

Les glandes gnathocoxales des *Leptoneta* (Araneae: Leptonetidae structure, ultrastructure et intérêt systématique

ANDRE LOPEZ¹ — LYSIANE JUBERTHIE-JUPEAU²
CARLES RIBERA³

Résumé

Après une revue histologique générale des glandes maxillaires «sexuelles» et «classiques» chez diverses espèces de *Leptoneta* ibériques et françaises, ces organes font l'objet d'une étude électromicroscopique (M. é. à transmission) chez *Leptoneta microphtalma*. Elle montre l'existence d'unités glandulaires dont la structure fondamentale rappelle celle d'autres organes d'Arthropodes.

L'originalité que les glandes maxillaires confèrent aux gnathocoxes des *Leptoneta* représente un caractère systématique nouveau et très important pour ce genre l'Araignées.

Resumen

Después de una revisión histológica general de las glándulas maxilares en varias especies de *Leptoneta* ibéricas y francesas, estos órganos son objeto de investigaciones electromicroscópicas (*Leptoneta microphtalma*). Demuestran la existencia de unidades glandulares cuya estructura fundamental recuerda la de otros órganos de Artrópodos.

La originalidad que conceden las glándulas maxilares a las gnathocoxas de *Leptoneta* constituye un nuevo carácter sistemático, muy importante para este género de arañas.

Summary

After a general histological revision of the maxillary glands in several species of iberian and french *Leptoneta*, these organs are matter of electromicroscopy research in *Leptoneta microphtalma*. The existence of glandular units is shown. Their structure resembles the one of other organs of arthropods.

These maxillary glands located in the gnathocoxae of *Leptoneta*, constitute a new systematic character which is very important for this genus of spiders.

Il est aujourd'hui démontré que certaines familles d'Araignées présentent un dimorphisme sexuel «salivaire» rappelant celui des Insectes Mécoptères (LOPEZ, 1977).

Ce dimorphisme concerne des glandes gnathocoxales particulières n'existant que chez les mâles et intervenant, semble-t-il, lors de la copulation. Ces glandes ont été d'abord décrites, sous le nom de «glandes à grains éosinophiles», dans la famille des Araneidae sensu lato, Millot (LEGENDRE et LOPEZ, 1974). L'un de nous les appela par la suite «glandes sexuelles» (LOPEZ, 1977),

(1) Laboratoire de Zoologie, Université des Sciences et des Techniques, Place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cédex.

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

(3) Departamento de Zoología, Facultad de Biología, Universidad de Barcelona, Barcelona-7.

afin d'en mieux souligner l'appartenance au sexe mâle qui détermine leur apparition. Elles s'opposent aux glandes «salivaires» gnathocoxales, existant chez toutes les Araignées et devenues classiques depuis le travail bien connu de LEGENDRE (1953) chez *Tegenaria*. Les glandes gnathocoxales sexuelles ne sont pas propres aux Erigonidae, Linyphiidae et Araneidae car elles existent aussi, dans le genre *Leptoneta*, sous une forme histologique différente.

Cette forme a été décrite surtout chez *Leptoneta microphthalmma* (LOPEZ et EMERIT, 1978) et, plus brièvement, chez *Leptoneta infuscata minos* (LOPEZ, RIBERA et al., 1978). Elle nous a paru assez remarquable pour en poursuivre systématiquement la recherche chez le plus grand nombre possible d'espèces. Ce travail a donné matière à une partie de la présente note; il montre que le dimorphisme sexuel gnathocoxal des Leptonètes est constant et immuable. Les lames maxillaires du mâle renferment à la fois des glandes sexuelles et des glandes salivaires classiques, ces dernières étant seules présentes dans les gnathocoxes femelles. A la revue histologique, nous avons associé une étude ultrastructurale des deux types de glandes chez *Leptoneta microphthalmma*. Elle prouve qu'il existe entr'eux une parenté indéniable, malgré quelques différences importantes; elle paraît bien être aussi la première étude des glandes salivaires d'Araignées en microscopie électronique.

MATERIEL ET TECHNIQUES

Notre étude des glandes gnathocoxales a porté sur 12 espèces et sous-espèces de Leptonètes ibériques et françaises. Leur liste est établie suivant l'origine géographique, depuis le sud de l'Espagne, jusqu'à l'est du littoral français méditerranéen.

Leptoneta comasi Ribera: espèce intéressante, la dernière décrite dans le genre (RIBERA, 1978), provenant de la Caverna del Puerto à Calasparra (Murcia).

Leptoneta infuscata iberica Fage: Cueva del Mas de l'Avenc (Traiguera, Castellón).

Leptoneta jeanneli Simon: Grotte de Gargas (Hautes Pyrénées).

Leptoneta microphthalmma Simon: Grottes de Lestelas (Ariège) et de l'Espugne (Haute-Garonne).

Leptoneta convexa Simon: Grotte de Liqué, près de Moulis (Ariège).

Leptoneta infuscata infuscata Simon: Grotte de Malarnaud à Montseron (Ariège).

Leptoneta infuscata corberensis Fage: Grotte de la Guiraudasso à Soulatgé (Aude).

Leptoneta infuscata minos Simon: les exemplaires de cette espèce, très abondante dans la Montagne Noire languedocienne (LOPEZ, RIBERA et al., 1978), proviennent des grottes de Villaris, Julio, Cailhol, Causses et Veyran et Cabrerolles (Hérault).

Leptoneta fagei Simon: Grotte de l'Hortus, à Valflaunès, et grotte du Hibou, à St-Martin de Londres (Hérault).

Leptoneta abeillei Simon: Grotte de Tharoux (Gard).

Leptoneta trabucensis Simon: Grotte de Trabuc à Mialet (Gard).

Leptoneta olivacea Simon: Col. Dresco.

Les exemplaires des deux sexes destinés à l'étude histologique ont été fixés par le liquide de Bouin ou de Dubosq-Brazil, inclus dans la cytoparaffine, débités en coupes sériées et colorés par des méthodes de routine: hématoxyline-éosine-orange G, trichromes de Masson).

Nous avons choisi *Leptoneta microphthalma* pour l'étude ultrastructurale en raison de sa grande taille. Les gnathocoxa ont été fixées au glutaraldéhyde à 2 % dans le tampon Millonig à 0,1 M, puis au tétroxyde d'osmium (2 %) dans le même tampon; les coupes en épon, réalisées avec un microtome OM U2 équipé du rasoir en diamant, ont été contractées à l'acétate d'uranyle, au citrate de plomb et observées ensuite, sous 50 kv, au microscope SOPELEM du Laboratoire souterrain.

