

Ultrastructure de l'organe de Johnston de la Fourmi *Camponotus vagus* Scop. (Hymenoptera, Formicidae)

Claudine Masson et Danielle Gabouriaut*

Reçu le 20 novembre 1972

Ultrastructure of Johnston's Organ of the Ant *Camponotus vagus* (Hymenoptera, Formicidae)

Summary. Johnston's organ of *Camponotus vagus* is composed of 55 chordotonal structures, each of them being formed by one or several scolopidia. The dendritic endings of the chordotonal organs are in contact with cuticular cones which occur at the articular joint between pedicellus and the third antennal segment.

Each scolopidium is composed of three dendrites. The three proximal segments are enclosed by one cell, CE₁, which is connected with neighbouring epithelial cells by specific attachment zones containing microtubules. At the level of the ciliary roots and of the dendritic ciliary segments, the three dendrites are enclosed by the scolopal cell which secretes the scolopal rod around each dendrite. Some junctions occur between the dendrites and the scolopal cell. The scolopal rods are interconnected constituting the scolopal ring.

The distal portion of each dendrite exhibits a different ultrastructure: some of them are short and terminate in the scolopal ring while others continue to the joint, here being covered by a cuticular canal. Generally there is only one dendrite which is connected with the joint by a cuticular stalk.

Each chordotonal structure is formed by one or several scolopidia. Very often the first ensheathing cells, CE₁, of one organ are connected by some intercellular differentiations.

Above the scolopal cells two other ensheathing cells, CE₂ and CE₃, are to be found. These cells define each sensory unit.

Intercellular differentiations are described at all levels of the system, between neural elements on the one hand and between neural elements and associated structures on the other hand.

Specific inclusions such as associated "arm-bearing" microtubules are described near some of the junctions.

The possible role of these specific structures in the process of impulse conduction in mechanoreceptors is discussed. The results are compared with those obtained from Johnston's organs of other species. Their functional significance is discussed.

Key words: Johnston's organ — *Camponotus vagus* (Hymenoptera, Formicidae) — Chordotonal structure, Scolopidia — Electron microscopy.

Résumé. L'organe de Johnston de *Camponotus vagus* est composé par un ensemble d'environ 55 structures chordotonales, chacune étant formée par une ou plusieurs scolopidies. Les terminaisons dendritiques de tous les organes chordotonaux aboutissent sous des cônes cuticulaires insérés dans la membrane d'articulation entre le pédicelle et le troisième article antennaire.

Chaque scolopédie est composée de 3 dendrites; les trois segments proximaux sont entourés par une même cellule enveloppe CE₁ fortement accolée aux cellules épithéliales adjacentes au moyen d'attaches spécifiques. Au niveau des racines ciliaires et des segments ciliaires les trois dendrites sont enveloppés dans une cellule scolopale qui sécrète des colonnes scolopales autour de chaque dendrite et ayant des points de jonctions avec ceux-ci. Ces colonnes scolo-

* Technicienne associée.

pales se réunissent ensuite pour entourer les trois dendrites dans un cylindre scolopal unique. A partir des dilatations ciliaires les dendrites évoluent de façon différente; certains s'interrompent très tôt dans le cylindre scolopal alors que d'autres s'élèvent plus haut jusqu'à l'articulation, leur extrémité distale étant coiffée d'un tube cuticulaire. Par structure chordotonale il n'y a généralement qu'une dendrite — quel que soit le nombre des scolopides à l'origine de la structure — qui est relié à la membrane articulaire par une «tigelle cuticulaire intermédiaire».

Chaque structure chordotonale est formée par une scolopide, ou le regroupement de plusieurs identiques à celle décrite ci-dessus. Le plus souvent les premières cellules enveloppes CE_1 présentent des zones d'affrontement membranaires entre CE_1 des scolopides d'un même organe chordotonal.

A partir du niveau des cellules scolopales, deux cellules enveloppes CE_2 et CE_3 , se relayent successivement, formant un manchon autour des groupements scolopidaux, déterminant ainsi l'unité sensorielle.

On a observé et décrit des différenciations intercellulaires à tous les niveaux du système, entre éléments nerveux d'une part et éléments nerveux et structures associées d'autre part. Des inclusions particulières telles des microtubules associées en chaîne au moyen de bras ont notamment été décrites au niveau de structures de jonctions.

Le rôle des divers structures et caractères spécifiques rencontrés lors de la description de l'ensemble de la structure réceptrice est envisagé dans le sens des mécanismes de transduction.

I. Introduction

Dans le cadre de l'étude de l'équipement sensoriel de l'antenne de *Camponotus vagus* Scop., et de la physiologie des récepteurs de plusieurs modalités sensorielles (Masson, 1970; Masson et Friggi, 1971 a, 1971 b; Masson, Gabouriaux et Friggi, 1972; Masson et Friggi, 1972 a, 1972 b; Friggi et Masson, 1972; Masson, 1972), il était intéressant de connaître aussi finement que possible l'organisation de l'organe de Johnston.

Lors d'un précédent travail (Masson, 1972) sur l'analyse de l'organisation sensorielle des principales articulations de l'antenne de l'ouvrière de *Camponotus vagus*, nous en avons déjà ébauché une étude; celle-ci a, depuis, été approfondie par des observations en microscopie électronique; les résultats en sont présentés dans cet article.

Comme nous le verrons, l'organisation nerveuse des diverses structures chordotonales de l'organe de Johnston de cette *Formicinae* est complexe; c'est pourquoi, tout en les comparant avec celles étudiées par plusieurs auteurs chez certains autres groupes d'Insectes (Eggers, 1923, 1924; Debauche, 1935; Uga et Kuwabara, 1965; Howse, 1968; Smith, 1969; Howse et Claridge, 1970), il nous a semblé intéressant de faire une comparaison avec l'organe de Johnston d'une fourmi appartenant à une espèce des plus primitives, *Myrmecia forficata* (*Myrmeciinae*).

II. Matériel et techniques

Cette étude porte sur des ouvrières de *Camponotus vagus* Scop. (*Formicinae*), dont les colonies prélevées dans la région d'Antibes, sont maintenues en élevage au laboratoire — et sur des ouvrières de *Myrmecia forficata* (*Myrmeciinae*) en provenance d'Australie¹.

L'organe de Johnston a fait l'objet d'une part d'une analyse sur coupes semi-fines, et d'autre part a été étudié au microscope électronique.

¹ Ces *Myrmecia* ont été prélevées aux environs de Canberra, par G. le Masne, grâce à l'obligeance de R. W. Taylor.

Pour les deux techniques, utilisées très souvent en alternance, les fixations sont les suivantes :

1. Ou bien les pièces prélevées dans le liquide physiologique sont fixées par le Tétroxyde d'Osmium à 1% dans une solution tampon Palade pendant 1 h 30 à 4°C.

