

Le complexe neuroendocrine rétrocérébral et la «glande de mue» de *Filistata insidiatrix* Forsköl (Araneae, Filistatidae)

par J.C. BONARIC, M. EMERIT et R. LEGENDRE*

Résumé

Les femelles des Filistatidae, comme celles des araignées mygalomorphes, vivent plusieurs années après leur maturation sexuelle et continuent à muer périodiquement. Cette originalité a incité les auteurs à étudier chez *Filistata insidiatrix* la structure des systèmes neuroendocrine et endocrine impliqués dans la régulation hormonale des phénomènes de mue, avant de contrôler le niveau d'activité de ces formations.

Deux particularités de ces systèmes ont été mises en évidence : l'existence d'une contiguïté entre les organes de Schneider 1 et le tritocérébron ; la persistance durant une décennie d'une glande de mue, uniquement prosomatique, dont l'activité explique le maintien des phénomènes de mue chez l'adulte.

Dans la discussion, les auteurs insistent sur le statut des Filistatidae qui présentent des affinités réelles avec les araignées mygalomorphes.

Summary

The females of Filistatidae, the same as the females of Mygalomorph spiders, live several years after reaching their adult stage and continue to moult periodically. This particularity induced the authors to study in *Filistata insidiatrix* the structure of the neuro endocrine and endocrine systems, which are engaged in the hormonal regulation of the molting processes.

Two peculiarities of these systems are significant : the existence of contiguity between the I Schneider's organ and the tritocerebrum, and the persisting during 10 years of the activity of a prosomatic «moulting gland» which explains the maintenance of the imaginal moults in this spider.

The real affinities between Filistatidae and Mygalomorph spiders are discussed.

* Adresse des auteurs : Laboratoire de Zoologie, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier cedex.

Des araignées appartenant à l'espèce *Filistata insidiatrix* ont été élevées en laboratoire par l'un de nous (EMERIT, 1976). Le développement post-embryonnaire des mâles est du type annuel, alors que celui des femelles peut atteindre une décennie. Les femelles gardent la possibilité de muer après leur maturation sexuelle, en général une fois par an; ces exuviations ou «mues post-nuptiales» au sens de BONNET (1939; 1940), interviennent après l'accouplement et la ponte.

Cette particularité, qui existe également chez les araignées mygalomorphes, a incité les auteurs à entreprendre un repérage histologique des systèmes neuroendocrine et endocrine impliqués dans la régulation hormonale des phénomènes de mue, avant de contrôler le niveau d'activité sécrétoire de ces formations. Cette étude concerne plus précisément le complexe neuroendocrine rétro-cérébral et la «glande de mue» (tissu endocrine de MILLOT, 1930).

Les araignées qui ont fait l'objet d'un examen histologique ont été fixées au liquide de Duboscq-Brasil, débitées en coupes sériées de 7 µm d'épaisseur après inclusion à la paraffine, et colorées par l'azan de Heidenhain.

Le système neuroendocrine rétro-cérébral

Historique

Les premières observations relatives au système stomatogastrique des Aranéides sont celles de SCHNEIDER (1892); cet auteur identifie à partir de dissections une paire de ganglions principaux auxquels il relie des ganglions marginaux.

LEGENDRE (1953, 1954, 1959) précise, chez *Tegenaria* en particulier, l'histologie des ganglions annulaires ou stomatogastriques principaux et propose le terme d'«Organes de Schneider 1 (O. SCH.1)» pour nommer ces formations reliées au syncérébron par deux paires de nerfs: les nerfs principaux et les nerfs accessoires. Ce même auteur décrit une paire d'«Organes de Schneider 2 (O. SCH.2)» accolés à la paroi latérale du jabot aspirateur; ces derniers organes sont reliés au ganglion rostral par les nerfs pharyngiens. Des connexions interganglionnaires nerveuses relient les organes de Schneider 1 et les organes de Schneider 2.