RESULTATS

Les 10 espèces et sous-espèces de *Leptoneta étudiées* pour la première fois sont pourvues du même équipement glandulaire gnathocoxal que *Leptoneta microphthalma* et *infuscata minos*. Mâles et femelles montrent des acini classiques occupant, en quasi-totalité, la moitié antérieure de la lame maxillaire. Seuls les mâles possèdent des glandes sexuelles, remarquables par leur aspect histologique très particulier et par leur situation postérieure, à la fois intra-prosomatique et gnathocoxale (Pl. I, fig. 1).

Outre ces deux types d'organes, des «plages glandulaires hypodermiques» (LEGENDRE, 1953) sont constamment présentes dans les gnathocoxes de Leptonètes, mâles et femelles. Il s'agit d'épaississements localisés, en «coussinet», de l'épithélium tégumentaire. La cuticule recouvrant leurs longues cellules prismatiques est striée.

1. STRUCTURE DES GLANDES SALIVAIRES CLASSIQUES

Les glandes salivaires classiques sont toujours peu nombreuses (6 en moyenne). Quelle que soit l'espèce considérée, elles présentent constamment l'aspect déjà décrit chez *Leptoneta microphthalma* (LOPEZ et EMERIT, 1978). Chaque organe se compose d'un corps sécréteur globuleux et d'un canal. En microscopie photonique, le corps glandulaire montre un ensemble de cellules allongées (adénocytes) qui se disposent radialement autour d'une cavité centrale, étroite mais toujours nette (Pl. I, fig. 1). Ces cellules ont un gros noyau basal arrondi, pourvu d'un nucléole net; leur cytoplasme abondant est criblé de vacuoles irrégulières que séparent des travées basophiles. Il semble souvent que les pôles apicaux des adénocytes constituant un même acinus se soient détachés en bloc du reste de ces cellules et forment, autour de la lumière un liseré frangé, légèrement acidophile. Considéré d'abord comme un simple artefact de fixation (LOPEZ et EMERIT, 1978), ce liseré dépend d'une cellule parti-

culière dont le noyau peu colorable est visible parfois au niveau du collet de l'acinus. Le canal excréteur est court, assez large et bien délimité. Plus ou moins oblique, il unit le corps glandulaire à un pore de la cuticule. Sa paroi est épaisse, acidophile et flanquée par le noyau aplati, peu chromatique, d'une cellule satellite. Les acini sont baignés par l'hémolymphe. Ils avoisinent la plage hypodermique et en arrière d'elle, les glandes sexuelles.

2. STRUCTURE DES GLANDES SEXUELLES

Comme dans le type précédent, chacune d'elles se compose d'un corps glandulaire et d'un canal excréteur (Pl. I, fig. 1).

Le corps glandulaire est logé partiellement dans le prosoma; il entre en contact avec des masses musculaires et divers organes: le rostre et sa «glande», la partie antérieure du syncérébron et de la masse ganglionnaire sous-oesophagienne, les glandes coxales céphaliques, le pharynx (Pl. I, fig. 3) et parfois même, la glande à venin. L'étendue de ces rapports n'est pas liée à l'espèce; elle varie un peu suivant les individus et dépend peut-être de l'état fonctionnel de la glande.

Le corps est allongé en une «massue» qui nous avait paru compacte lors des premiers examens histologiques. Les coupes en série y ont révélé depuis une cavité axiale, linéaire et presque virtuelle, à fine bordure acidophile. Cette cavité est entourée par de grandes cellules pyramidales dont le cytoplasme, criblé de vacuoles assez régulières, ne montre aucune sécrétion. Le noyau est petit, plus ou moins arrondi et ponctué de petits blocs chromatiniens.

Le canal excréteur s'étend du corps glandulaire à une zone poreuse de la cuticule. Il est toujours plus long et moins nettement délimité que celui d'un acinus classique; sa paroi éosinophile entoure une lumière aplatie. Nettement intra-cellulaire, il se loge, sur tout son trajet, dans un manchon cytoplasmique épais, très clair, irrégulièrement vacuolisé et à contour polygonal. L'ensemble des manchons d'une même gnathocoxa donne à cette dernière un aspect très caractéristique, en coupe longitudinale et surtout transversale. L'enveloppe du canal ne semble pas correspondre à une cellule canalaire unique mais à deux éléments distincts. Un premier noyau est visible dans sa partie proximale, généralement basophile, tout près du corps glandulaire (LOPEZ *et* EMERIT, 1978). Clair et vésiculeux, pourvu d'un nucléole très apparent, il rappelle par son aspect celui du collet d'un acinus classique. Un deuxième type de noyau est perceptible, en position excentrique, dans la partie distale du manchon. Il est aplati, allongé et pourvu d'une chromatine très fine.

3. ULTRASTRUCTURE DES GLANDES SALIVAIRES CLASSIQUES

Les acini visibles en microscopie photonique correspondent à autant d'unités glandulaires bien individualisées. Chacune de ces unités comporte plusieurs cellules sécrétrices ou adenocytes et le canal excréteur qu'entourent une cellule intermédiaire et une cellule canalaire.

