivamente è stato possibile, per mezzo della tecnica dei dosaggi radioimmunologici, rivelare la presenza di ecdisteroidi a partire da estratti di ninfe e mettere in evidenza le fluttuazioni del tasso ormonale endogeno durante il ciclo di muta. L'azione degli ecdisoni come ormoni della muta è stata definita sperimentalmente. Il complesso neuroendocrino retrocerebrale, gli organi neuroemali come anche le ghiandole della muta sono state studiate a livello ultrastrutturale. Viene ritenuta probabile la loro implicazione nel controllo ormonale dei fenomeni di muta e di diapausa.

**Résumé** — Le déterminisme neuroendocrinien des phénomènes de mue et de diapause hivernale a été établi pour la première fois chez une Araignée (*Pisaura mirabilis* Cl.). Dans un premier temps, les notions de cycle vital et de cycle tegumentaire ont été précisées. La technique des dosages radioimmunologiques a permis ensuite de déceler la présence d'ecdystéroïdes à partir d'extraits de nymphes et de mettre en évidence des fluctuations du taux hormonal endogène au cours du cycle de mue. L'action des ecdysones en tant qu'hormones de mue a été définie expérimentalement. Le complexe neuroendocrine rétro-cérébral, les organes neurohémaux ainsi que la glande de mue ont fait l'objet d'une étude ultrastructurale et leur implication probable dans le contrôle hormonal des phénomènes de mue et de diapause a été proposée.

**Summary** — *The hormonal regulation of the molting and winter diapause phenomenas in Spiders.* The neuroendocrine determinism of the molting and winter diapause phenomenas has been established for the first time in a Spider (*Pisaura mirabilis* Cl.). At first, the notions of life and tegumentary cycles were specified. After that, it has been possible by radioimmunoassays to test the presence of ecdysteroids from nymph extracts and to reveal fluctuations of endogen hormonal level during the molting cycle. The action of ecdysones in so far as molting hormones has been experimentally defined. The retrocerebral neuroendocrine complex, the neurohemal organs as well as the molting gland have been studied by an ultrastructural research and their implication in the hormonal control of the diapause and molting phenomenas has been purposed.

**Key words** — Endocrinology, Arachnids, Molting cycle, Winter diapause.

Les progrès réalisés au cours de ces dernières années dans le domaine de l'endocrinologie des Invertébrés ont été considérables; la publication récente d'ouvrages généraux ou de mises au point témoigne de la richesse de nos connaissances sur ce sujet et souligne la diversité des groupes abordés (TOMBES, 1970; SLAMA *et coll.*, 1974; *Colloque international C.N.R.S.*, 1976; HIGHNAM et HILL, 1977; DURCHON et JOLY, 1978; HOFFMANN, 1980; SEHNAL *et coll.*, 1980).

Parmi les Arthropodes, les Insectes et les Crustacés constituent les classes les mieux étudiées; les résultats ont atteint dans ces groupes un haut degré de précision. Par contre, la place tenue par les Chélicérates et plus particulièrement par les Arachnides en matière de physiologie hormonale demeure très discrète. Cela semble essentiellement lié aux difficultés d'élevage et d'approche expérimentale qui caractérisent ce matériel biologique de prime abord peu propice à l'application de techniques couramment utilisées en physiologie expérimentale.

La plupart des travaux d'endocrinologie publiés jusqu'à ce jour sur les Araignées, groupe auquel nous nous limiterons dans cet article, est orientée vers l'étude de la régulation neuro-endocrine des phénomènes de mue. L'essentiel des résultats actuellement connus, s'adresse à l'espèce *Pisaura mirabilis* (Clerck, 1758).

#### CYCLE VITAL DE L'ARAIGNÉE *Pisaura mirabilis*

Cette espèce commune, à vaste répartition paléarctique, est strictement annuelle dans le sud de la France. Dans la nature, son cycle vital est étroitement lié aux fluctuations climatiques saisonnières: sa croissance est interrompue durant quelques mois par une diapause hivernale, véritable adaptation écophysiological des animaux aux conditions défavorables du milieu (Fig. 1).