GABE (1955, 1966) apporte des précisions sur la nature histochimique des sécrétions signalées au niveau des ganglions stomatogastriques. Pour cet auteur, il est possible de séparer, en fonction de leurs affinités tinctoriales, un produit de neurosécrétion protocérébral qui chemine des péricaryons d'origine aux organes de Schneider 1 par voie axonale et le produit de sécrétion propre aux cellules des organes de Schneider 1.

KÜHNE (1959) reprend l'étude histologique du système stomatogastrique de diverses araignées et découvre en arrière des organes de Schneider 1 des prolongements «acellulaires» que l'on peut homologuer aux ganglions marginaux décrits par SCHNEIDER. KÜHNE nomme «Tropfenkomplex» ces formations en réseau fibrillaire garnies de produit de sécrétion. Les nerfs accessoires ainsi que les relations interganglionnaires entre organe de Schneider 1 et 2 n'ont pas été retrouvées par cet auteur ni par STREBLE (1966) qui étudie en détail le système neuroendocrine des Arachnides. STREBLE confirme les observations de KÜHNE sur l'existence d'un Tropfenkomplex, en particulier chez *Tegenaria*, mais note cependant l'absence de ce dernier chez quelques Aranéides (*Araneus*, *Meta*, *Argiope*), les sécrétions s'accumulant alors dans les parties latérales et basales des organes de Schneider 1.

La majorité des Aranéides étudiés appartiennent au sous-ordre des Labidognathes; la contribution de LEGENDRE (1958) sur *Scodra calceata* (Theraphosides), de STREBLE (1966) sur les genres *Grammostola* et *Pamphobeteus* (Theraphosides), puis l'apport de YOSHIKURA et TAKANO (1972) constituent la totalité des informations actuellement connues en ce qui concerne les Orthognathes. Ces auteurs japonais décrivent chez *Atypus karschi* (Atypides) des organes de Schneider 1 formés de deux portions glandulaires successives se prolongeant vers l'arrière par un petit Tropfenkomplex.

Un système analogue semble exister chez quelques Labidognathes (SERNA de ESTEBAN, 1973). Le réservoir endocrine prosomatique signalé par cet auteur chez *Polybetes pythagoricus* est en réalité le Tropfenkomplex de KÜHNE, les organes de Schneider 1 comprenant également deux groupes de cellules sécrétrices séparées par un étranglement.

Selon les observations faites sur *Argiope aurantia* par BABU (1973), une paire de nerfs d'origine cérébrale et quatre paires de nerfs issus de la masse sous-oesophagienne entrent en relation avec le Tropfenkomplex ou organe neurohémal.

SADANA (1975) retrouve chez *Lycosa chaperi* les deux paires de ganglions de Schneider reliées par un nerf interganglionnaire mais omet de signaler la présence du Tropfenkomplex.

En 1981, SERNA de ESTEBAN observe un organe neurohémal situé en arrière des organes de Schneider 2.

De 1980 à 1983 (BONARIC, BONARIC & col.), nous avons décrit la structure en histologie photonique du système neuroendocrine rétro-cérébral et des formations neurohémales d'une araignée labidognathe, *Pisaura mirabilis* puis, pour la première fois chez un Aranéide, l'ultrastructure de ce complexe.

Par cette approche, il a été possible de montrer que l'ensemble formé par l'organe de Schneider 1 et l'organe neurohémal qui lui est annexé (Tropfenkomplex) est l'homologue fonctionnel des corpora cardiaca des insectes.

La mise au point de JUBERTHIE (1983) sur les systèmes neurosécréteurs et les organes neurohémaux des Chélicérates terrestres constitue la plus récente contribution parue jusqu'à nos jours sur ce sujet.

Le système neuroendocrine rétro-cérébral pair comprend les organes de Schneider 1 et 2 ainsi que les formations neurohémales qui leur sont annexées.

Premiers organes de Schneider (O.SCH.1) et organes neurohémaux «Tropfenkomplex» de Kühne (O.NH.1) chez *Filistata insidiatrix* (fig. 1)

Les premiers organes de Schneider sont situés en arrière du syncérébron, en position dorso-latérale; ils sont constitués de cellules sécrétrices réunies par quelques cellules gliales, le tout enveloppé par une lamelle neurale.