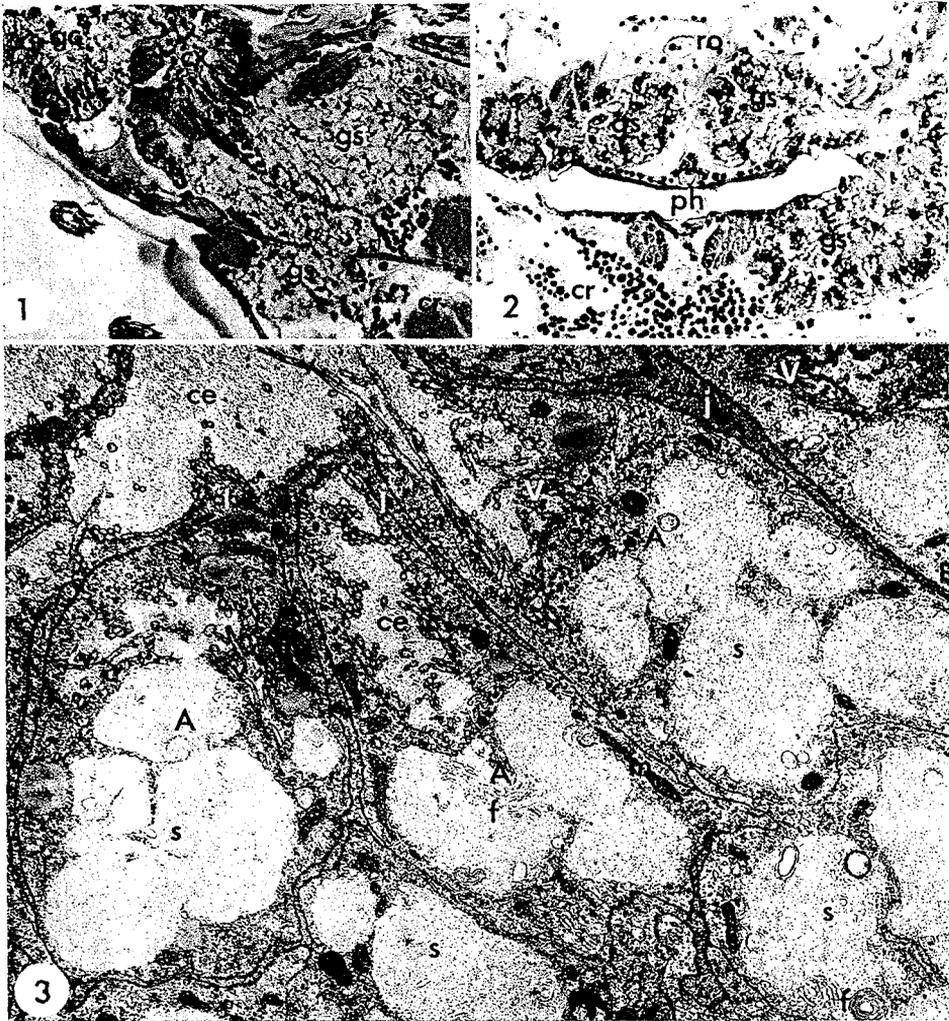


Fig. 1. — *Leptoneta comasi* Ribera, mâle. Coupe longitudinale du prosoma et d'une gnathocoxa: glandes gnathocoxales classiques (g c), sexuelle (g s) et canaux excréteurs de ces dernières (c x). cr: cerveau. H-é-or. X 625.

Fig. 2. — *Leptoneta fagei* Simon, mâle. Coupe horizontale (et légèrement oblique) du prosoma: rapports des glandes gnathocoxales sexuelles (g s) avec le pharynx (ph), le rostre (ro) et le cerveau (cr). H-é-or. X 625.

Fig. 3. — *Leptoneta microphthalmma* Simon, mâle. Unité glandulaire classique, vue partielle: cavité extracellulaire, adénocytes et cellule intermédiaire. X 11.700.

Les adénocytes.

Une dizaine de ces éléments sont visibles dans une coupe axiale passant par le canal excréteur. Il s'agit de grandes cellules pyramidales disposées radialement autour d'une cavité centrale. Le pôle apical de chaque cellule est creusé d'une cavité extracellulaire en relation avec la cavité centrale et il est serti dans des expansions de la cellule intermédiaire (Pl. I, fig. 3). Chaque adénocyte repose sur une membrane basale. A ce niveau son plasmalemme montre une série de profondes invaginations compartimentant le hyaloplasme tandis qu'à son pôle apical la cavité extracellulaire est hérissée de microvillosités flexueuses et contenant des filaments longitudinaux (Pl. I, fig. 3). En deçà de la cellule intermédiaire les faces cellulaires s'engrenent par des interdigitations. Quelques axones, riches en petites vésicules claires et en grains de sécrétion à coeur dense représentant vraisemblablement des amines biogènes, courent entre leurs plasmalemme (Pl. II, fig. 1).

Le hyaloplasme englobe un réticulum endoplasmique granuleux très développé. Ses cisternae élaborent du matériel dense et opaque aux électrons (Pl. I, fig. 3; Pl. II, fig. 1); elles le libèrent ensuite dans des vésicules adjacentes. Ces dernières correspondent aux vacuoles de la microscopie optique. Souvent de très grande taille, elles sont arrondies et plus ou moins confluentes et le matériel opaque s'y disperse en devenant moins dense; des microvésicules et fragments de membranes détachés du réticulum peuvent s'y mêler (Pl. I, fig. 3). On note la présence de rares corps de Golgi, de mitochondries allongées à crêtes parallèles et de lysosomes opaques.

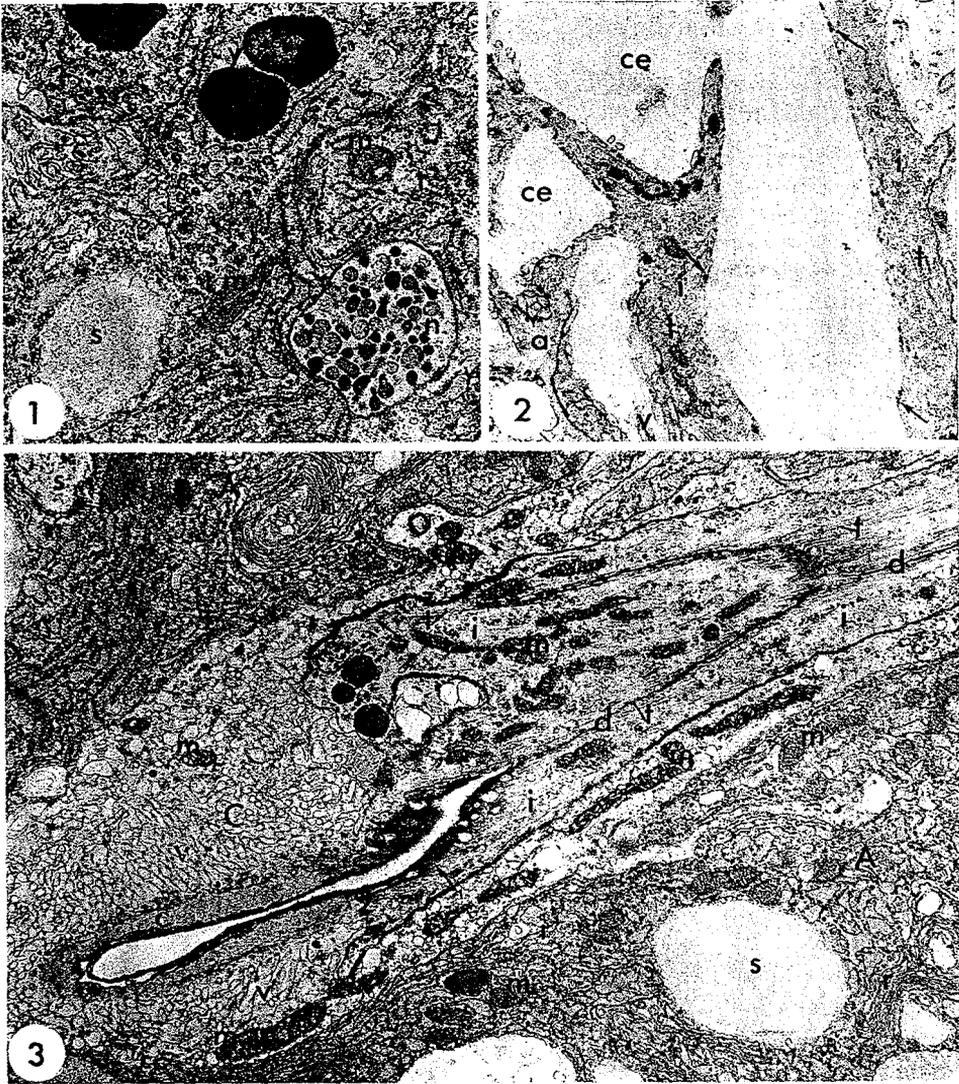
Le noyau, déformé par les organites voisins, présente un gros nucléole et une chromatine granuleuse, disposée sans ordre.