Dans la région méditerranéenne, les Pisaures mâles atteignent leur maturité sexuelle au cours de la première quinzaine du mois d'avril, alors que la majorité des femelles sont adultes en fin avril-début mai. L'accouplement a lieu au cours du mois de mai ou au début mois de juin. Le développement postembryonnaire débute à l'intérieur du cocon par la période larvaire qui, selon HOLM (1940), VACHON (1957) et LEGENDRE (1958, 1959) comprend chez les Pisaurides trois stades séparés chacun par une mue, soit deux stades prélarvaires (PL. 1 et PL. 2) et un stade larvaire (L.). La larve, après une nouvelle exuviation, donne la première « nymphe » (terme proposé par VACHON, 1953) qui quitte le cocon au cours du mois de juin.

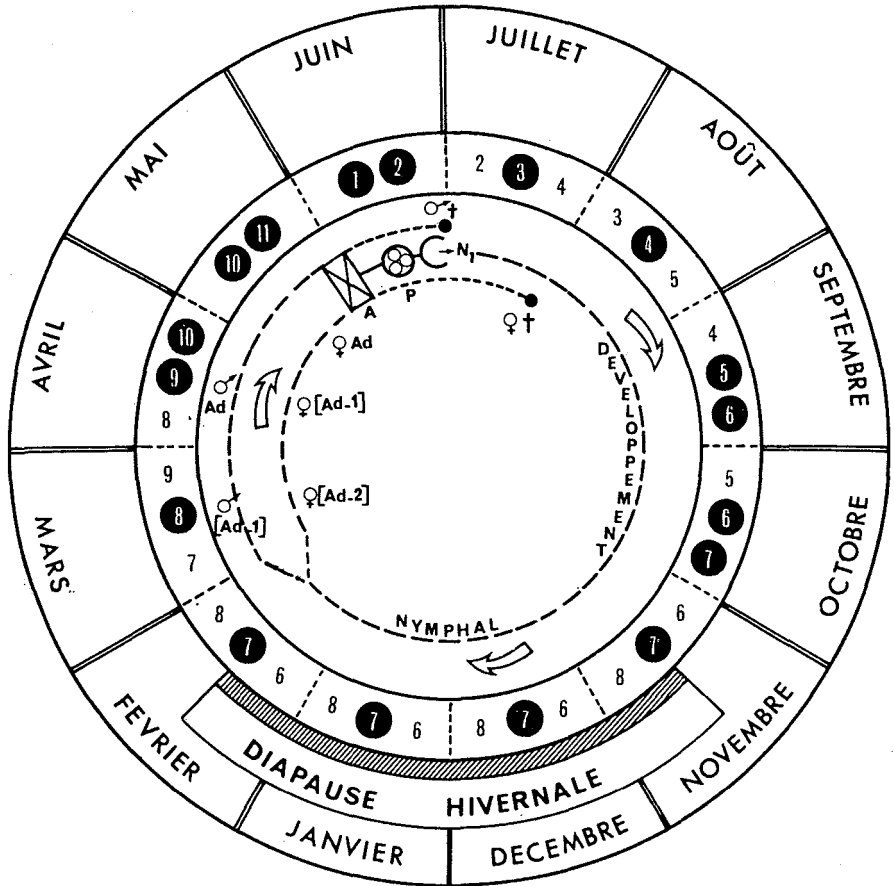


Fig. 1 - Représentation schématique du cycle vital de l'Araignée *Pisaura mirabilis* (région méditerranéenne).

Le cycle complet de développement est représenté dans la partie centrale; les numéros placés dans la couronne intermédiaire correspondent au rang des stades nymphaux évalué au cours de l'année 1978-1979 (à titre d'exemple). Les stades dominants sont inscrits en blanc sur fond noir.

A: accouplement; P: ponte; N1: première nymphe;  
Ad: adulte.

La croissance se poursuit, sans interruption prolongée jusqu'en octobre-novembre; à ce moment là, les nymphes ont déjà atteint les stades nymphaux 6-7. Dès novembre, on assiste à un ralentissement du développement et à une réduction du rythme des mues; cette période d'hibernation se poursuit environ jusqu'à la mi-février. Les stades nymphaux 7 et 8 constituent les classes d'âge prédominantes durant la saison hivernale. Avec le retour des

conditions favorables, les nymphes reprennent un développement rapide et après 2, 3 ou quelquefois 4 exuviations, atteignent le stade adulte.

Les mâles adultes de *Pisaure* disparaissent vers la fin du mois de juin, alors que les femelles adultes, dotées d'un instinct maternel poussé, assurent les soins de leur progéniture durant les premiers stades nymphaux; les femelles peuvent survivre jusqu'au mois d'août, les deux générations successives se chevauchent ainsi durant quelques mois.

