

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

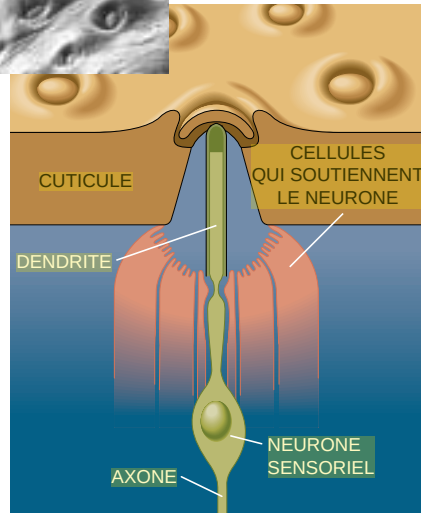
phase que la patte soutient effectivement l'animal et le propulse. Les muscles fléchisseurs sont actifs pendant la phase de balancement, tandis que les muscles extenseurs se contractent pendant la phase d'appui.

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



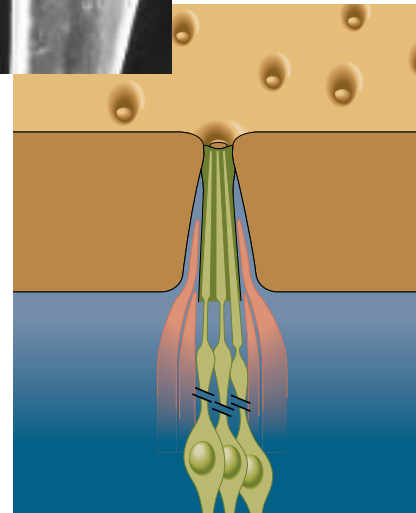
SENSILLE CAMANIFORME
20 MICROMÈTRES
DE DIAMÈTRE



CRABE



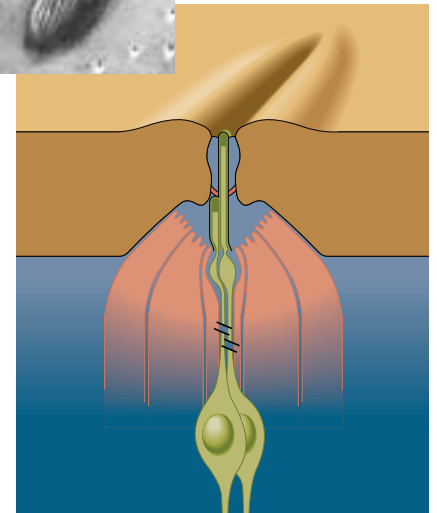
ORGANE SENSIBLE
AUX FORCES
5 MICROMÈTRES
DE LONG



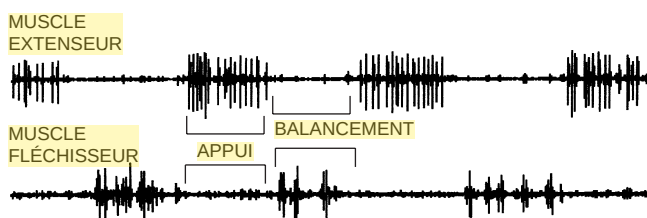
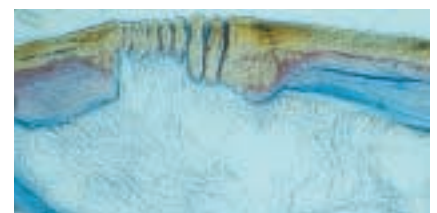
ARAIGNÉE



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.

s'appuie sur elle de tout son poids. Cette force courbe la face supérieure (dorsale) du tibia : les sensilles dont les capuchons sont perpendiculaires à l'axe de la patte sont activées. Elles commandent alors la contraction du muscle extenseur, ce qui propulse l'animal.

Le muscle travaille jusqu'à la fin de la phase d'appui, lorsque des contractions prolongées courbent la face inférieure (ventrale) du tibia. Cette courbure active alors les récepteurs dont les capuchons sont parallèles à l'axe de la patte : ils inhibent le muscle extenseur et activent le muscle fléchisseur, qui balance la patte de la blatte vers l'avant pour préparer le pas suivant. Ainsi, grâce aux informations que lui fournissent ses jauges de contrainte biologiques, l'animal suit les contraintes de courbure alternativement dorsale et ventrale qui s'exercent sur sa patte et ajuste ses mouvements en conséquence.

Des chaussures pour les crabes

Le mécanisme que nous avons exploré chez la blatte s'apparente à un enchaînement de réflexes. Les organes sensibles aux forces participent toutefois à des tâches de coordination plus complexes. Les crabes, par exemple, sont confrontés à des problèmes différents de ceux qui se posent aux blattes : ils ont dix pattes, ce qui requiert davantage de coordination, et nombre d'entre eux, tel le crabe vert *Carcinus maenas*, se déplacent latéralement. Les pattes du crabe servent donc aussi bien à pousser qu'à tirer l'animal.