2. Ou bien les pièces, fixées à sec très rapidement par le glutaraldéhyde à 2% dans un tampon cacodylate (16 h à 4°C) avec postfixation par le tétroxyde d'osmium à 1% dans la même solution tampon pendant 1 h, suivie d'une pré-coloration à l'acétate d'uranyle.

L'inclusion faite dans l'épon est suivie de coupes effectuées à l'ultratome LKB. Ces coupes sont, selon la technique de fixation utilisée, soit contrastées par l'acétate d'Uranyle en solution alcoolique et le citrate de Plomb, soit colorées par le citrate de Plomb seul.

III. Observations

L'observation au microscope photonique d'antennes éclaircies, au niveau des deuxième et troisième articles antennaires montre, dans le pédicelle, près de l'articulation avec l'article III, une couronne de « tubules » en forme de cônes évasés, dont les plus grandes bases sont dirigées vers le scape, et la pointe aboutit dans les dépressions cuticulaires situées régulièrement dans le joint articulaire entre II et III. (fig. 33).

Des coupes semi-fines transversales ont permis de dénombrer sur les antennes des ouvrières de *Camponotus* une moyenne de 55 structures apparemment identiques lors des observations normales au microscope optique (fig. 2 et 3).

Déjà l'étude sur coupes semi-fines (fig. 2 et 3), et encore mieux les images de microscopie électronique (fig. 29 à 32) à un niveau proche de l'articulation II—III, indiquent que les dendrites viennent affleurer sous le joint articulaire en passant dans des travées parallèles creusées à travers la membrane d'articulation. Lors d'une observation de détail, on remarque que dans les 55 travées ainsi formées, le nombre des dendrites sectionnés près de la périphérie est variable (de 1 à 6, fig. 29 à 32).

Il était alors nécessaire de connaître l'organisation nerveuse des divers groupements sensoriels, aussi loin qu'il était possible de le faire, soit jusqu'aux nerfs sensoriels eux-mêmes. Ainsi, nous avons étudié l'organe de Johnston de *Camponotus vagus* en essayant de comprendre l'organisation de ce que nous appellerons le « complexe sensoriel récepteur », — ou comme nous le verrons plus loin, « l'organe chordotonal » —, c'est-à-dire l'origine profonde de l'ensemble compris dans une travée et aboutissant à une seule dépression du joint articulaire.

Nous étudierons ces structures nerveuses en suivant, depuis les axones des neurones bipolaires, les dendrites dès leur origine dans le péricaryone jusqu'à leur extrémité — segments proximal, ciliaire, distal —, en décrivant au fur et à mesure les diverses structures associées rencontrées.

Au cours de cette description se reporter, en plus des figures citées, au diagramme de la fig. 7.

L'élément-base de chaque complexe récepteur est la scolopidie.

Dans une première partie (A), nous étudierons l'organisation de cette scolopidie.

Dans une deuxième partie (B), nous envisagerons l'organisation de chaque complexe récepteur : en effet dans chaque travée de la membrane articulaire

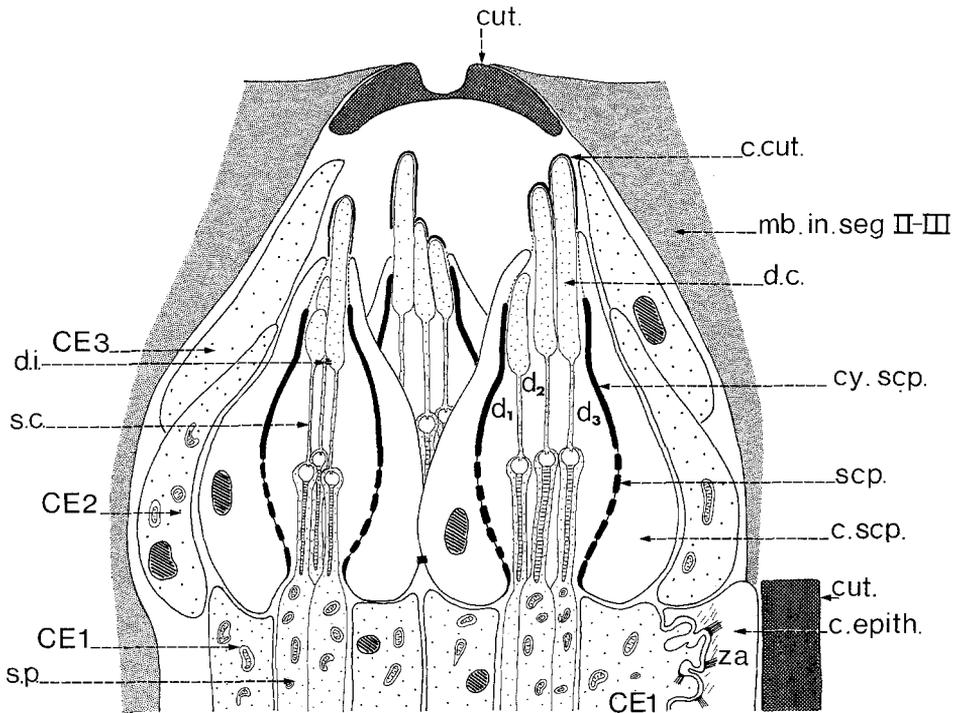
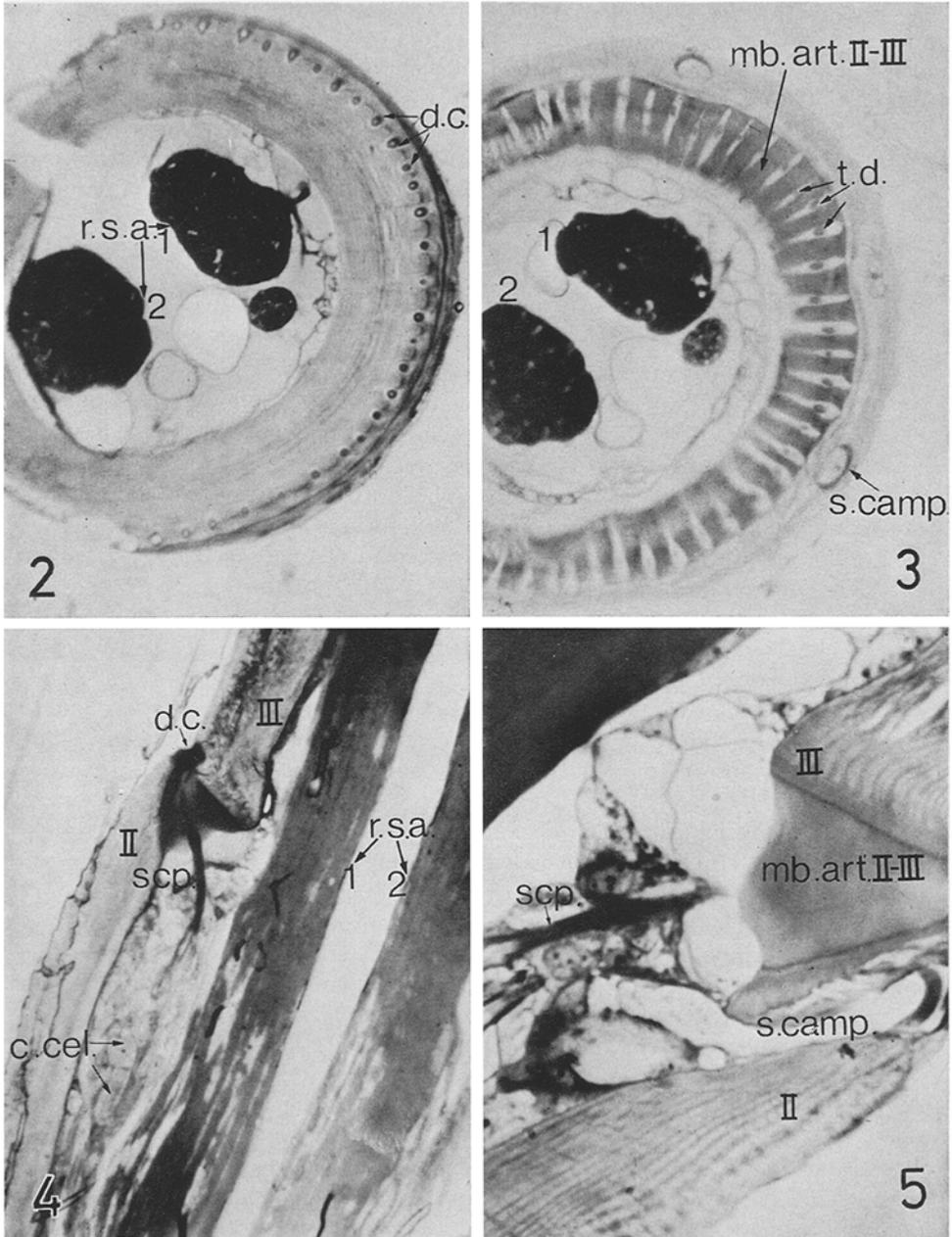