## NOTIONS DE CYCLE DE MUE ET DE CYCLE CUTICULAIRE

Qu'entend-on par phénomènes de mue?

Les phénomènes de mue correspondent à l'ensemble des changements morphologiques, physiologiques voire éthologiques qui se manifestent périodiquement au cours du développement postembryonnaire de l'Araignée. Ces modifications liées au rejet de l'ancienne cuticule et à l'élaboration du nouveau tégument permettent la croissance des animaux à la suite de la rupture de l'enveloppe chitinisée pratiquement inextensible dans certaines zones du tégument.

Le développement des Araignées est découpé en une succession de cycles de mue séparés par un évènement ponctuel qui correspond au rejet de l'ancienne cuticule, l'ecdysis (mue ou exuviation) (Fig. 2). Chaque période d'intermue, définie comme l'intervalle de temps compris entre deux mues successives, représente un stade prélarvaire, larvaire ou nymphal selon la phase de développement considérée.

Chez les Araignées, le découpage de chaque cycle de mue en stades d'intermue (stades A, B, C et D), impossible à partir de critères morphologiques facilement identifiables a été effectué grâce à une étude de l'évolution structurale et ultrastructurale des couches tégumentaires.

La chronologie des évènements cuticulaires qui jalonnent le cycle de mue et les principales caractéristiques de chaque stade d'intermue se résument ainsi:

- *stade d'intermue A* (durée: 12 à 24 heures; évaluation pour le stade nymphal 8, dans des conditions standard d'élevage - BONARIC, 1974):
  - début de sécrétion de la nouvelle endocuticule;
  - consistance molle des couches cuticulaires pré-ecdysiales;
  - développement pigmentaire;
  - jeûne physiologique;