Chaque organe de Schneider 1 est accolé sur le trajet d'un nerf de fort calibre, le nerf principal des organes de Schneider 1. Ce nerf formé d'axones issus de péricaryons protocérébraux sort de la partie postérieure du cerveau, remonte en suivant la face externe de la crosse aortique (artère sternale de Schneider) en direction de l'organe de Schneider 1 et aboutit dans un organe neurohémal après avoir formé un anneau autour du muscle suspenseur de l'endosternite (S3 selon la nomenclature préconisée par PALMGREN, 1978).

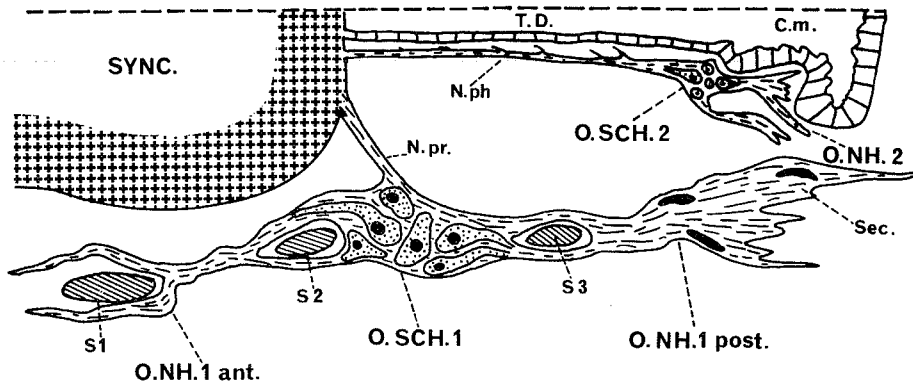


Figure 1. — Représentation schématique du système neuroendocrine rétrocébral de l'araignée *Filistata insidiatrix* (coupe parasagittale, $\times 390$). — C.m. : caecum mésentérique. — N.ph. : nerf pharyngien. — N.pr. : nerf principal des O.SCH.1. — O.NH.1 ant. : partie antérieure de l'organe neurohémal 1. — O.NH.1 post. : partie postérieure de l'organe neurohémal 1. — O.NH.2 : organe neurohémal 2. — O.SCH.1 : organes de Schneider 1. — O.SCH.2 : organe de Schneider 2. — S1 à 3 : muscles suspenseurs de l'endosternite. — Sec. : sécrétion (stockage et libération). — SYNC. : syncérébron. — T.D. : tube digestif.

Les neurosécrétions d'origine protocérébrale transitent le long du nerf principal des organes de Schneider 1 jusqu'à un organe de stockage et de libération, l'organe neurohémal 1 ou Tropfenkomplex de KÜHNE (1959). Quelques fibres nerveuses s'insinuent entre les cellules glandulaires de l'organe de Schneider 1 ; elles doivent intervenir dans la régulation nerveuse de l'activité sécrétrice de ces cellules.

Les prolongements de type axonal de la majorité des cellules sécrétrices des organes de Schneider 1 suivent également la voie neuroendocrine protocéphalique et terminent leur trajet comme les axones neurosécréteurs dans l'organe neurohémal postérieur (O.NH.1 post.). Chez *Filistata insidiatrix*, quelques cellules sécrétrices des organes de Schneider 1 envoient leurs axones vers l'avant, dans un organe neurohémal antérieur (O.NH.1 ant., fig. 1). Cette formation, moins étendue que l'organe neurohémal 1 postérieur, se glisse sur les côtés du protocérébron, de part et d'autre des muscles suspenseurs antérieurs de l'endosternite (S1 et S2).

Comme chez d'autres araignées labidognathes (BABU, 1973 ; BONARIC, 1980 ; BONARIC & col., 1980), quatre paires de petits nerfs dorso-ventraux mettent en relation les plaques paraganlionnaires (périneurium dorsal de la masse nerveuse ventrale) à l'organe neurohémal 1 en se faufilant à travers les fenêtres de l'endosternite.

