

déforme simultanément. Le neurone émet alors des signaux électriques, qui se propagent vers le système nerveux central.

Bien que l'on connaisse depuis longtemps l'anatomie des capteurs des arthropodes, leur fonctionnement n'a été découvert que dans les années 1930, lorsqu'on a appris à enregistrer l'activité des neurones, à l'aide d'amplificateurs électroniques. John Pringle, de l'Université d'Oxford, a été le premier à étudier les arthropodes de cette façon. Il a remarqué que les capteurs étaient orientés dans des directions précises et il a supposé qu'ils étaient sensibles aux contraintes dans une direction particulière. En outre, les capteurs de contrainte étaient regroupés à proximité des articulations et aux extrémités des pattes, zones de l'exosquelette particulièrement soumises à des contraintes, et près de points de l'exosquelette solidaires des tendons des muscles : les sensilles des arthropodes réagissaient probablement aux contraintes créées par les contractions des muscles internes.

Plus récemment, Reinhard Blickhan et Friedrich Barth, de l'Université de Francfort, ont montré la grande sensibilité des jauges de contrainte des arthropodes. En attachant des jauges miniatures sur des segments de pattes, ils ont directement mesuré les contraintes exercées sur la patte de l'araignée tropicale *Cupiennius salei*. Ils ont notamment observé que la cuticule d'un arthropode est presque aussi dure qu'un os humain, à masse égale : la cuticule et l'os ont un module d'élasticité (le rapport entre la pression subie et la déformation relative) de l'ordre

de dix milliards de newtons par mètre carré. Pour déceler les déformations d'une structure aussi rigide, il faut des capteurs remarquablement sensibles : leur sensibilité au déplacement est du même ordre que celle de l'oreille humaine vis-à-vis du son.

Des études physiologiques ont prouvé la sensibilité directionnelle de ces capteurs des arthropodes. La sensille campaniforme des insectes réagit plus, à intensité égale, à une force qui la comprime transversalement. Chez les araignées, les canaux sensoriels sont également très directionnels. Des canaux de différentes longueurs sont regroupés sur les pattes en des ensembles en forme de harpe. Cette disposition favorise l'aptitude de l'araignée à trouver la direction des forces appliquées. Les récepteurs des crustacés ont des capacités similaires.

Si les arthropodes sont pourvus de jauges de contrainte, comment les utilisent-ils pour se déplacer ? Pour répondre à cette question, la blatte est un sujet de choix : dépourvue de tout moyen de défense, elle ne doit sa survie qu'à sa rapidité. Sa marche est donc particulièrement bien coordonnée.

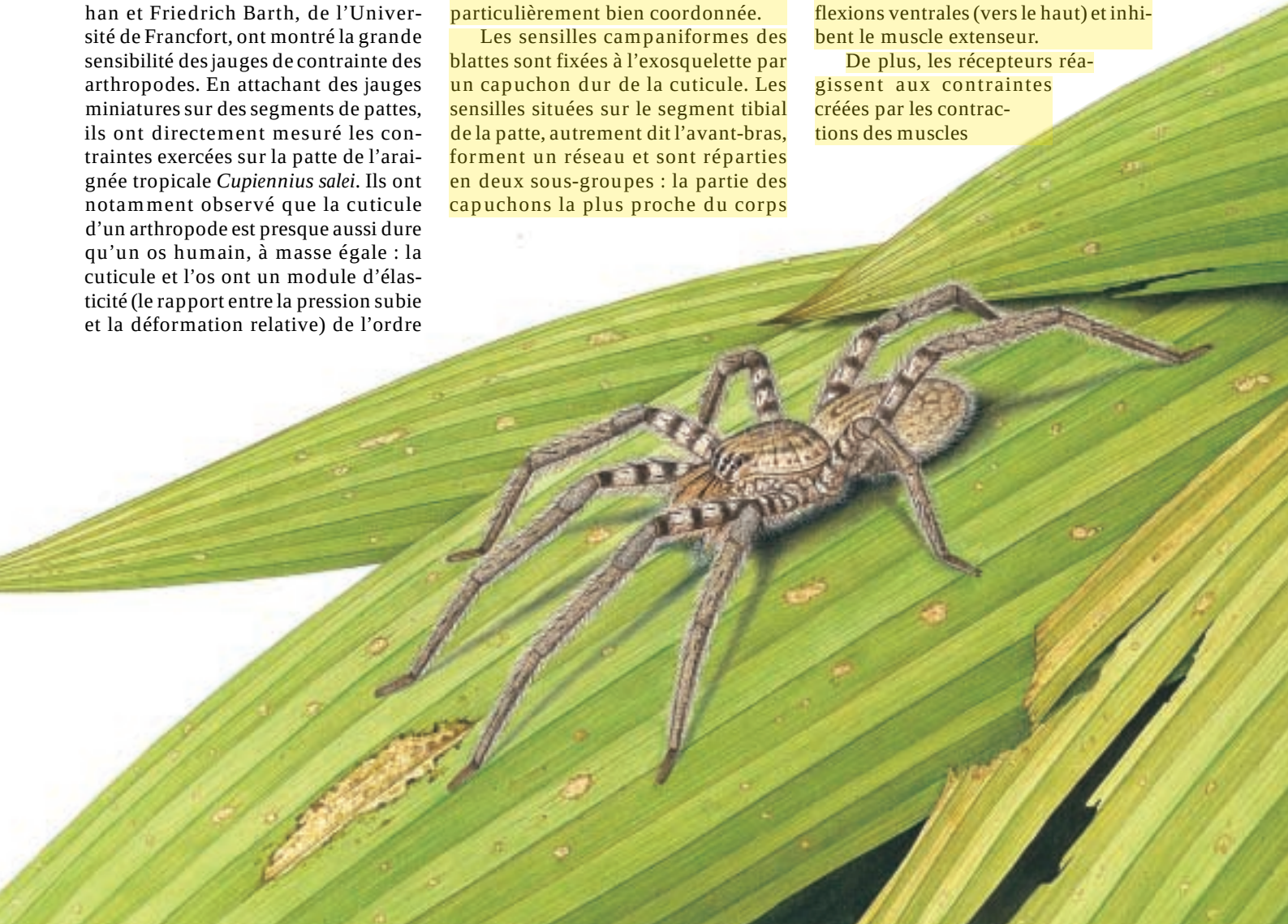
Les sensilles campaniformes des blattes sont fixées à l'exosquelette par un capuchon dur de la cuticule. Les sensilles situées sur le segment tibial de la patte, autrement dit l'avant-bras, forment un réseau et sont réparties en deux sous-groupes : la partie des capuchons la plus proche du corps