Les organes de détection des contraintes du crabe sont étroitement regroupés sur le dactyle, le segment équivalent au « pied », à l'extrémité de la patte. Cette position leur permet de suivre les forces qui s'exercent le long de la patte : ils réagissent aux courbures du dactyle et aux contraintes qui résultent de contractions musculaires. Ces organes sensibles aux forces modulent aussi l'activité du muscle de marche principal du crabe, le muscle abaisseur, qui appuie la patte sur la surface de marche.

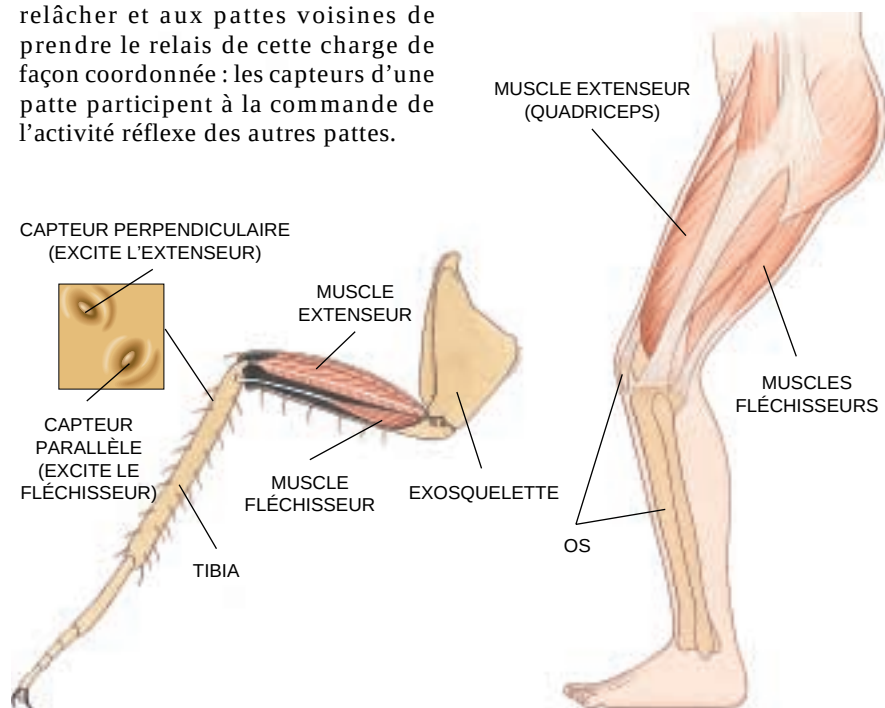
Fred Libersat et François Clarac, alors au laboratoire CNRS d'Arcachon, ont découvert que les capteurs participent à des comportements plus com-

plexes que des réflexes. Pour tester la locomotion de ces animaux, ils avaient chaussé des crabes d'un petit sabot bien ajusté, une sorte d'étrier miniature, dont le serrage pouvait être réglé par une vis. Ils déformaient ainsi le dactyle d'une patte pendant les déplacements du crabe et en stimulaient en permanence les récepteurs.

Lorsque l'on comprime ainsi le dactyle du crabe, la durée et l'amplitude de l'activité du muscle abaisseur de la patte appareillée diminuent. D'autre part, l'activité des muscles abaisseurs des pattes voisines est modifiée : ils sont actifs plus longtemps et ils fonctionnent selon un mode alterné de part et d'autre de la patte comprimée. Autrement dit, lorsqu'une charge s'applique sur une patte, les capteurs de cette patte ordonnent au muscle abaisseur de se relâcher et aux pattes voisines de prendre le relais de cette charge de façon coordonnée : les capteurs d'une patte participent à la commande de l'activité réflexe des autres pattes.

Des jauges à mémoire

Des organes sensibles aux forces ont des fonctions encore plus perfectionnées : des araignées les utilisent pour mémoriser des informations relatives à leurs déplacements, comme le montre l'expérience suivante. On place une araignée tropicale sur une surface plane, on l'aveugle, et on lui présente une mouche vivante : elle localise rapidement cette dernière par les vibrations qu'elle émet. On oblige alors l'araignée à s'éloigner de sa proie, en marchant, jusqu'à une certaine distance du site de capture, où on la laisse libre : elle repart vers le point d'origine, même si la mouche en a été enlevée. Quand on a éloigné l'araignée du site de capture en lui faisant suivre une trajectoire



4. LES PATTES DES BLATTES et les jambes humaines fonctionnent grâce à des muscles similaires. Les muscles fléchisseurs, à l'arrière de la cuisse, correspondent aux muscles fléchisseurs de l'insecte, et le quadriceps aux muscles extenseurs. Les organes sensibles aux forces de l'insecte sont orientés de façon à détecter des contraintes dans toutes les directions et à commander des muscles spécifiques.



5. LA COORDINATION DES PATTES du crabe est perturbée par une action qui s'exerce sur ses organes sensibles aux forces, comme le montre cette expérience où l'on place un petit étrier qui courbe l'extrémité d'une patte (la patte numéro 3). La stimulation continue des organes sensoriels empêche le fonctionnement des muscles abaisseurs de la patte et excite les muscles analogues des pattes voisines.