La cellule intermédiaire.

Elle correspond au liseré acidophile qui entoure la lumière dans les coupes histologiques. Elle soutient les pôles apicaux des adénocytes, réunit ces cellules en un groupement unitaire et assure leur liaison avec le canal excréteur. Son extrémité supérieure ou proximale s'invagine en une profonde dépression infundibuliforme qui est une cavité extracellulaire prolongeant celle du groupe d'adénocytes (Pl. II, fig. 2). Les expansions irrégulières de la cellule intermédiaire qui s'insinuent entre les adénocytes leur sont unies, près des apex, par des zonula adhaerens. Une jonction annulaire du même type solidarise l'extrémité inférieure ou distale de la cellule intermédiaire et la cellule du canal.

Le canal excréteur fait suite à la cavité en se disposant selon le grand axe de la cellule. D'abord très aplati, d'aspect «collabé» et réduit à un fin conduit osmiophile, il s'épaissit ensuite en montrant une lumière béante, et est flanqué par des microtubules longitudinaux. Ces organites sont ancrés sur le plasmalemme, d'une part au niveau de la dépression proximale (Pl. II, fig. 2), d'autre part au niveau de la jonction distale et de la paroi épaissie du canal (Pl. II, fig. 3).

Le cytoplasme de la cellule intermédiaire renferme aussi des ribosomes



Leptoneta microphthalmum Simon, mâle.

Fig. 1. — Cellule glandulaire classique: détail. X 24.000.

Fig. 2. — Cavité extracellulaire et «entonnoir» de la cellule intermédiaire. Flèches: terminaison de microtubules au niveau de l'«entonnoir». X 11.700.

Fig. 3. — Jonction de la cellule intermédiaire et de la cellule du canal. Flèches: terminaisons de microtubules. X 11.700.

libres et des mitochondries allongées, visibles jusque dans les expansions interadénocytaires. Le noyau aplati et discoïdal contient des mottes chromatiniennes dispersées.

La cellule canalaire et la partie distale du canal.

Cellule «satellite» de la microscopie optique, la cellule canalaire enveloppe le canal excréteur en se refermant sur elle-même, mais reste séparée de lui par une cavité extracellulaire. L'accolement de ses faces opposées réalise un «mésosome» de plasmalemme. Des microvillosités, souvent groupées en bouquets, hérissent la face interne de la cavité extracellulaire; leur extrémité libre présente souvent une zone plus dense aux électrons au contact du canal (Pl. II, fig. 3 et Pl. IV, fig. 1). Le cytoplasme de la cellule canalaire, renferme un grand nombre de longues mitochondries sinueuses, et des grains intensément osmiophiles (Pl. IV, fig. 1).

Le canal est arrondi, régulier et montre une lumière béante. Sa paroi épaisse est formée par deux couches, interne et externe. La première est un liseré osmiophile fin et sinueux; la seconde a une texture hétérogène: des vermiculations apparaissent sur un fond finement granuleux (Pl. IV, fig. 1). Toutes deux se raccordent à l'épicuticule du tégument après avoir formé un «bec» aigu, coupe de la saillie observée en microscopies optique et à balayage (LOPEZ et EMERIT, 1978) (Pl. IV, fig. 3).

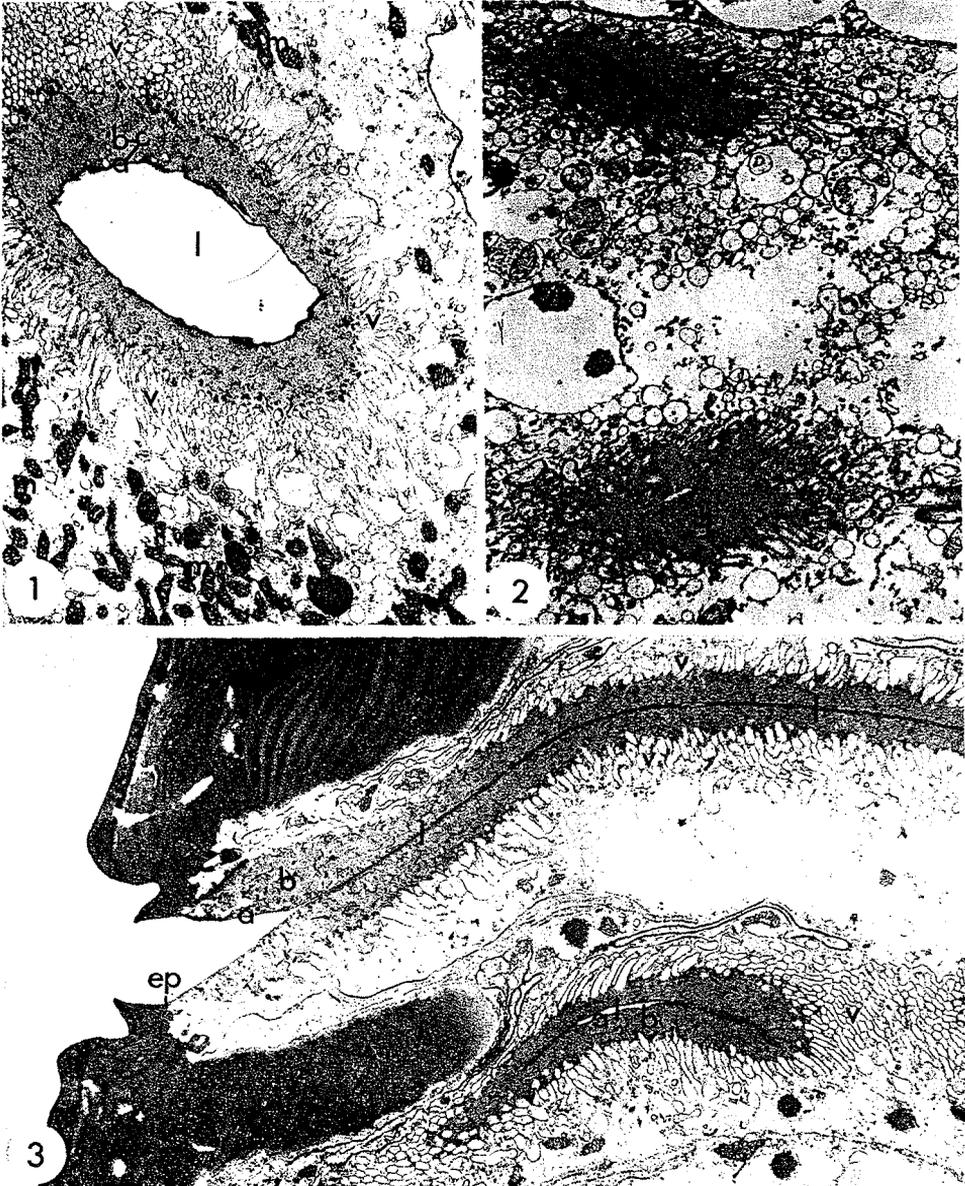
4) ULTRASTRUCTURE DES GLANDES SEXUELLES

Chacune des glandes gnathocoxales sexuelles constitue également une unité autonome et comportant trois parties bien distinctes.