est orientée perpendiculairement à l'axe longitudinal de la patte, et l'autre partie pointe parallèlement à l'axe de la patte. Il est intéressant de remarquer que les ingénieurs disposent souvent leurs jauges de contrainte de la même façon sur les structures qu'ils veulent surveiller ou analyser.

Flexion, extension !

Pour connaître les relations entre ces capteurs et les muscles, nous avons entravé des blattes, en agrafant leurs pattes sur un support, puis nous avons stimulé les capuchons de chacun des organes avec un filament de tungstène de quelques micromètres de diamètre ; simultanément nous enregistrons l'activité des muscles du tibia. Les récepteurs dont les capuchons sont perpendiculaires à l'axe de la patte réagissent aux flexions dorsales du tibia (vers le bas) ; ils excitent le muscle extenseur (dont la fonction est la même que celle du quadriceps, le muscle de la cuisse relié à la rotule, chez l'homme). Les sensilles dont les capuchons sont parallèles à la patte réagissent aux flexions ventrales (vers le haut) et inhibent le muscle extenseur.

De plus, les récepteurs réagissent aux contraintes créées par les contractions des muscles



de l'animal. Les sensilles aux capuchons perpendiculaires ne réagissent que lors de la contraction des muscles fléchisseurs (situés à l'arrière de la cuisse chez l'homme), et ceux qui possèdent des capuchons parallèles ne réagissent qu'à celle des muscles extenseurs.

Dans ces expériences, les blattes étaient entravées. Comment les sensilles participent-elles à la marche en conditions normales? Pour répondre à cette question, nous avons enregistré

l'activité des récepteurs chez des insectes qui se déplaçaient librement, et nous l'avons comparée à celle des muscles du tibia. Lorsqu'elles marchent, les blattes déplacent leurs pattes comme presque tous les animaux : elles soulèvent d'abord une patte, puis l'avancent au cours d'une phase de balancement ; elles baissent ensuite la patte en poussant vers l'arrière, pendant une phase d'appui. C'est pendant cette dernière phase que la patte soutient effective-

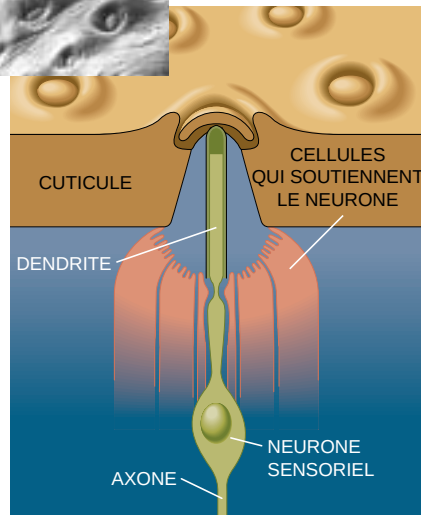
ment l'animal et le propulse. Les muscles fléchisseurs sont actifs pendant la phase de balancement, tandis que les muscles extenseurs se contractent pendant la phase d'appui.