Fig. 1. Schéma interprétatif de l'organisation d'un des groupements scolopidiaux de l'organe de Johnston de *Camponotus vagus* (= organe chordotonal). CE_1 première cellule enveloppe entourant les régions proximales des trois neurones bipolaires d'une scolopédie. CE_2 deuxième cellule enveloppe, celle-ci entoure l'ensemble des scolopédies constituant un organe chordotonal au niveau des cellules scolopales. CE_3 troisième cellule enveloppe; elle relaie CE_2 en haut des cellules scolopales et atteint les régions les plus distales des terminaisons dendritiques. d_1, d_2, d_3 dendrites d'une même scolopédie. *cut.* cuticule. *c.epith.* cellule épithéliale. *Za* zones d'attaches entre CE_1 et la cellule épithéliale sous-cuticulaire. *s.p.* segment dendritique proximal. *s.c.* segment dendritique ciliaire. *d.c.* dilatation ciliaire. *c.scp.* cellule scolopale. *scp.* colonnes scolopales. *cy.scp.* cylindre scolopale. *c.cut.* canal cuticulaire. *mb.in.seg.II-III* membrane intersegmentaire entre les articles antennaires II et III. *d.i.* différenciations intercellulaires Fig. 2—5. Ces quatre clichés ont été pris au microscope photonique d'après des coupes semi-fines (fig. 2 et 3: coupes transversales; fig. 4 et 5: coupes longitudinales)

Fig. 2. La coupe passe à travers le joint articulaire II—III, exactement au niveau des dépressions cuticulaires (*d.c.*) correspondant à tous les organes chordotonaux sous-jacents de l'organe de Johnston

Fig. 3. La coupe passe par un niveau peu éloigné de celui de la fig. 2, mais est ici entièrement située dans le pédicelle (II). On voit très nettement les diverses travées dans la membrane articulaire (*mb.art.II-III*) dans lesquelles sont situées les terminaisons dendritiques (*t.d.*) de chaque structure chordotonale. Sur ce cliché sont visibles trois des sensilles campaniformes (*s.camp.*) qui constituent à ce niveau une couronne externe autour de celle de l'organe de Johnston

Figs. 4 et 5. Ces deux microphotographies correspondent à des plans de coupes "longitudinaux" passant à travers l'articulation du pédicelle (II) avec le troisième article antennaire (III).



Sur les deux clichés on observe la membrane articulaire (*mb.art.II—III*) entre les articles II et III à travers laquelle passent les structures sensorielles aboutissant aux dépressions cuticulaires (*d.c.*). *Scp.* cellule scolopale; *C.cel.* corps cellulaires des neurones; *r.s.a.1* et *r.s.a.2* rameaux sensoriels antennaires 1 et 2

chemine le (ou les) dendrite (s) originaire (s) d'une (ou plusieurs) scolopidie (s), le processus «d'élimination» des dendrites sera étudié.

Enfin (C), nous discuterons des modalités de fonctionnement de l'organe dans son ensemble, en prenant notamment en considération des résultats électrophysiologiques d'approche déjà obtenus ainsi que des données structurales comparatives prises sur une des espèces les plus primitives de fourmi, *Myrmecia forficata*. Le rôle des inclusions spécifiques rencontrée dans les éléments nerveux et les structures associées, ainsi que celui des diverses formes de différenciations intercellulaires seront discutés.

A. La scolopidie, élément-base de chaque complexe récepteur. Son organisation

Chaque scolopidie est composée de trois neurones bipolaires. Nous avons pu suivre jusqu'à l'un des deux nerfs antennaires sensoriels, les petits rameaux sensoriels principaux (fig. 8 et fig. 9). A chaque scolopidie, correspondent donc trois axones (fig. 7) et trois corps cellulaires (fig. 6).

Pour chaque scolopidie, on constate le plus souvent que les trois péricaryones sont de tailles différentes (fig. 6), mais ce phénomène est variable, et nous n'avons pu, jusqu'à maintenant, déterminer s'il existe pour chaque scolopidie une cellule sensorielle différente ou plus importante que les deux autres.

Nous étudierons la scolopidie en la découpant en trois parties dont la terminologie adoptée sera celle admise pour les dendrites qu'elle renferme: région scolopidiale proximale, ciliaire et distale.