Les adénocytes. Il s'agit de longues cellules piriformes, accolées par leurs faces sinueuses et qui convergent, au nombre de 4 ou 5 par coupe transversale, dans une cavité centrale (Pl. III, fig. 1). Très difficile à retrouver, cette dernière est collabée dans les rares préparations où nous avons pu l'identifier. La région apicale de l'adénocyte montre une invagination, également collabée, et réduite à un lacis formé de microvillosités enchevêtrées (Pl. III, fig. 1).

Le cytoplasme sous-jacent contient de nombreux ribosomes ainsi que des microfilaments s'engageant dans l'axe des villosités. Les apex de plusieurs adénocytes voisins s'intriquent avec les digitations plus claires de la cellule intermédiaire (Pl. III, fig. 1).

Les régions moyenne et basale de l'adénocyte sont presque entièrement occupées par de nombreuses vésicules subsphériques et de taille variable. Plus ou moins confluentes, ces vésicules renferment parfois un matériel dispersé et peu contrasté. Dans les plages cytoplasmiques qui les séparent, on distingue des mitochondries à crêtes parallèles, quelques rares corps de Golgi (Pl. III, fig. 3), des ribosomes libres et des polysomes. Le noyau est petit et souvent déformé par les vésicules adjacentes. Il contient un nucléole excentrique et des masses chromatiniennes bien dessinées; de taille assez uniforme, elles tendent à s'accoler à la membrane nucléaire.



Leptoneta microphthalmum Simon, mâle.

Fig. 1.— Adénocytes sexuels et cellule intermédiaire. X 11.700.

Fig. 2.— Deux cellules intermédiaires, adénocyte et cellule du canal. X 11.700.

Fig. 3.— Jonction de la cellule intermédiaire et de la cellule du canal. X 11.700.

La cellule intermédiaire.

Avec son noyau, elle correspond à la partie proximale du «manchon» des coupes histologiques. Elle se présente comme un gros élément allongé et à cytoplasme très clair, unissant les adénocytes à la cellule canalaire. Sa partie supérieure est très irrégulière; elle pousse de longues digitations entre les cellules glandulaires de l'unité (Pl. III, fig. 1). Sa partie basse prend l'aspect d'un manchon plus ou moins aplati, engainant le canal excréteur (Pl. III, fig. 2).

Le hyaloplasme de la cellule intermédiaire est très abondant. Il renferme de nombreux microtubules qui courent parallèlement au canal excréteur et se regroupent, en faisceaux compacts, dans son voisinage immédiat (Pl. III, fig. 2 et 3).

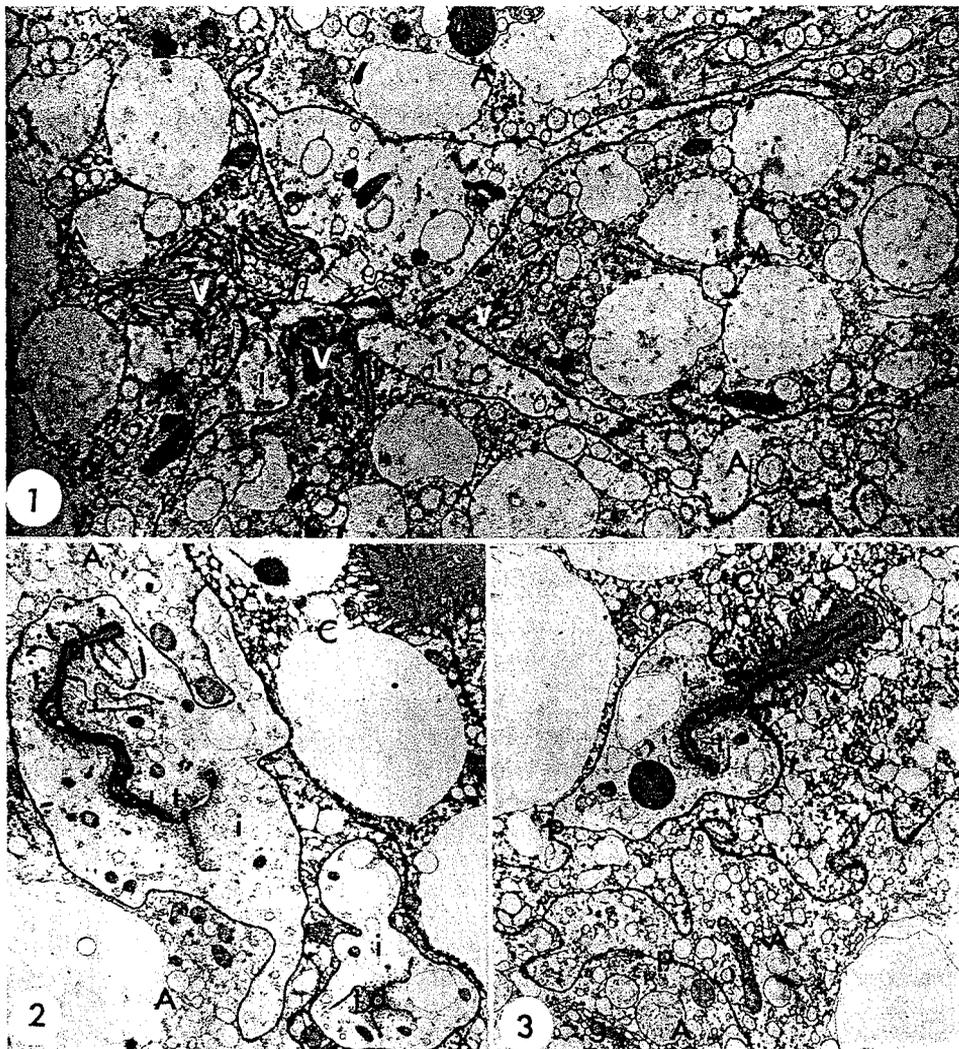
Le noyau est volumineux, ovalaire et pourvu de masses chromatiniennes dispersées. On note la présence de petites vésicules dont la paroi mince est très peu contrastée; elles renferment parfois un grain sphérique, d'opacité modérée (Pl. III, fig. 3). Quelques mitochondries de taille réduite sont également visibles, ainsi que des polysomes épars. Le canal excréteur prolonge les cavités extracellulaires. D'abord très petit, collabé et extrêmement mince, il s'épaissit ensuite en un conduit plus opaque où la lumière, devenue visible, renferme un matériel assez dense. Ses coupes transversales ou obliques dessinent des figures osmiophiles étoilées, plus ou moins complexes (Pl. III, fig. 2). La cellule intermédiaire est unive par des zonula adhaerens, d'une part (digitations supérieures) aux adénocytes, d'autre part (extrémité inférieure) à la cellule du canal. Le conduit s'épaissit brusquement à ce dernier niveau, lorsqu'il passe de l'une à l'autre, tandis que sa gaine microtubulaire disparaît (Pl. III, fig. 3).