Pour enregistrer l'activité électrique des sensilles, nous avons implanté des sondes dans une patte, près du nerf qui contient les neurones reliés aux récepteurs. Au début de la phase d'appui, l'animal place une patte sur la surface de marche et

BLATTE



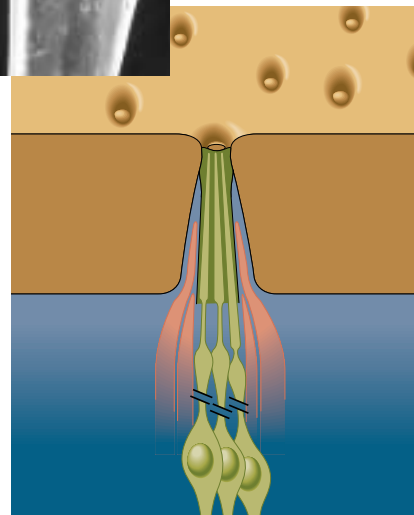
SENSILLE CAMANIFORME
20 MICROMÈTRES
DE DIAMÈTRE



CRABE



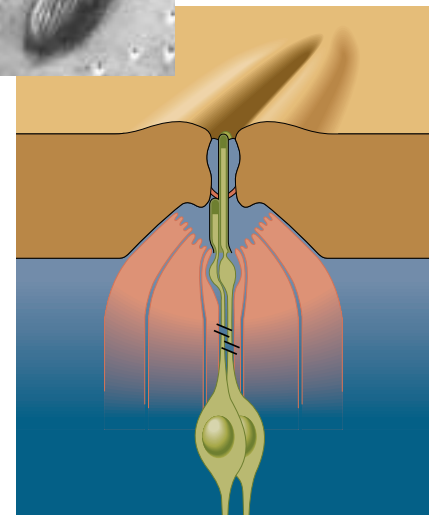
ORGANE SENSIBLE
AUX FORCES
5 MICROMÈTRES
DE LONG



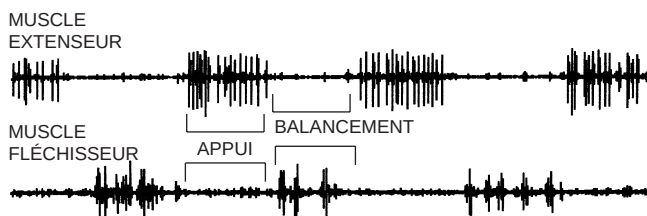
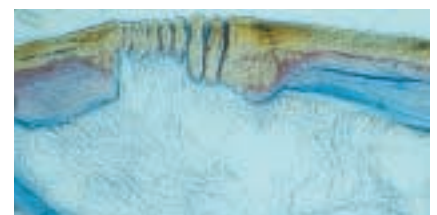
ARAIGNÉE



ORGANE SENSORIEL
EN FORME DE HARPE
GRAND AXE :
17 MICROMÈTRES



2. LES CONTRAINTES QUI S'EXERCENT sur l'exosquelette des arthropodes sont détectées par des organes sensoriels, situés en divers endroits des pattes (flèches rouges, rangée du haut). Les micrographies en montrent la forme (cartouches en noir et blanc). Ces organes sont caractérisés par la présence de canaux traversant la cuticule (dessins, au milieu). Des neurones traversent ces canaux et sont reliés à des membranes minces, situées près de la surface de l'exosquelette. Chaque neurone est prolongé par un axone, qui le relie au système nerveux central. Une coupe en couleurs d'une partie de la cuticule d'une patte d'araignée (en bas, à droite) montre les fentes des canaux, d'une largeur de quelques micromètres.



3. LA MARCHÉ DE LA BLATTE résulte d'un ensemble de cycles à deux temps : l'appui et le balancement de chaque patte. On a représenté ici le cycle de la patte arrière droite (en rose). Dans la phase d'appui, la patte prend appui sur une surface et propulse l'insecte (1,2) ; dans la phase de balancement, la patte est soulevée et ramenée vers l'avant (3,4). Des mesures d'activité musculaire (à gauche) montrent que les muscles extenseurs sont actifs pendant la phase d'appui, tandis que les muscles fléchisseurs prennent le contrôle pendant la phase de balancement.