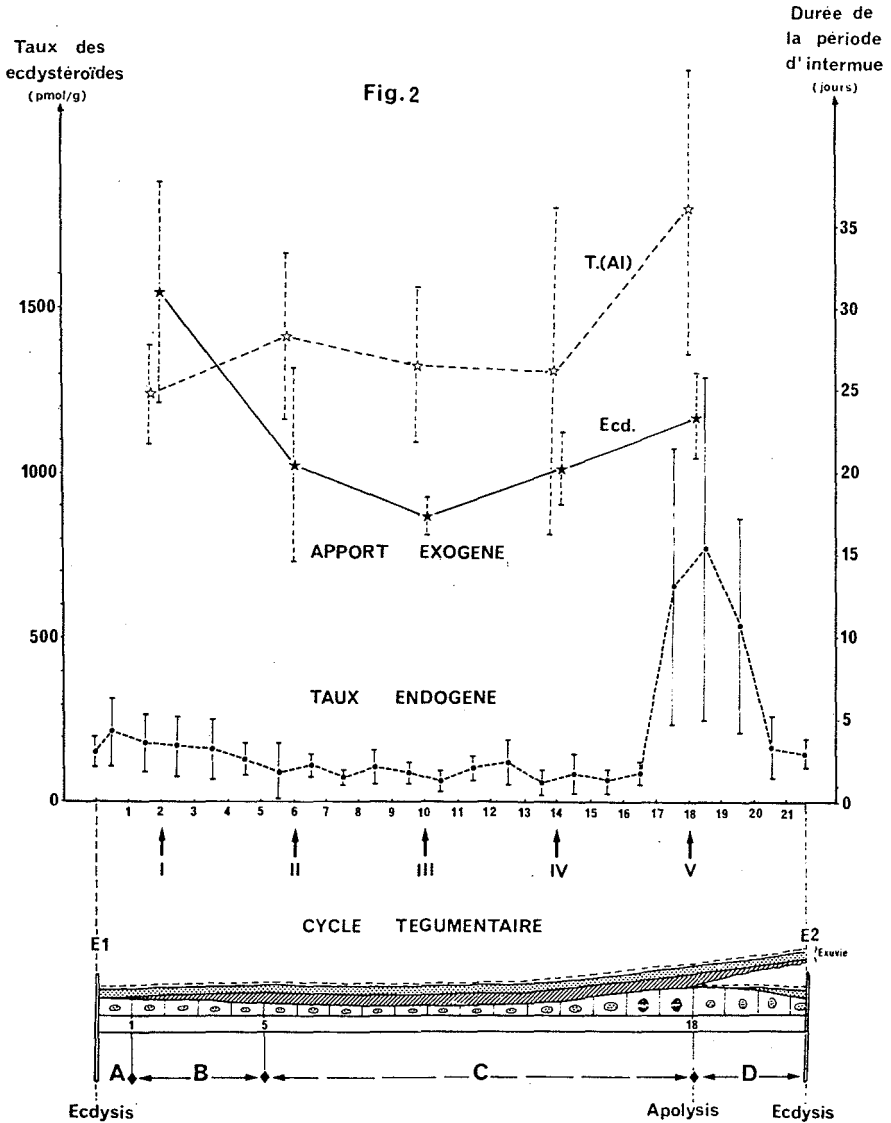


Fig. 2 - Ecdysones et cycle de mue chez l'Araignée *Pisaura mirabilis*.

— Taux des ecdystéroïdes endogènes: ces taux sont exprimés en picomoles par gramme de poids frais (stade nymphal 8).

— Action d'un apport d'ecdystérolone exogène sur la durée de la période d'intermue.

I, II, III, IV, V: Place des injections.

Les témoins T (A1) qui ont reçu une injection alcoolique, permettent d'apprécier l'action de la solution hormonale (Ecd.) sur la durée du cycle de mue.

Les écarts types sont figurés pour chaque valeur par un trait vertical.

— Cycle tégumentaire (stade nymphal 8).

A, B, C, D: stades d'intermue (durée exprimée en jours).

- *stade d'intermue B* (durée 3 à 4 jours):
  - sécrétion progressive de l'endocuticule;
  - durcissement des couches cuticulaires néoformées;
  - reprise de l'alimentation;
- *stade d'intermue C* (durée: 13 jours).
 

Stade de stabilité cuticulaire, l'endocuticule étant totalement sécrétée à la fin du stade B. Le terme de « stabilité cuticulaire » a été préféré à celui de « repos tégumentaire » employé par BROWNING, 1942:

  - alimentation normale;
  - crise mitotique des cellules épidermiques et épaissement de l'assise épidermique durant la seconde période de ce stade;
  - remaniements cellulaires liés aux phénomènes de pré-apolyse;
- *stade d'intermue D* (durée: 3 jours 1/2):
  - l'apolyse ou décollement cuticulaire marque le début de ce stade;
  - sécrétion du liquide exuvial et des couches cuticulaires précédysiales (épicuticule puis exocuticule);
  - lyse des couches internes de l'endocuticule;
  - jeûne physiologique au cours des deux derniers jours qui précèdent l'exuviation.

*Ecdysis*: Evènement ponctuel (1/2 heure) marqué par le rejet de l'ancienne cuticule ou exuvie, cette dernière étant remplacée par la cuticule néoformée partiellement élaborée.

Le cycle de mue, tel qu'il a été délimité scinde en deux, le cycle de sécrétion cuticulaire qui débute au moment du décollement endocuticulaire ou apolyse au sens de JENKIN et HINTON (1966) et se poursuit durant une partie du cycle de mue suivant.

#### RÉGULATION HORMONALE DES PHÉNOMÈNES DE MUE

Le contrôle neuroendocrine et endocrine des phénomènes de mue lors de l'activation de l'assise épidermique et de l'induction des synthèses des protéines cuticulaires a fait l'objet de recherches récentes chez *Pisaura mirabilis* (BONARIC, 1980).

#### Ecdysones et cycle de mue

##### *Dosage des ecdystéroïdes endogènes*

Les ecdysones, hormones de mue des Arthropodes, ont été mises en évidence pour la première fois dans la classe des Arachnides, chez l'Araignée *Pisaura mirabilis* (BONARIC et DE REGGI, 1977).

Les ecdystéroïdes endogènes ont été détectés à partir des extraits totaux de nymphes par des dosages radioimmunologiques effectués selon la technique préconisée par DE REGGI *et coll.* (1975). La présence des ecdystéroïdes chez les Arachnides a été confirmée ensuite par BELBECQUE *et coll.* (1978) chez l'Acarien *Amblyomma hebraeum* par radioimmunologie et par chromatographie en phase gazeuse combinée avec la spectrométrie de masse.

Chez les nymphes 8 de *Pisaura*, les ecdystéroïdes sont représentés en quantité variable mais toujours dosable pendant toute la durée du cycle de mue (Fig. 2).