Des différences morphologiques et volumétriques des organes de Schneider 1 sont notées d'un individu à l'autre et même des asymétries sont fréquemment observées sur le même animal. Dans plusieurs cas, une caractéristique intéressante mérite d'être signalée : les cellules glandulaires des organes de Schneider 1 sont en contiguïté avec les cellules ganglionnaires tritocérébrales. Le neurilemme ou lamelle neurale se poursuit sans interruption des centres nerveux céphaliques aux organes de Schneider 1 (pl. I, fig. A, B). Le nerf principal des organes de Schneider 1 reste conforme au schéma décrit antérieurement. Cette particularité, bilatérale chez quelques individus,

peut n'affecter que l'un des côtés seulement, l'autre conservant alors la disposition classique décrite chez *Pisaura mirabilis* par exemple (BONARIC, 1980).

Les cellules glandulaires des organes de Schneider 1, apparemment en état d'activité sur les spécimens observés, sécrètent un produit acidophile repérable dans les formations neurohémales (organes neurohémaux 1) antérieures et postérieures. Certaines neurosécrétions basophiles d'origine cérébrale sont également visibles dans cette zone et plus particulièrement dans les organes neurohémaux 1 postérieurs.

Seconds organes de Schneider (O.SCH.2) et organes neurohémaux (O.NH.2) chez *Filistata insidiatrix* (fig. 1)

En position également rétro-cérébrale, deux nerfs pharyngiens issus des îlots oraux des cellules neurosécrétrices tritocérébrales longent le tube digestif antérieur et se rendent aux organes de Schneider 2. Chacun de ces organes est logé contre la paroi latéro-ventrale du «jabot aspirateur», en avant des premiers diverticules mésentériques (pl. 1, fig. C).

Le long de son trajet, le nerf pharyngien émet de fines ramifications nerveuses en direction du tube digestif et s'étend en arrière des organes de Schneider 2 autour des caecums digestifs. Ces dernières expansions contiennent, outre des neurosécrétions basophiles, des amas de sécrétion acidophile probablement élaborée par les cellules sécrétrices des organes de Schneider 2.

SERNA de ESTEBAN (1981) nomme deuxième organe neurohémal (O.NH.2) ces expansions garnies de sécrétions; le terme proposé paraît acceptable, mais un examen ultrastructural est indispensable pour confirmer et préciser la fonction neurohémale d'une telle formation.

Les organes de Schneider 2 ont une composition mixte, nerveuse et glandulaire, la composante nerveuse étant la plus importante. Quelques cellules glandulaires envoient un prolongement cytoplasmique en direction centripète; la destination et le rôle des sécrétions ainsi acheminées restent énigmatiques.

La «glande de mue» de *Filistata insidiatrix*

Cette «glande de mue» qui correspond au tissu endocrine de MILLOT (1930) a, chez *Filistata*, une répartition uniquement prosomatique; elle est constituée d'îlots de cellules sécrétrices à cytoplasme granuleux pratiquement incolore après coloration à l'azan de Heidenhain. Chez la plupart des araignées déjà étudiées à cet égard, contrairement à ce qui peut être observé sur la *Filistata*, le cytoplasme des cellules endocrines de la glande de mue est toujours nettement acidophile. L'affinité tinctoriale réduite de ces cellules pourrait expliquer l'omission faite par MILLOT (1930) qui considère la famille des Filistatidae comme exceptionnelle par l'absence du tissu endocrine.

La «glande de mue» de *Filistata* comprend plusieurs groupes de cellules endocrines: les groupes latéraux à disposition grossièrement métamérique et le groupe postérieur.

— *Les groupes latéraux* correspondent à des îlots glandulaires latéro-ventraux situés sous les caecums digestifs en arrière du faisceau vasculo-nerveux de chaque appendice. Des languettes s'insinuent dans la partie coxale des pattes marcheuses et des pédipalpes, sans dépasser toutefois la jonction coxo-trochantérique.