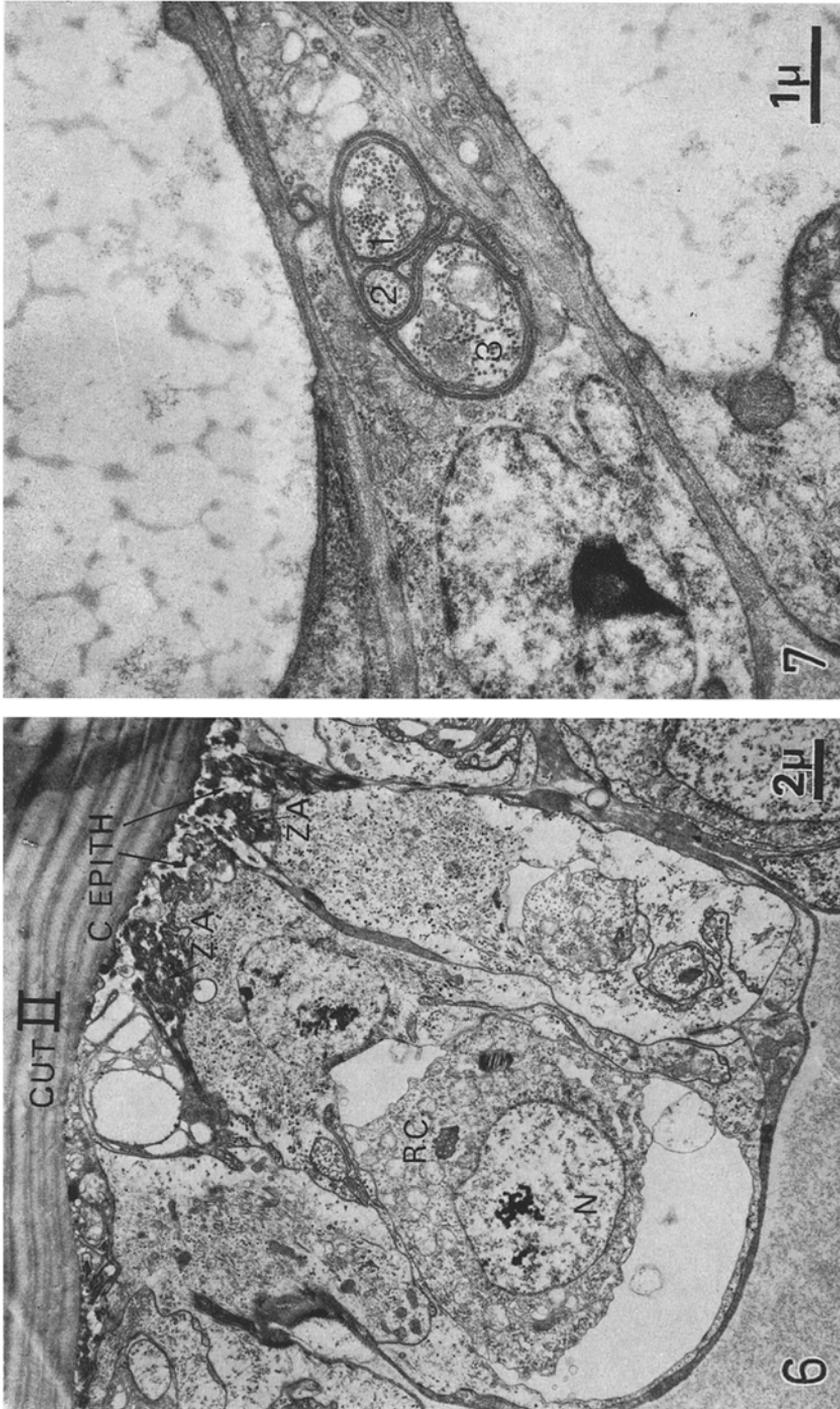
1. *Région scolopidiale proximale.* Les parties basales des segments proximaux des trois dendrites sont regroupées et enfermées dans une première cellule-enveloppe CE_1 (fig. 1); on observe à ce niveau la formation d'un meso à plusieurs branches (fig. 10 à 12).

La cellule-enveloppe contient des mitochondries qui sont généralement situées près des branches du meso. De plus le cytoplasme de cette cellule est envahi par des microtubules qui présentent la caractéristique d'être associés les uns aux autres selon des chaînes plus ou moins grandes au moyen de «bras» (fig. 13).

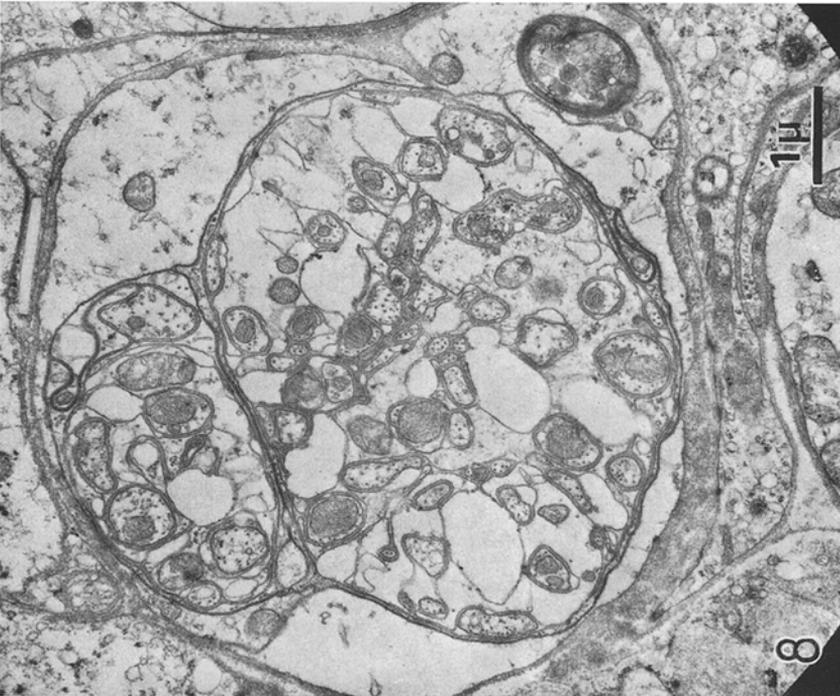
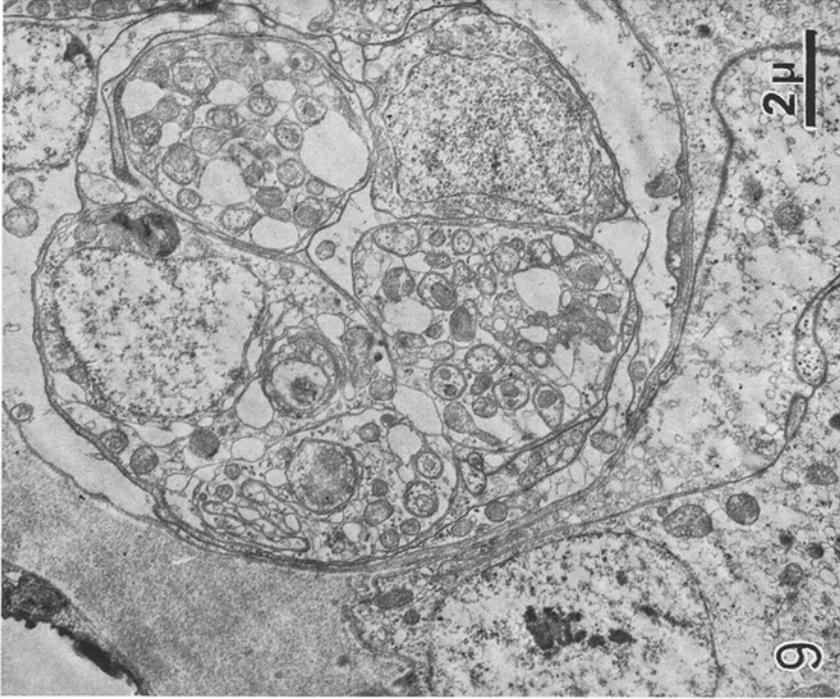
La cellule-enveloppe, CE_1 , d'une scolopidie est très fortement accolée à une cellule épithéliale sous-cuticulaire de la paroi antennaire (fig. 1) au moyen de zones d'attaches tout à fait caractéristiques (fig. 6): la cellule-enveloppe et la cellule épithéliale émettent toutes les deux des digitations qui permettent aux deux formations de s'imbriquer l'une dans l'autre; dans les zones d'affrontement, les deux membranes sont soulignées par du matériel dense et des microtubules sont groupés dans ces zones, de part et d'autre de la jonction. Des formations comparables ont été observées par ailleurs, notamment par Moulins (1968) au niveau des liaisons épidermo-conjonctives dans la région buccale — formation hypopharyngienne transverse FHT — d'Insectes Ptérygotes, et par Corbière-Tichané (1971) sur des organes chordotonaux du scape du Coléoptère cavernicole *Speophyes lucidulus*.