Le taux hormonal, faible au moment de l'exuviation (environ 150 pmol./g), augmente légèrement jusqu'au 4ème jour de la période d'intermue puis se stabilise autour de 100 pmol./g jusqu'au 17ème jour. Un pic important culmine en moyenne à 775 pmol./g au cours du dernier quart de l'intermue.

Le couplage de la chromatographie sur couche mince avec les dosages radioimmunologiques pratiqués sur chacune des fractions séparées par chromatographie permet de préciser la nature de ce pic hormonal, qui correspond essentiellement à de l'ecdystérone ( $\beta$ -ecdysone).

Le taux des ecdystéroïdes chute ensuite brutalement à la fin de la période de prémue pour atteindre au moment de l'ecdysis les valeurs faibles signalées précédemment.

Au cours du cycle cuticulaire, il existe une relation entre les fluctuations du taux endogène des ecdystéroïdes et l'évolution des couches cuticulaires. Les synthèses pré-ecdysiales, qui correspondent à la sécrétion de l'épicuticule et de l'exocuticule, s'effectuent dans un environnement hormonal riche en ecdystéroïdes (Fig. 2). L'induction de l'apolyse pourrait également être liée à la hausse du taux des ecdysones. Ces corrélations concordent avec les données connues chez les Insectes *Tenebrio molitor* (DELBECQUE *et coll.*, 1978) et *Manduca sexta* (SEDLAK et GILBERT, 1979).

#### *Action des ecdysones exogènes*

Expérimentalement, l'équilibre hormonal des nymphes de Pisaires peut être perturbé par l'introduction d'ecdystérone exogène (BONARIC, 1976; 1977 a, b). L'action des apports hormonaux sur les phénomènes de mue s'exprime différemment selon le stade d'intermue au cours duquel est pratiquée l'inoculation. Des solutions d'ecdystérone à concentration préalablement ajustée (50  $\mu$ g/g), injectées durant le stade d'intermue C, lorsque le taux des ecdystéroïdes endogènes est faible, induisent précocement les phénomènes préparatoires à la mue et l'ecdysis lui-même, raccourcissant ainsi significativement la durée de la période d'intermue (Fig. 2).

D'une manière générale, ces résultats qui confirment le rôle des ecdysones et tant qu'hormones de mue, sont à rapprocher de ceux qui ont été publiés à ce sujet chez d'autres Arthropodes (LAFONT, 1974; VERNET, 1976; MAISSIAT, 1978).

Toutefois, l'exuviation ne semble pouvoir s'effectuer convenablement que si le taux hormonal est bas; elle est différée ou anormale lorsque ce taux hormonal est maintenu artificiellement élevé.

## Régulation endocrine et neuroendocrine des phénomènes de mue

### Rôle endocrine de la glande de mue

D'après les travaux effectués sur *Pisaura mirabilis* (BONARIC et JUBERTHIE, 1979; BONARIC, 1980), la glande de mue, « tissu endocrine » de MILLOT, présente des attributs ultrastructuraux caractéristiques des tissus stéroïdogènes et une activité sécrétoire cyclique au cours des périodes d'intermue successives. La synchronisation entre l'intense vacuolisation des cellules endocrines de glande de mue et l'accroissement important du taux des ecdystéroïdes endogènes durant le dernier tiers de l'intermue nymphal conduit à considérer la glande de mue des Araignées comme la principale formation endocrine responsable de la sécrétion d'ecdysone ou d'un précurseur immédiat de cette hormone.

Si les Arachnides se comportent comme les autres Arthropodes (Insectes et Crustacés), ce qui n'est pas forcément le cas, le cholestérol, précurseur des ecdysones, ne serait pas synthétisé dans la glande de mue mais seulement transformé en  $\alpha$ -ecdysone à son niveau. L'absence d'enzymes de stéroïdogénèse chez l'Acarien *Dermacentor andersoni* révélée par MAROUN et KAMAL (1976) semble renforcer cette thèse. Le cholestérol récupéré à partir de la nourriture, franchit la barrière digestive et s'associe à des protéines hémolymphatiques selon des modalités voisines de celles que GILBERT et CHINO (1974) ont décrites chez les Insectes. Sous cette forme, le cholestérol serait transporté dans le milieu intérieur jusqu'à la glande de mue, siège de la biosynthèse d'une prohormone de mue.