Aucun élément endocrine n'a été repéré sous la masse nerveuse ventrale tapissée par un matelas de néphrocytes; ces derniers sont également abondants en avant du syncérébron: les îlots de cellules endocrines des pédipalpes émettent des prolongements latéro-antérieurs qui ne se rejoignent jamais en un amas médian («organe antérieur» de LEGENDRE, 1959).

— *Le groupe postérieur* est formé de travées rubanées qui entourent la cauda equina; de nombreux néphrocytes et hémocytes colmatent les espaces libres entre les îlots endocrines.

Les cellules glandulaires se trouvent dans la période post-mitotique, sur plusieurs spécimens, des noyaux de forte taille coexistent avec des paires de petits noyaux. En microscopie photonique, le cytoplasme clair apparaît granuleux mais peu vacuolisé (pl. 1, fig. D).

Discussion et conclusions

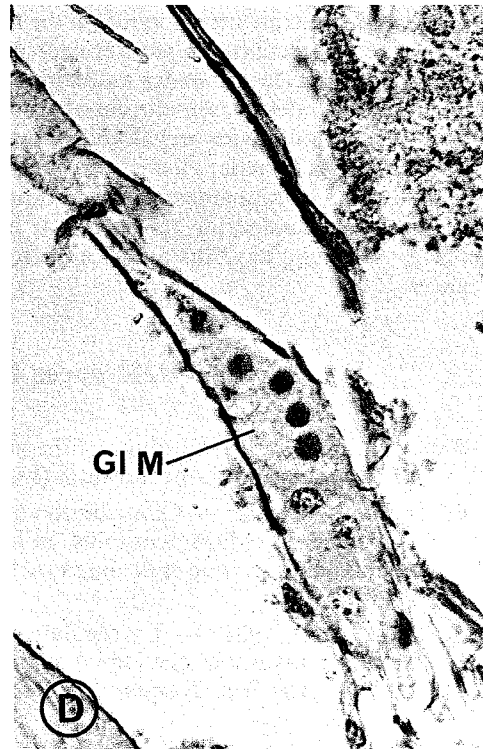
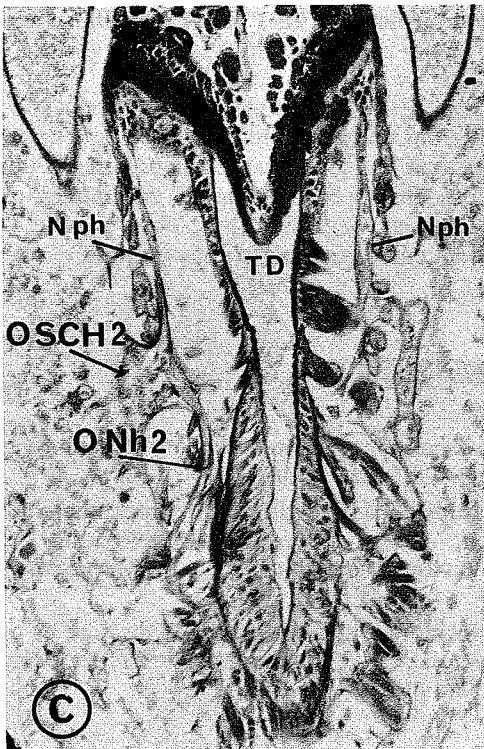
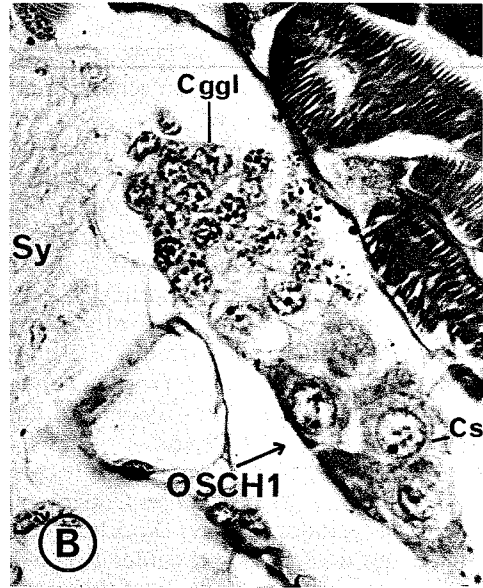
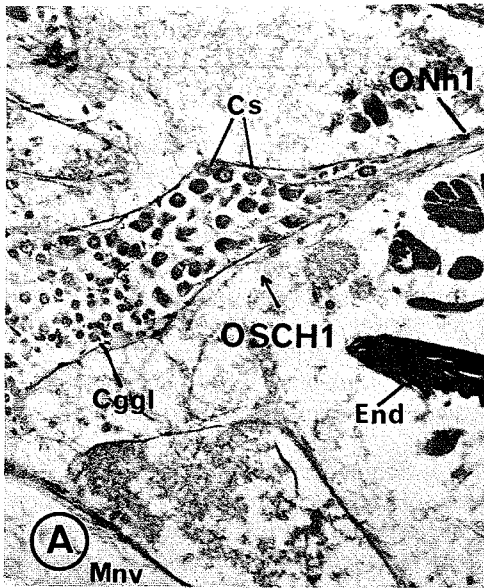
Selon MILLOT (1930), le «tissu endocrine» manque complètement chez *Nemesia* (Avicularidae, actuellement Ctenizidae), *Atypus* (Atypidae), *Scytodes* (Sicariidae) et *Filistata* (Filistatidae). Après vérification, STREBLE (1966) signale la présence d'éléments endocrines chez les Sicariidae, les Avicularidae et les Atypidae. D'autre part, d'après LEGENDRE (1981), la «glande de mue» des araignées mygalomorphes (Ctenizidae, Theraphosidae et Migidae au moins) se présente sous forme d'amas d'éléments endocrines, localisés essentiellement dans l'opisthosoma. La mise en évidence d'un «tissu endocrine» chez *Filistata insidiatrix* permet d'affirmer avec une quasi-certitude que toutes les araignées, sans exception, possèdent un tel tissu; cette conclusion était prévisible, compte tenu du rôle important en tant que «glande de mue» attribué à ces éléments endocrines (BONARIC, 1980; BONARIC & JUBERTHIE, 1980).