On observe fréquemment des contacts entre segments proximaux de deux des dendrites d'une même scolopidie.

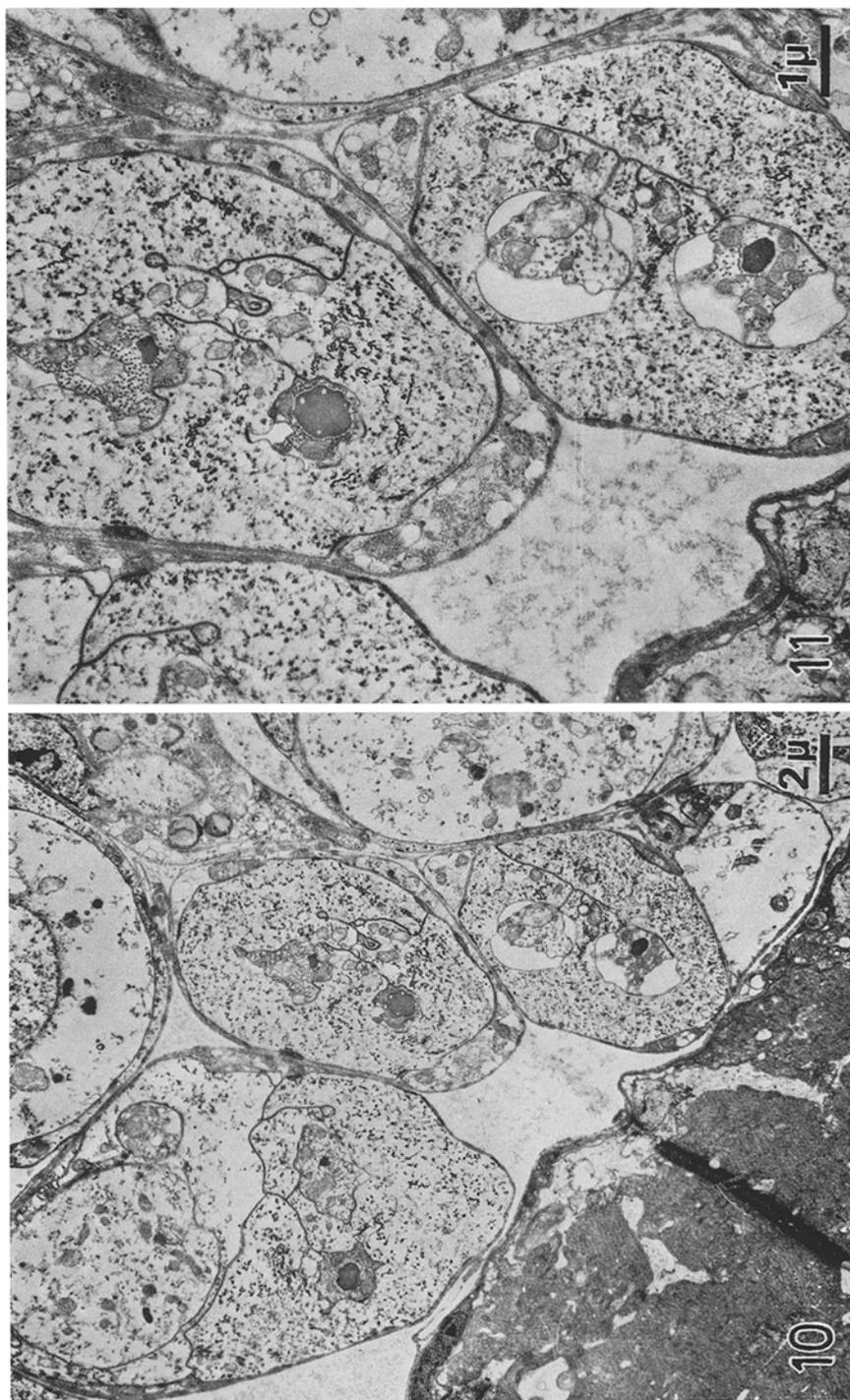
Légèrement au-dessus de l'extrême région basale des segments proximaux, les coupes transversales des dendrites montrent une augmentation considérable