L' $\alpha$ -ecdysone par action directe ou après hydroxylation en ecdystérone peut agir sur l'effecteur tégumentaire. Comme chez les Insectes (CARUELLE *et coll.*, 1978), l'activité différentielle de l' $\alpha$  et de la  $\beta$ -ecdysone sur les cellules tégumentaires pourrait être mise en relation avec les phases chronologiques du cycle de mue. La phase de pré-apolyse, les périodes de multiplication et de différenciation cellulaires pourraient être sous la dépendance de l' $\alpha$ -ecdysone, la sécrétion cuticulaire étant sous le contrôle de l'ecdystérone.



### *Contrôle neuroendocrine de l'activité de la glande de mue*

L'activité cyclique de la glande de mue est commandée par les centres régulateurs neuroendocrines par l'intermédiaire de la voie neuroendocrine rétrocébrale (décrite chez *Pisaura mirabilis* par BONARIC *et coll.*, 1980).

Certaines cellules neurosécrétrices cérébrales, appartenant essentiellement aux îlots pairs de cellules neurosécrétrices protocérébrales aborales, excitées par des stimuli d'origine interne (proprioception) ou externe (facteurs climatiques) produisent des neurosécrétions. Ces neurohormones transitent par voie axonale dans le neuropile jusqu'à deux nerfs rétrocébraux (nerfs principaux des organes de Schneider 1 selon LEGENDRE, 1959), en direction d'organes neurohémaux (« tropfenkomplex » de Kuhne). A ce niveau, les neurosécrétions sont libérées par exocytose dans le sinus sanguin; une de ces neurohormones (hormone activatrice de la mue M.A.H.) déclencherait l'activation des cellules endocrines de la glande de mue.

Les premiers organes de Schneider, accolés sur le trajet des nerfs principaux sont composés de cellules sécrétrices munies d'un prolongement de type axonal qui aboutit également dans l'organe neurohémal. L'activité protéosynthétique des O. Sch. 1 pourrait expliquer la reprise d'activité de la glande de mue. Comme c'est le cas pour les cellules intrinsèques des corpora cardiaca des Insectes (CAZAL, 1971), les sécrétions produites par les cellules sécrétrices des O. Sch. 1, qui sont des homologues fonctionnels, interviendraient dans la régulation de phénomènes physiologiques divers.

Cependant, en l'état actuel de nos connaissances et en raison des difficultés d'intervention directe (ablations, greffes), la part à attribuer aux O. Sch. 1 dans le contrôle des phénomènes de mue chez les Araignées ne peut être précisée.

Les données obtenues par les études ultrastructurales, les résultats des expérimentations et des dosages hormonaux, permettent de présenter pour la première fois chez les Arachnides, un schéma hypothétique de la régulation neuroendocrine et endocrine des phénomènes de mue (Fig. 3). L'existence chez les Arachnides d'une dualité hormonale du type ecdysone-hormone juvénile telle qu'elle existe chez les Insectes reste à démontrer.

#### *Diapause hivernale et cas pathologiques*

Les phénomènes de mue peuvent être bloqués, soit naturellement dans le cas de la diapause hivernale, soit pathologiquement chez des individus infectés par des microorganismes (rickettsies ou virus). Les hypothèses proposées peuvent être étayées par l'étude des perturbations enregistrées aux différents niveaux dans ces conditions particulières.

Dans les deux cas, l'examen ultrastructural de la glande de mue témoigne d'une activité sécrétoire réduite semblable à celle qui caractérise les animaux sains et actifs au cours de la première moitié du cycle de mue.