La «glande de mue», uniquement prosomatique chez les Filistates, possède une localisation proche de celle qui a été décrite jusqu'à présent chez la plupart des araignées labidognathes. La persistance des phénomènes de mue chez les femelles adultes reste possible grâce au maintien de la glande de mue dans un état fonctionnel durant plusieurs années. Des araignées femelles, dont le développement post-embryonnaire a dépassé sept années, fixées au mois de mars, présentent une «glande de mue» dont l'état physiologique correspond au stade d'intermue C (BONARIC, 1980, 1981). Certaines cellules endocrines se sont divisées récemment comme en témoigne la présence

Planche I. — Structure du système neuroendocrine rétro-cérébral et de la «glande de mue» chez *Filistata insidiatrix*. — A. Particularité des premiers organes de Schneider: relation entre les organes de Schneider 1 (OSCH1) et les cellules ganglionnaires du tritocérébron (Cggl). Coupe parasagittale. $\times 157$. — B. Même particularité observée en coupe transversale. $\times 618$. — C. Coupe horizontale effectuée au niveau des seconds organes de Schneider. $\times 157$. — D. La glande de mue de *Filistata*. Îlot de cellules endocrines appartenant à un groupe latéral (niveau PIII). Notez la coexistence de noyaux de taille différente. $\times 618$.

Toutes les coupes histologiques représentées sur cette planche ont été effectuées à partir de spécimens femelles adultes fixés au liquide de Duboscq-Brasil et colorées à l'azan de Heidenhain. — Cggl: cellules ganglionnaires. — Cs: cellules sécrétrices, glandulaires. — End: endosternite. — GIM: glande de mue. — Mnv: masse nerveuse ventrale. — Nph: nerf pharyngien. — ONh1: organe neurohémal 1. — ONh2: organe neurohémal 2. — OSCH1: organe de Schneider 1. — OSCH2: organe de Schneider 2. — Sy: syncérébron. — TD: tube digestif.