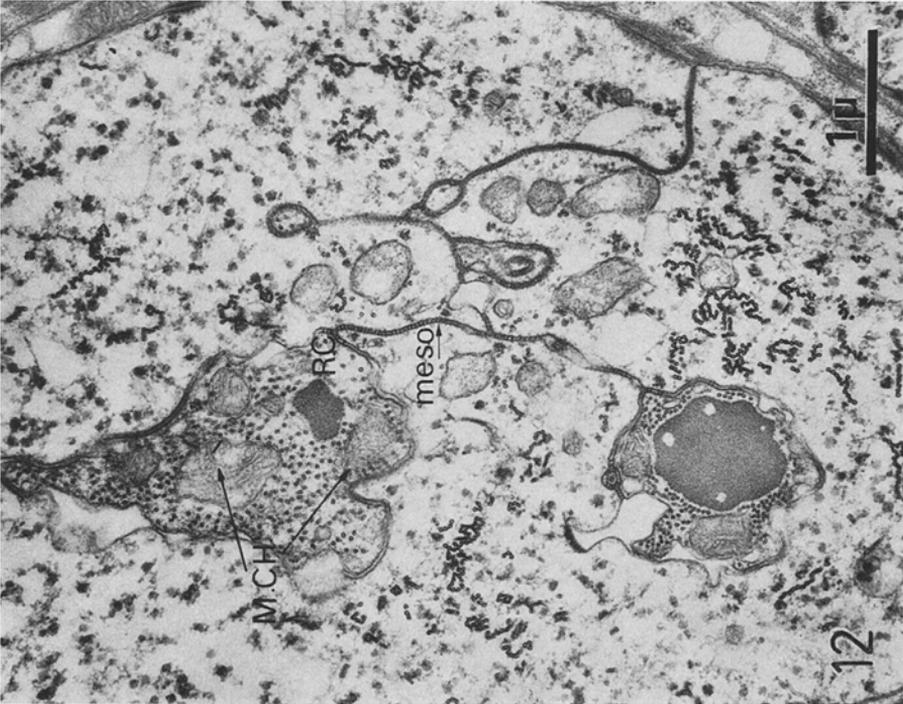
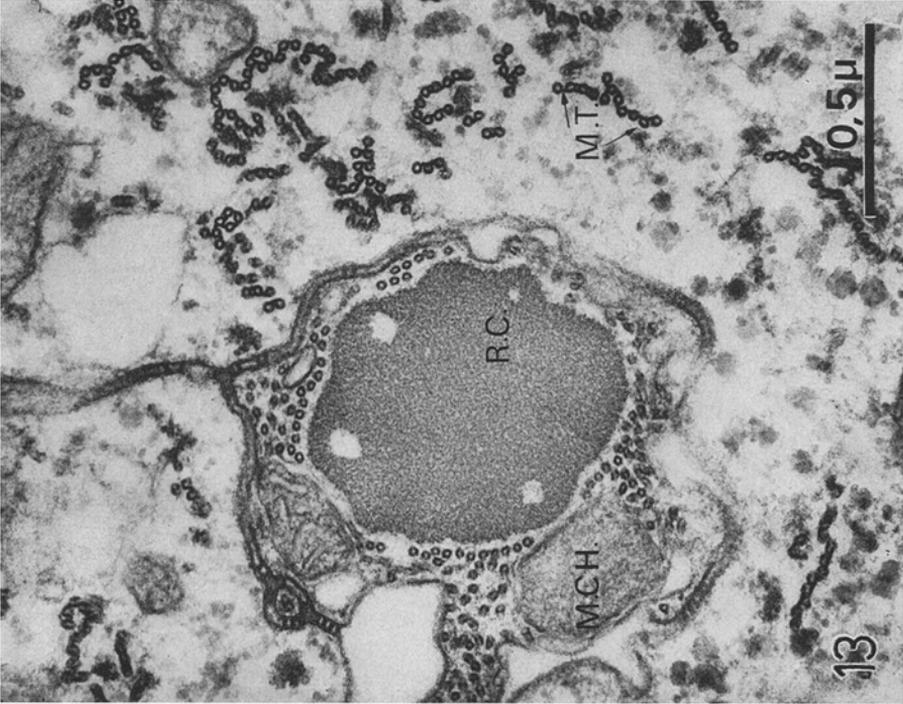
Figs. 6—9. Microphotographies électroniques au niveau des corps cellulaires des neurones bipolaires (fig. 6), des axones (fig. 7), des nerfs sensoriels correspondants au regroupement de fibres issues de plusieurs structures sensorielles (figs. 8 et 9). La fig. 6 met notamment en évidence le système d'attache (*Za*) entre la cellule enveloppe de la scolopédie et la cellule épithéliale (*C.epith.*) sous-jacente à la cuticule du pédicelle (*cut.II*).
N noyau; *R.C.* racine ciliaire. (Fig. 6 = $\times 5000$; fig. 7 = $\times 16000$; fig. 8 = $\times 16000$; fig. 9 = $\times 8000$)



Figs. 8 et 9



Figs. 10—13. Ces microphotographies électroniques présentent des grossissements divers de coupes passant au niveau des racines ciliaires des dendrites (*R.C.*). Les figs. 10 et 11 montrent les diverses scolopides. La cellule enveloppe Cell entoure étroitement les diverses structures dendriques, et se referme sur elles, par plusieurs meso; elle contient des mitochondries et de nombreux microtubules (*M.T.*) associés en chaînes au moyen de bras (figs. 12 et 13). Le segment dendrique contient encore des mitochondries (*M.CH.*) et des tubules qui s'organisent autour de la racine ciliaire (*R.C.*) (figs. 12 et 13). (Fig. 10 = $\times 5000$; fig. 11 = $\times 12000$; fig. 12 = $\times 24000$; fig. 13 = $\times 64000$)



Figs. 12 et 13

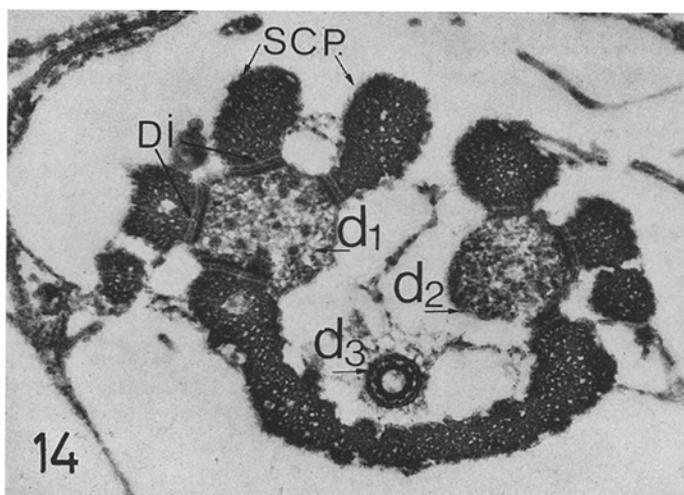
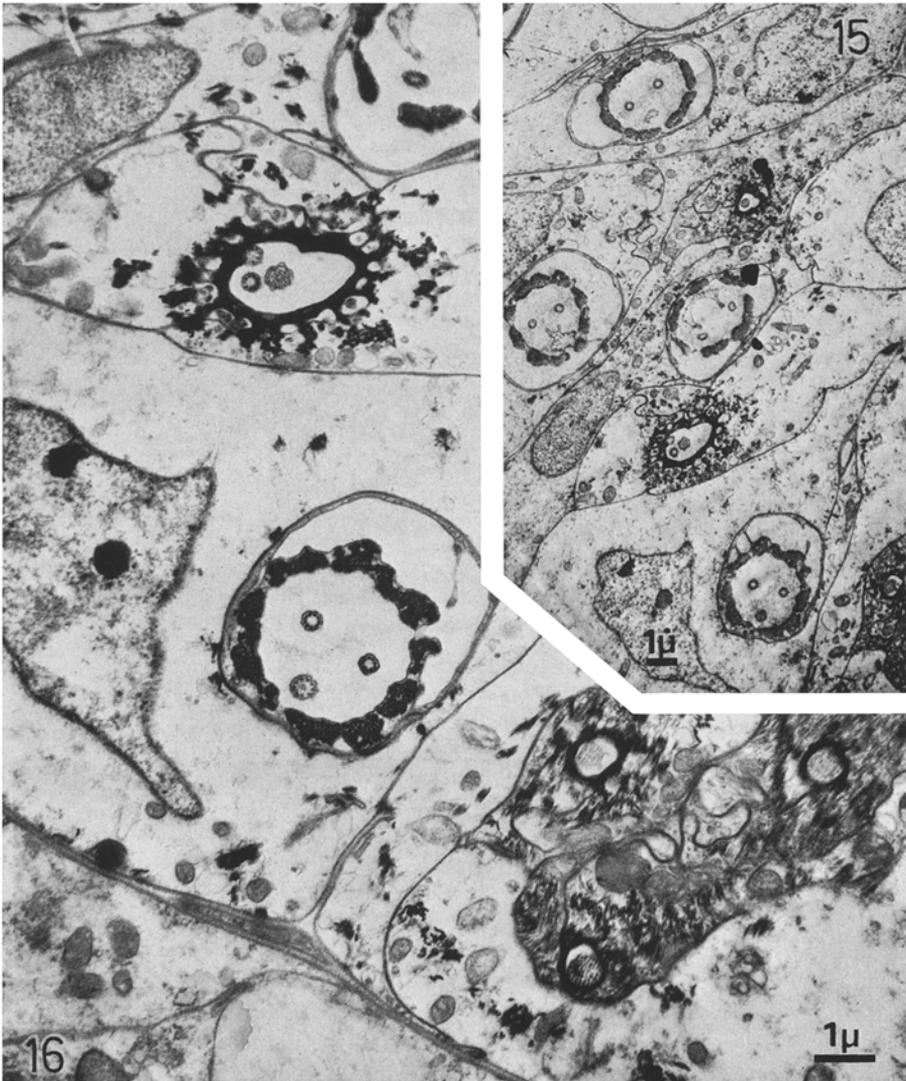