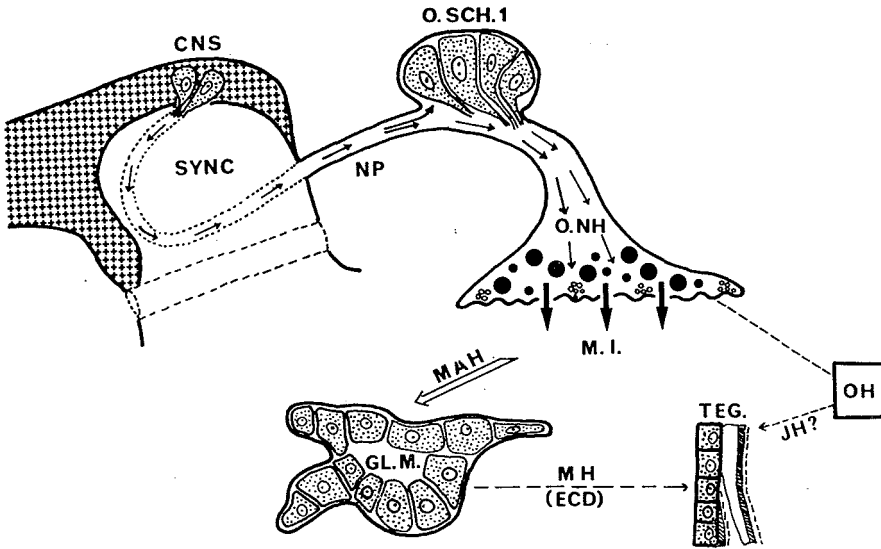


Fig. 3 - Schéma hypothétique de la régulation neuroendocrine et endocrine des phénomènes de mue chez l'Araignée *Pisaura mirabilis*.

C.N.S.: cellules neurosécrétrices; ECD: ecdysones; GL.M.: glande de mue; J.H.: hormone juvénile; M.H.: hormone de mue; M.I.: milieu intérieur; N.P.: nerf principal des O. Sch. 1; O.H.: organe hypothétique (à rechercher); O. Nh.: organe neurohémal; O. Sch. 1: premier organe de Schneider; SYNC: syncébron; TEG: tégument.

(Les flèches indiquent le trajet des hormones).

Cette réduction d'activité s'accompagne d'un stockage important des neurosécrétions dans les formations neurohémales, probablement lié à un blocage de la libération des sécrétions. En l'absence de neurohormones, l'activité de la glande de mue serait temporairement (animaux diapausants) ou définitivement (cas pathologiques) réduite à un niveau basal. Par conséquent, la déficience en ecdystéroïdes circulants, constatée par des dosages radioimmunologiques, ne permettrait par le déclenchement et la poursuite des phénomènes de mue.

Les résultats obtenus par les dosages des ecdystéroïdes, l'apport expérimental d'ecdystérone puis les études structurales et ultrastructurales des formations neuroendocrines et endocrines montrent que du point de vue endocrinologique, les phénomènes de mue et de diapause dépendent des mêmes mécanismes neurohumoraux (BONARIC, 1980).

Les résultats des recherches qui viennent d'être exposés ainsi que les perspectives qu'ils suscitent ont un intérêt qui déborde le cadre des Arachnides. Ces recherches s'intègrent dans le contexte plus général de l'endocrinologie des Arthropodes. Il n'est donc pas étonnant de découvrir entre les diverses classes d'Arthropodes des points communs tels que la

présence des ecdysones ou des similitudes concernant la voie neuroendocrine protocéphalique. Cette voie semble jouer, chez les Araignées comme chez les Insectes et les Crustacés un rôle important dans la régulation des grandes fonctions physiologiques parmi lesquelles viennent se placer les phénomènes de mue.

## BIBLIOGRAPHIE

- BONARIC J.C. (1974) - Le développement post-embryonnaire de *Pisaura mirabilis* Cl. (Araneae - Pisauridae). *C.R. Acad. Sci., Paris*, **278**, 3227-3230.
- 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. (1977a) - Action de l'ecdystérone sur la réduction de durée de la période d'intermue chez *Pisaura mirabilis* Cl. (Araneae, Pisauridae): détermination de l'effet optimal par inoculation de concentrations croissantes. *Arch. Zool. exp. gén.*, **118**, 43-51.
- BONARIC J.C. (1977b) - 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. (1980) - Contribution à l'étude de la biologie du développement chez l'Araignée *Pisaura mirabilis* (Clerck, 1758). Approche physiologique des phénomènes de mue et de diapause hivernale. *Thèse Doct. Sci. Nat.*, Montpellier, 282 p.
- BONARIC J.C., DE REGGI M. (1977) - Changes in ecdysone levels in the Spider *Pisaura mirabilis* nymphs (Araneae, Pisauridae). *Experientia*, **33**, 1664-1665.
- BONARIC J.C., JUBERTHIE C. (1979) - La glande de mue des Araignées. Etude structurale et ultrastructurale de cette formation endocrine chez *Pisaura mirabilis* Cl. (Araneae, Pisauridae). *En: C.R. Vème Coll. Arachnol. express. franç.*, Barcelone 1979, *Ediciones Universidad de Barcelone*, 1980, pp. 21-30.
- BONARIC J.C., JUBERTHIE C., LEGENDRE R. (1980) - Le système neuroendocrine rétro-cérébral et les formations neurohémales des Araignées. *Bull. Soc. Zool., France*, **105**, 101-108.
- BROWNING H.C. (1942) - The integument and moult cycle of *Tegenaria atrica* (Araneae). *Proc. Roy. Soc.*, London, **131**, 65-86.
- CARUELLE J.P., CASSIER P., JOULIE-DELORME C. (1978) - Activités sécrétrices et remaniements cellulaires du tégument larvaire de *Schistocerca gregaria* Forsk: action des ecdysones in vitro, relations doses-effets. *Ann. Sci. nat. Zool.*, **20**, 53-78.
- CAZAL M. (1971) - Les corpora cardiaca chez *Locusta migratoria* L. et leurs fonctions. *Thèse Doct. Sci. Nat.*, Montpellier, 192 pp.
- Colloque International du C.N.R.S. (1976) - Actualités sur les hormones d'invertébrés. *C.N.R.S. Ed., Paris*, 514 pp.
- DELBECQUE J.P., DIEHL P.A., O'CONNOR J.D. (1978) - Présence of ecdysone and ecdysterone in the Tick *Amblyomma hebraeum* Koch. *Experientia*, **34**, 1379-1380.
- DELBECQUE J.P., HIRN M., DELACHAMBRE J., DE REGGI M. (1978) - Cuticular cycle and