→



de petits noyaux jumelés côtoyant d'autres noyaux de forte taille. Le pic de sécrétion hormonale marqué par une intense vacuolisation du cytoplasme n'aura lieu que plus tard, probablement vers le mois d'août et septembre puisque les exuviations «post-nuptiales» interviennent en général annuellement en automne chez les femelles adultes élevées au laboratoire.

Les événements caractéristiques du cycle de mue qui durent un à deux mois pendant le développement nymphal, s'étalent dans le temps chez l'adulte femelle, ce cycle devenant la plupart du temps annuel.

Le complexe neuroendocrine rétrocébral (organes de Schneider 1 et 2; formations neurohémales qui leur sont annexées) bien que classique dans ses grandes lignes, présente certaines particularités. C'est ainsi que les premiers organes de Schneider sont, dans certains cas, en contiguïté avec les parties ganglionnaires tritocérébrales. Cette disposition permettrait d'interpréter les différents degrés d'intégration des organes de Schneider 1 au cerveau tels qu'ils sont connus chez les araignées, voire les Arachnides, l'intégration maximale du système neuroendocrine rétrocébral étant constatée chez les Acariens.

Du point de vue fonctionnel, les organes de Schneider 1 homologués avec les corpora cardiaca des insectes pourraient avoir un rôle dans le contrôle de l'activité sécrétoire des glandes de mue. Dans le cas des femelles âgées de Filistate, les cellules sécrétrices des organes de Schneider 1 paraissent actives; leur sécrétion acidophile s'accumule massivement dans les formations neurohémales (O.NH.1). Ce stockage des sécrétions pourrait correspondre à un ralentissement ou un arrêt de leur libération; cette libération contrôlée par des neurohormones provenant du système nerveux central serait déficiente chez les animaux étudiés.

Les Filistates présentent des affinités avec les araignées mygalomorphes et labidognathes. Comme les mygalomorphes, elles ont un cycle vital long et des mues imaginaires chez la femelle; elles ont en commun avec les labidognathes, la présence d'une glande de mue uniquement prosomatique, des glandes coxales simples ou digitées, un système neuroendocrine rétrocébral pareillement organisé. Il est donc justifié de placer la famille des Filistatidae à la frontière entre ces deux grands groupes d'araignées.

Références bibliographiques

- BABU, K.S., 1973. — Histology of the neurosecretory system and neurohemal organs of the spider, *Argiope aurantia* (Lucas). — *J. Morphol.*, **141** : 77-97.
- 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., 1981. — La régulation hormonale des phénomènes de mue et de diapause hivernale chez les Araignées. VI^e Coll. Arachnol. expr. fr. Modena-Pisa. — *Atti Soc. Toscana Sci. nat.*, **88** : 118-131.