La cellule canalaire et la partie distale du canal.

La cellule canalaire correspond à la partie basse du «manchon» décrit en histologie. Rappelons que son extrémité supérieure est unie à la cellule précédente par une jonction annulaire (Pl. III, fig. 3).

La cellule canalaire enveloppe le canal excréteur sans lui adhérer et ménage ainsi une cavité extracellulaire étroite. Cette cellule se referme sur elle-même et l'accolement localisé de ses deux faces et de leurs plasmalemmes détermine l'apparition d'un «méso» long et sinueux (Pl. IV, fig. 2), déjà reconnu en microscopie photonique (LOPEZ et EMERIT, 1978). La cellule est hérissée de longues microvillosités, enchevêtrées et irrégulières, qui occupent la cavité extracellulaire. Son cytoplasme étendu se singularise non par l'abondance des mitochondries, qui sont assez peu nombreuses, mais par sa richesse extrême en vésicules. Elles sont sphériques, régulières et de taille assez variable; les plus petites portent des ribosomes sur leur face externe et les plus grandes contiennent fréquemment un matériel opaque aux électrons et homogène.

Le noyau est excentrique, allongé et plat, pourvu de petites mottes chro-



Leptoneta microphthalmia Simon, mâle.

Fig. 1. — Canal excréteur d'une unité classique et cellule du canal. X 11.700.

Fig. 2. — Canal excréteur (coupé 2 fois) d'une unité sexuelle et cellule du canal. X 11.700.

Fig. 3. — Terminaison d'un canal excréteur et canal excréteur avant sa terminaison. X 11.700.

(Microscopie électronique). A: adénocyte; a: couche interne de la paroi du canal; b: couche externe de la paroi du canal; C: cellule du canal; c: canal dans la cellule canalaire; ce: cavité extracellulaire; d: canal dans la cellule intermédiaire; e: méso; ep: épicuticule; f: fragments de membranes; g: corps de Golgi; i: cellule intermédiaire (cytoplasme); l: lumière du canal; m: mitochondrie; n: axone; p: plasmalemme; r: réticulum; s: sécrétion; t: microtubules ou microfilaments; v: microvillosités; y: lysosome; z: zonula adherens.

matiniennes. Le canal excréteur est déprimé, rarement béant près de la terminaison. Sa lumière paraît vide ou renferme un matériel peu abondant et d'opacité modérée aux électrons. Sa paroi comporte deux couches, l'une interne, l'autre externe, analogues à celles des unités glandulaires des glandes salivaires classiques (Pl. IV, fig. 2); ses rapports avec l'épicuticule tégumentaire sont également semblables (Pl. IV, fig. 3).

5. ULTRASTRUCTURE DES COUSSINETS HYPODERMIQUES

Ces coussinets glandulaires sont formés par de longues cellules sécrétrices prismatiques qu'unissent des desmosomes. Leur structure fine est uniforme. Chacune d'elles montre un bouquet apical de microvillosités contenant des microfilaments. Dans le cytoplasme, on observe un réticulum extrêmement dense, des ribosomes libres, de longues mitochondries flexueuses, des rosettes de glycogène, ainsi que des vésicules. Ces vésicules sont arrondies, isolées ou confluentes, dépourvues de sécrétion ou contenant un matériel opaque marginal.

Le noyau est ovoïde, riche en chromatine et se situe dans la moitié basale de la cellule.

Les microvillosités bordent l'espace extracellulaire séparant le coussinet de la cuticule. Cette dernière est traversée par un ensemble de fenestrations mal limitées, qui correspondent aux stries visibles en microscopie photonique.

DISCUSSIONS

Les coussinets hypodermiques gnathocoxaux ne présentent qu'un intérêt secondaire dans cette étude car ils ne sont pas propres aux *Leptoneta* et se retrouvent avec une structure à peu près semblable chez toutes les autres Araignées. Leur étude ultrastructurale a cependant apporté quelques précisions sur leur nature réelle. Elle confirme l'opinion de LEDENGRE (1953) suivant laquelle les «cellules épithéliales présentent tous les caractères de cellules glandulaires exocrines». Elle montre aussi que ces mêmes éléments, recouverts par la cuticule comme des cellules hypodermiques banales, peuvent être rattachés aux glandes tégumentaires de «type 1» (NOIROT et QUENNEDEY, 1974). L'hypothèse d'un rôle «lubrifiant» de leur sécrétion (LEGENDRE, 1953) ne peut encore être vérifiée.

La structure des glandes salivaires classiques est uniforme dans les deux sexes et ne paraît pas différer sensiblement de celle d'autres Araignées.

Par contre, la structure des glandes gnathocoxales sexuelles est si particulière chez les *Leptoneta* qu'elle peut permettre actuellement leur détermination générique d'après le seul examen des coupes.

Les corps glandulaires sont, en effet, très différents de ceux des Araneidae, Linyphiidae et Erigonidae (LEGENDRE et LOPEZ, 1974; LOPEZ, 1977). Leur étirement en «massue» s'oppose à la forme globuleuse ou ovoïde observée dans

les trois autres familles. Leurs cytoplasmes sont peu colorables et très vacuolisés; ils ne renferment pas les grains de sécrétion éosinophiles qui caractérisent habituellement ces mêmes groupes; de plus, les cavités glandulaires recevant cette sécrétion n'ont pas un aspect identique: étroites et vides, très difficilement perceptibles chez *Leptoneta*, elles sont emplies chez les autres Araignées par un matériel abondant et qui souligne leurs contours.

Les rapports avec divers organes céphalothoraciques sont assez dissemblables. Les corps glandulaires de *Leptoneta* occupent à la fois une partie du prosoma et une gnathocoxe, alors que cette dernière les loge en totalité chez les Araneidae. Ils pénètrent dans le rostre comme chez les Linyphiidae et les Erigonidae (LOPEZ, 1977) et s'insinuent de même entre l'hypoderme ventral et la masse nerveuse sous-oesophagien; dans cette dernière situation, ils ne dépassent pas toutefois le niveau des premiers neuromères alors qu'ils peuvent atteindre celui de la cauda equina chez certaines Linyphiidae (*Leptyphantes sanctivincentii* [Simon]: LOPEZ et EMERIT, inédit).