- molting hormone levels during the metamorphosis of *Tenebrio molitor* (Insecta, Coleoptera). *Dev. Biol.* **64**, 11-30.
- DE REGGI M., HIRN M., DELAAGE M. (1975) - Radioimmunoassay of ecdysone an application to *Drosophila* larvae and pupae. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, **66**, 1307-1315.
- DURCHON M., JOLY P. (1978) - L'endocrinologie des Invertébrés. *Le Biologiste, P.U.F., Paris*, 235 pp.
- GILBERT L.I., CHINO H. (1974) - Transport of lipids in Insects. *J. Lip. Res.*, **15**, 439-456.
- HIGHNAM K.C., HILL L. (1977) - The comparative endocrinology of the Invertebrates. *Edward Arnold Ed., London*, 357 pp.
- HOFFMANN J.A. (1980) - Progress in ecdysone research. *Elsevier, Amsterdam*, 491 pp.
- HOLM A. (1940) - Studien über die Entwicklung und Entwicklungsbiologie der Spinnen. *Zool. Bid. Uppsala*, **19**, 1-214.
- JENKIN P.M., HINTON H.E. (1966) - Apolysis in Arthropod moulting cycles. *Nature*, **211**, 871.
- LAFONT R. (1974) - Les ecdysones, hormones stéroïdes et leur mode d'action. *Publ. Lab. Zool. E.N.S.*, **2**, 21-109.
- LEGENDRE R. (1958) - Contribution à l'étude du développement embryonnaire des Araignées. *Bull. Soc. zool. France*, **83**, 60-75.
- LEGENDRE R. (1959) - Contribution à l'étude du système nerveux des Aranéides. *Ann. Sci. nat. Zool.*, **1**, 339-473.
- MAISSIAT J. (1978) - Contribution à l'étude de la mue et du rôle de l'hormone de mue dans divers processus physiologiques: vitellogenèse, régénération chez les Crustacés Isopodes. *Thèse Doct. Sci. Nat., Poitiers*, 455 pp.
- MAROUN N.A., 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.
- SEDLAK B.J., GILBERT L.I. (1979) - Correlations between epidermal cell structure and endogenous hormone titers during the fifth larval instar of the tobacco hornworm, *Manduca sexta*. *Tiss. Cell.*, **11**, 643-653.
- SEHNAL F., ZABZA A., MENN J.J., CYMOROWSKI B. (1980) - Regulation of Insect development and behaviour. *Wroclaw Technical University, Wroclaw*, 1000 pp.
- SLAMA K., ROMANUK M., SORM F. (1974) - Insect hormones and bioanalogues. *Springer Verlag, Wien*, 477 pp.
- TOMBES A.S. (1970) - An introduction to invertebrate endocrinology. *Academic Press., London*, 217 pp.
- VACHON M. (1953) - Commentaires à propos de la distinction des stades et des phases du développement post-embryonnaire chez les Aranéides. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **25**, 294-297.
- VACHON M. (1957) - Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire des Araignées. Première note - Généralités et nomenclature des stades. *Bull. Soc. zool. France*, **82**, 337-354.
- VERNET G. (1976) - Données actuelles sur le déterminisme de la mue chez les Crustacés. *Année biol.*, **15**, 155-188.