Fig. 14. La coupe transversale passe au niveau des colonnes scolopales (*SCP*) de la cellule scolopale, les colonnes viennent affronter les membranes de certains des dendrites (*d1*, *d2*, *d3*) au moyen de différenciations intercellulaires (*Di*) spécifiques. Au niveau du dendrite *d3* qui est coupé dans un plan supérieur du segment ciliaire, les colonnes scolopales commencent à s'accoler pour organiser le cylindre scolopal ($\times 20000$)

du nombre des microtubules. Au niveau où les coupes passent par la « racine ciliaire » (Gray, 1960) (fig. 10, 11, 12), les microtubules s'organisent alors autour de ce corps central dense aux électrons (fig. 13). C'est au niveau même de l'origine de la racine ciliaire que les trois dendrites ne sont plus enveloppés dans la première cellule-enveloppe CE_1 mais dans une cellule scolopale.

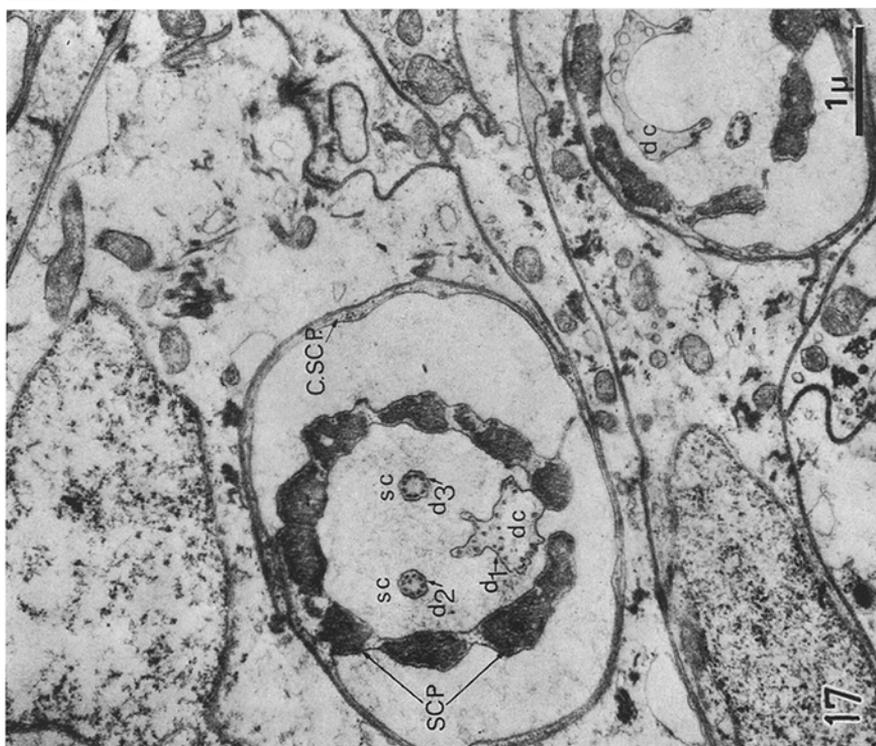
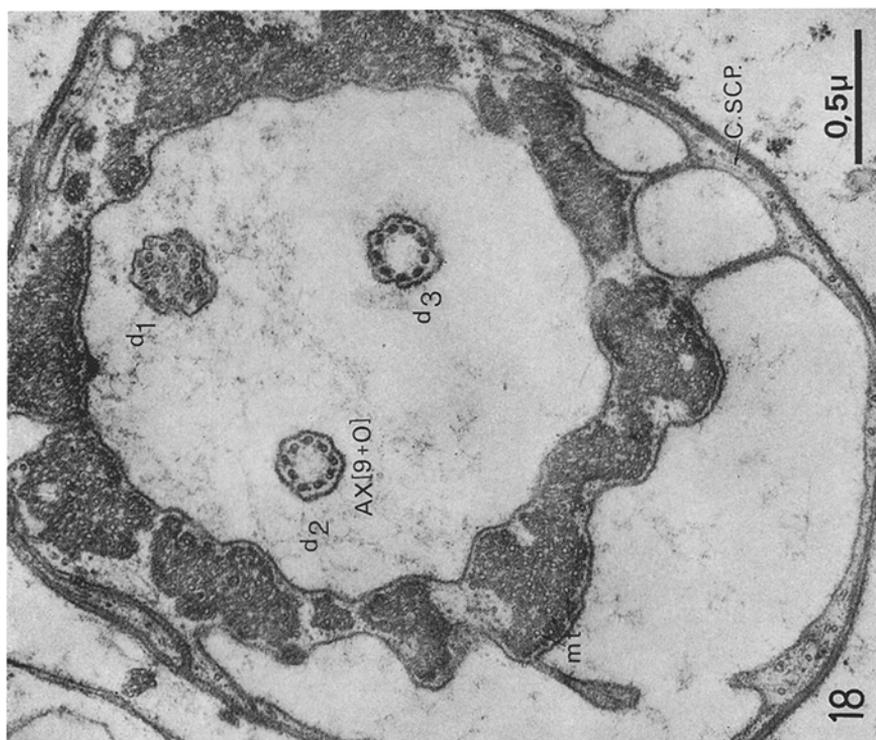
La cellule scolopale, dans sa région la plus basale, est tout à fait caractéristique : elle présente des ramifications cytoplasmiques qui déterminent des espaces extracellulaires plus ou moins importants ; à ce niveau le segment proximal contient la racine ciliaire dense aux électrons et des microtubules. La cellule scolopale a alors un tracé complexe et forme les colonnes scolopales, celles-ci sont constituées par du matériel dense dans lequel on trouve des microtubules. Un nombre variable de colonnes scolopales entoure chaque dendrite. La cellule scolopale et la zone apicale du segment proximal du dendrite présentent des zones de jonctions caractéristiques (fig. 14) : le feuillet interne de la membrane dendritique est souligné par une couche de matériel dense d'où partent de fins filaments vers le dendrite ; des jonctions comparables à celles-ci ont déjà été observées par Corbière-Tichané (1971) au niveau d'organes chordotonaux du scape de *Speophyes lucidulus* (Coléoptère-cavernicole).