Les canaux écreteurs de *Leptoneta* sont remarquables par leur importance et par l'aspect particulier des cellules qui les entourent. Ils ne montrent pas de lumière nette, sont indépendants les uns des autres et ne se groupent pas en faisceaux comme chez les Linyphiidae et les Erigonidae (LOPEZ, 1977). Les cellules constituent un large «manchon» très visible, à peine discernable dans les autres familles. L'étude des terminaisons de canaux en microscopie électronique à balayage a montré qu'elles se groupent sur une zone criblée postérieure, bien séparée des pores de glandes salivaires classiques (LOPEZ et EMERIT, 1978). Il n'en est pas de même pour *Leptyphantes sanctivincentii* où les deux types de glandes se terminent au fond d'une seule et même crypte en y mêlant leurs pores (LOPEZ et EMERIT, inédit). Une disposition analogue existe vraisemblablement chez les autres Linyphiidae.

Au point de vue ultrastructural, des différences peuvent être notées, d'une part entre les adénocytes sexuels de *Leptoneta* et ceux des *Linyphia*, d'autre part, chez *Leptoneta* même, entre une unité de glande salivaire classique et une unité de glande sexuelle.

Les grains de sécrétion éosinophiles des *Linyphiidae* se présentent comme des masses sphériques formées par du matériel opaque et par un support de lames du réticulum granulaire qui se disposent concentriquement (LOPEZ, 1977). Cette organisation rappelle les images observées dans les glandes génales ventrales de *Campodea* (JUBERTHIE-JUPEAU et BARETH, 1977) et dans les glandes prosomatiques d'Acarien (ALBERTI et STORCH, 1974). Elle diffère totalement des vésicules à peu près vides contenues dans l'adénocyte sexuel de *Leptoneta*.

La cellule glandulaire salivaire montre un ergastoplasme très développé et une sécrétion granuleuse abondante. Par contre, l'adénocyte sexuel est riche en ribosomes libres et en vésicules agranulaires; sa sécrétion est peu visible.

La cellule intermédiaire sexuelle est à la fois plus large et plus claire que son homologue salivaire; elle renferme de nombreuses vésicules.

Dans l'unité salivaire, la cellule canalaire est assez étroite et très riche en mitochondries; ses microvillosités régulières entourent un canal béant. La cellule canalaire sexuelle est bourrée de vésicules et contient des grains de sécrétion; ses microvillosités s'enchevêtrent autour d'un canal qui est généralement aplati.

Malgré ces différences, il existe un ensemble de traits ultrastructuraux communs. Les unités glandulaires salivaires et sexuelles sont construites sur un même modèle fondamental qui est celui d'autres organes arthropodiens. On peut lui reconnaître:

— un étage proximal comprenant plusieurs adénocytes et leurs cavités extracellulaires;

— un étage moyen formé par une cellule intermédiaire non sécrétrice dont la cavité fait suite aux précédentes;

— un étage distal constitué par le canal excréteur et la cellule du canal.

Ce schéma est connu pour des glandes tégumentaires d'Opilions, de Myriapodes, de Crustacé et de nombreux Insectes. Leurs différences avec *Leptoneta* résident surtout dans le nombre bien plus réduit de leurs adénocytes, dans la présence fréquente d'un «filtre» ou canalicule récepteur (d'après la terminologie de PASTELLS, 1968, et de QUENNEDEY, 1978), et dans l'aspect, fort variable, des sécrétions. Les unités salivaires et sexuelles de *Leptoneta* comportent un nombre élevé (mais non encore déterminé) de cellules glandulaires. Par contre, le complexe unitaire de la glande chélicérienne associée 3 «cellules glandulaires» chez l'Opilion *Nemastoma dentigerum* (MARTENS, 1973). L'unité ne comprend plus que 2 cellules sécrétrices dans les glandes tentoriales du Diplopode *Polyxemus lagarus* (NGUYEN-DUY - JACQUEMIN, 1978) dans les glandes postgonopodiales de *Glomeris maryinuta* (JUBERTHIE-JUPEAU, 1976) et dans les glandes génales, dorsale et moyenne, de *Campodea sensillifera* (JUBERTHIE-JUPEAU et BARETH, 1977). Enfin, il existe seulement une cellule sécrétrice unique dans la glande génale ventrale du même Diploure et dans l'antenne du Crustacé *Antromysis jubertthiei* (JUBERTHIE-JUPEAU et CROUAT, 1977). Les Insectes ptérygotes offrent aussi divers exemples d'unités ne comportant qu'un seul adénocyte (NOIROT et QUENNEDEY, 1974). Elles caractérisent les glandes du «type 3» décrites dans l'hypoderme de *Tenebrio molitor* (DELACHAMBRE, 1973) dans les glandes sternales et frontales des Termites (QUENNEDEY, 1971, 1978).

Les unités gnathocoxales de *Leptoneta* ne présentent pas le canalicule récepteur existant chez d'autres Arthropodes. Il s'agit en général d'une formation poreuse, dense aux électrons qui plonge entre les microvillosités de la cavité extracellulaire et à laquelle fait suite le canalicule conducteur par lequel s'évacue la sécrétion. Réduit chez *Scutigera silvatica* (JUBERTHIE-JUPEAU, 1975), le canalicule récepteur forme une épaisse couronne péri-canalaire dans les glandes pygidiales d'*Aphaenops pluto* (JUBERTHIE et MALLET, 1973). Il est particulièrement développé dans divers organes sécréteurs de Termites (QUENNEDEY, 1978) et dans la glande clypéale des Araignées du genre *Argyrodes* (JUBERTHIE et LOPEZ) où il forme un «appareil terminal» typique («end appa-

ratus») avec le manchon microvillositaire (glandes postgonopodiales de *Glomeris* (JUBERTHIE-JUPEAU, 1976). L'activité sécrétrice se manifeste surtout dans les adénocytes salivaires et sexuels. Leurs vésicules contiennent un matériel granuleux d'abondance variable et d'opacité toujours réduite. Des débris de membranes y sont parfois visibles mais les faisceaux microtubulaires que JUBERTHIE-JUPEAU et BARETH (1977) signalent dans les glandes génales de *Campodé* sont absents.

Malgré la présence occasionnelle de quelques vésicules et de grains opaques, l'activité sécrétrice semble nulle dans les cellules intermédiaires de *Leptoneta*. Il est rare d'ailleurs qu'une sécrétion soit observée dans l'étage moyen de l'unité, comme, par exemple, chez *Tenebrio molitor* (DELACHAMBRE, 1973).