- BONARIC, J.C. & JUBERTHIE, C., 1980. — La glande de mue des Araignées. Etude structurale et ultrastructurale de cette formation endocrine chez *Pisaura mirabilis* Cl. (Araneae, Pisauridae). V^e Coll. Arachnol. expr. fr. Barcelone. *Ediciones Universidad Barcelona* pp. 21-30.
- BONARIC, J.C. & JUBERTHIE, C., 1983. — Ultrastructure of the Retrocerebral Neuroendocrine Complex in *Pisaura mirabilis* Cl. (Araneae, Pisauridae). — *Zool. Jb. Physiol.*, **87** : 55-64.
- BONARIC, J.C., JUBERTHIE, C. & LEGENDRE, R., 1980. — Le complexe neuroendocrine rétro-cérébral et les formations neurohémales des Araignées. — *Bull. Soc. zool. France*, **105** : 101-108.
- BONNET, P., 1939. — Elevage de *Filistata insidiatrix* (Araneide). — *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **73** : 167-188.
- BONNET, P., 1940. — Contribution à l'étude des mues post-nuptiales chez les Araignées. — *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **75** : 260-271.
- EMERIT, M., 1976. — Quelques réflexions sur la trichobothriotaxie des Aranéides. C.R. III^e Coll. Arachnol. fr. Les Eyzies, pp. 40-51.
- GABE, M., 1955. — Données histologiques sur la neurosécrétion chez les Arachnides. — *Arch. Anat. microsc. Morph. exp.*, **44** : 351-383.
- GABE, M., 1966. — Neurosecretion. *Pergamon Press, Oxford*, 1091 p.
- JUBERTHIE, C., 1983. — Neurosecretory systems and neurohemal organs of terrestrial Chelicerata (Arachnida), in: A.P. GUPTA (ed.), *Neurohemal organs of Arthropods*, t. 6, pp. 149-203.
- KÜHNE, H., 1959. — Die neurosekretorischen Zellen und der retrocerebrale neuroendocrine Komplex von Spinnen (Araneae, Labidognatha) unter Berücksichtigung einiger histologisch erkennbaren Veränderungen während des postembryonalen Lebenslaufes. — *Zool. Jb. Anat.*, **77** : 527-600.
- LEGENDRE, R., 1953. — Le système sympathique stomatogastrique («organe de Schneider») des Araignées du genre *Tegenaria*. — *C.R. Acad. Sci., Paris*, **237** : 1283-1285.
- LEGENDRE, R., 1954. — Données anatomiques sur le complexe neuroendocrine rétro-cérébral des Aranéides. — *Ann. Sci. nat., Zool.*, **16** : 419-426.
- LEGENDRE, R., 1958. — Sur la structure du complexe neuroendocrine rétro-cérébral de l'Araignée mygalomorphe *Scodra* (*Stromatopelma*) *calceata* Fabr. (*Theraphosidae*). — *C.R. Acad. Sci., Paris*, **246** : 3671-3674.
- LEGENDRE, R., 1959. — Contribution à l'étude du système nerveux des Aranéides. — *Ann. Sci. nat., Zool.*, **1** : 339-473.
- LEGENDRE, R., 1981. — Les éléments endocrines de la glande de mue chez les araignées mygalomorphes. — *Rev. Arachnol.*, **3** : 133-138.
- MILLOT, J., 1930. — Le tissu réticulé du céphalothorax des Aranéides et ses dérivés : néphrocytes et cellules endocrines. — *Arch. Anat. microsc.*, **26** : 43-81.
- PALMGREN, P., 1978. — On the muscular anatomy of Spiders. — *Acta zool. fennica*, **155** : 1-41.
- SADANA, G.L., 1975. — Neurosecretory elements in the nervous mass of *Lycosa chaperi* Simon (Araneida, Lycosidae). Proc. 6th int. Arachn. Congr. Amsterdam pp. 158-160.

- SCHNEIDER, A., 1892. — Système stomatogastrique des Aranéides. — *Tabl. zool., Poitiers*, 2 : 87-94.
- SERNA de ESTEBAN, C.J. de la, 1973. — Histologie du système neuroendocrine rétro-cérébral de *Polybetes pythagoricus* (Holmberg, 1874) (Araneae, Labidognatha). — *Ann. Sci. nat., Zool.*, 15 : 595-606.
- SERNA de ESTEBAN, C.J. de la, 1981. — Los organos neuroendocrinos y neurohemales retrocerebrales en la hembra de *Latrodectus mirabilis* (Holmberg, 1876) (Araneae, Theridiidae). — *Physis*, 40 : 55-62.
- STREBLE, H., 1966. — Untersuchungen über das hormonale System der Spinnentiere (Chelicerata) unter besonderer Berücksichtigung des «endokrinen Gewebes» der Spinnen (Araneae). — *Zool. Jb., Physiol.*, 72 : 157-234.
- YOSHIKURA, M. & TAKANO, S., 1972. — Neurosecretory system of the purse web spider *Atypus karschi* Doenitz. — *Kumamoto J. Sci., Biol.*, 11 : 29-36.