La cellule canalaire de l'unité sexuelle est chez *Leptoneta* très différente de son homologue chez la plupart des autres Arthropodes. Son ultrastructure et ses signes d'activité sécrétoire sont ceux d'une cellule glandulaire. Quoique plus discrets, ils sont également visibles dans la grosse cellule du canal d'*Antromysis juberthiei* (JUBERTHIE-JUPEAU et CROUAV, 1977).

Les glandes gnathocoxales sexuelles des *Leptoneta* ont une structure originale, non encore rencontrée chez les autres Araignées. Elles paraissent donc propres au genre. Jusqu'ici, sa diagnose reposait sur un ensemble de caractères bien définis par FAGE (1913). Parmi eux, l'organe copulateur mâle revêt une importance particulière en raison de sa morphologie très évocatrice des Leptonètes. Il semble bien que le dimorphisme sexuel gnathocoxal puisse permettre aussi d'identifier en toute certitude une Araignée du genre *Leptoneta*, pour peu que l'histologie et éventuellement la microscopie à balayage soient appliquées aux lames maxillaires. Inversement, l'absence de dimorphisme chez *Telema tenella* permet, entre autres critères (sphérites, spermatophore, organe copulateur mâle, receptacle séminal de la femelle) de distinguer cette Araignée des *Leptoneta*. Si le dimorphisme sexuel gnathocoxal existe également dans le genre *Paraleptoneta*, ce qui est d'ailleurs probable, il acquerra la valeur d'un caractère familial nouveau et offrira un intérêt certain en systématique.

Bibliographie

- ALBERTI, G. et SCORCH, V., 1974. Über Bau und Funktion der Prosoma-Drüsen von Spinnmilben (Tetranychidae, Trombidiforms). *Z. Morph. Tiere*, 79: 133-153.
- DELACHAMBRE, J., 1973. L'ultrastructure des glandes dermiques de *Tenebrio molitor* L. (Insecta, Coleoptera). *Tissue and Cell*, 5: 243-257.
- FAGE, L., 1913. Études sur les Araignées cavernicoles. II. Révision des Leptonetidae. *Biospeologica XXIX, Arch. Zool. exp. et gén.* 5e. sér., X: 479-576.
- JUBERTHIE-JUPEAU, L., 1975. Les glandes tégumentaires de la fossette supraanale des Scutigerevellidae (Symphyla, Myriapoda). *Tissue and Cell*, 2: 347-356.
- JUBERTHIE-JUPEAU, L., 1976. Fine structure of post-gonopodial glands of a Myriapod *Glomeris marginata* (Villers). *Tissue and Cell*, 8 (2): 293-304.

- JUBERTHIE-JUPEAU, L. et BARETH, C., 1977. Caractères généraux des glandes génales des Diploures Campodeides. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 14, 1: 153-161.
- JUBERTHIE-JUPEAU, L. et CROUAV, Y., 1977/78. The tegumental Glands of a Troglotic Crustacean. *Int. J. Speleol.*, 9, pp. 309-319.
- JUBERTHIE, C. et MALLET, S., 1973. Ultrastructure des glandes pygidiales d'*Aphaenops pluto* (Dieck) (Coleoptere, Trechidae). *Ann. Spéleol.*, 28, 1: 119-123.
- JUBERTHIE, C. et LÓPEZ, A., sous presse. La glande clypéale d'*Argyrodes argyroides* Walckenaer (Araneae, Theridiidae): nouvelles données sur son ultrastructure. *Rev. Arachnol.*
- LEGENDRE, R., 1953. Recherches sur les glandes prosomatiques des Araignées du genre *Tegenaria*. *Ann. univ. sarav., Naturwiss.*, 4, II: 305-333.
- LEGENDRE, R. et LÓPEZ, A., 1974. Variations morphologiques sexuelles des glandes gnathocoxales chez les Araneidae (Araneae). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 279: 1769-1771.
- LÓPEZ, A., 1977. Contribution à l'étude des caractères sexuels somatiques chez les mâles d'Araneidae. Thèse Doct. Etat es Sciences, CNRS A.O., 12397, Montpellier.
- LÓPEZ, A. et EMERIT, M., 1978. Le dimorphisme sexuel gnathocoxal de *Leptoneta microphthalma* Simon 1872 (Araneae, Leptonetidae). *Rev. Arachnol.*, 2, 1: 1-15.
- LÓPEZ, A., RIBERA, C., SALINES, S., GUILHAUMON, J. et MARCOU, F., 1978. Recherches sur la Faune cavernicole de l'arrondissement Béziers. Saint-Pons: note préliminaire (Araneides, Crustacés). *Bull. Soc. ét. Sci. nat.*, Béziers, NS, V, (46), 1977: 26-44.
- MARTENS, J., 1973. Feinstruktur der Cheliceren-Drüse von *Nemastoma dentigerum* Canestrini (Opiliones, Nemastomatidae). *Z. Zellforsch.*, 136: 121-137.
- NGUYEN-DUY - JACQUEMIN, M., 1978. Ultrastructure des glandes du Tentorium (Glandes «cérébrales») de *Polyxenus lagurus* (Myriapode: Diplopode, Penicillate). *Ann. Sci. nat. Zool. Biol. anim.*, 12e ser., 20, 4: 339-356.
- NOIRÔT, C. et QUENNEDEY, A., 1974. Fine structure of Insect epidermal glands. *Ann. Rev. Entom.*, 19: 61-80.
- PASTELLS, J. M., 1968. Le système glandulaire tégumentaire des Aleocharinae (Col., Staphylinidae) et son évolution chez les espèces termitophiles du genre *Termitella*. *Arch. Biol.* 79: 381-469.
- QUENNEDEY, A., 1971. Les glandes exocrines des Termites. II. Organisation de la glande sternale des Rhinotermitidae. Étude ultrastructurale préliminaire. *C. R. Acad. Sci.*, 273: 376-379.
- QUENNEDEY, A., 1978. Les glandes exocrines des Termites: ultrastructure comparée des glandes sternales et frontales. Thèse Fac. Sc. Dijon.
- RIBERA, C., 1978. *Leptoneta comasi* n. sp. (Araneae, Leptonetidae). Una nueva especie cavernicola del Levante español. *Misc. Zool.*, IV, 2: 25-29.

Remerciements. — Le Dr. E. DRESKO, qui nous a procuré *Leptoneta olivacea*; M. M. BOUVILLON (Laboratoire souterrain du C. N. R. S.) pour sa collaboration dans les cavités pyrénéennes; MM. MARCOU, GUILHAUMON, FAURE et GALERA pour leur aide dans les grottes de l'Hérault et du Gard; Mmes. SOULIE et RABIER qui nous ont permis l'accès aux grottes de Gargas et Trabuc; Mmes. RUFFAT, CAZALS et Mlle. BAUBY pour leurs assistances techniques en microscopie électronique.