La racine ciliaire qui présentait une structure compacte se dissocie en 9 piliers (le « root apparatus » : Gray, 1960) ; (fig. 14, 15, 16). Tandis que les colonnes scolopales s'éloignent de chaque dendrite (fig. 14), tous les éléments tendent alors à se rapprocher et forment tout d'abord une couronne de matériel dense plus ou moins discontinue autour des trois dendrites (fig. 16 et 17) qui finalement constitue un ensemble continu, ou « cylindre scolopal » (fig. 18 et 20) qui entoure

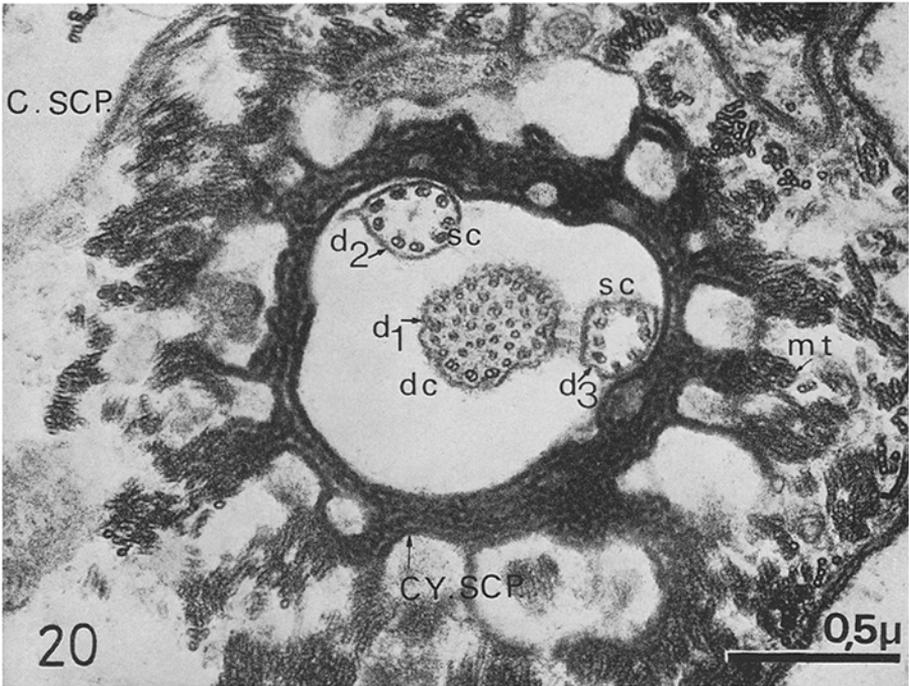


Figs. 15 et 16. A ce niveau les cellules scolopales avec leurs cylindres scolopaux contiennent les trois dendrites *d1*, *d2*, *d3*. Comme on peut le voir sur le cliché d'ensemble fig. 15, alors que deux des dendrites sont sectionnés dans le segment ciliaire au niveau des doublets, le troisième est sectionné au niveau de la dilatation ciliaire. (Fig. 15: $\times 6000$; fig. 16: $\times 12000$)

Figs. 17 et 18. Clichés à fort grossissement pris dans le même plan de coupe que celui des figs. 15 et 16. Remarquer sur la fig. 17 la vaste dilatation ciliaire du dendrite *d1* qui entre en contact avec la membrane de la cellule scolopale (*C.SCP*) au niveau du cylindre scolopal (*SCP*). *d2* et *d3* sont sectionnés au niveau des segments ciliaires (*S.C.*). Sur la fig. 18 on remarque l'organisation de l'axonème ciliaire $AX (9+0)$ des dendrites *d2* et *d3* (les doublets sont caractéristiques: une fibrille pleine, une fibrille creuse et des bras) tandis que le dendrite *d1* pénètre tout juste dans la dilatation ciliaire et on observe la toute première étape de la dissociation de l'axonème ciliaire. On observera également sur les deux clichés le peu d'importance que prend à ce niveau le cytoplasme de la cellule scolopale. Remarquer les microtubules (*m.t.*) sectionnés transversalement dans le matériel dense et granuleux du cylindre scolopal. (Fig. 17: $\times 24000$; fig. 18: $\times 60000$)



Figs. 17 et 18



Figs. 19 et 20

les dendrites jusqu'au niveau de la dilatation ciliaire et une partie du segment distal.

2. *Région scolopidiale ciliaire.* Nous avons décrit ci-dessus le niveau où la racine ciliaire se dissocie en 9 éléments, à partir de ce niveau il s'agit des segments ciliaires des dendrites.

En effet chacun des dendrites, dont le diamètre a diminué (fig. 16, 18, 20) a la structure d'un cil composé de 9 paires de fibrilles: chaque doublet possède la composition mixte classique (Fawcett et Porter, 1954; Bradfield, 1955; Sjöstrand, 1956; Fawcett, 1958; Roth, 1958; Afzelius, 1959; Cleland et Rothschild, 1959): une fibrille pleine, une fibrille creuse et deux bras (fig. 18, d2); plus haut, immédiatement avant la dilatation ciliaire, on n'observe plus l'alternance fibrille pleine et fibrille creuse (fig. 20, d2 et d3). Les trois dendrites d'une même scolopidie ont des segments ciliaires de longueurs généralement différentes, ce qui explique que les trois dendrites, en sections transversales, puissent présenter des plans de coupes à des niveaux différents du segment ciliaire, depuis la région basale jusqu'à la zone la plus apicale constituée par la dilatation ciliaire, et même plus haut dans le segment distal du dendrite (fig. 15 et 16), (fig. 17: d2 et d3 au niveau du segment ciliaire; d1 au niveau de la dilatation ciliaire). La région apicale du segment ciliaire est constituée par la dilatation ciliaire; à ce niveau le dendrite s'élargit considérablement et présente de nombreuses digitations (fig. 17, d1), il comprend à l'intérieur des fibrilles issues de la dissociation de l'axonème ciliaire.

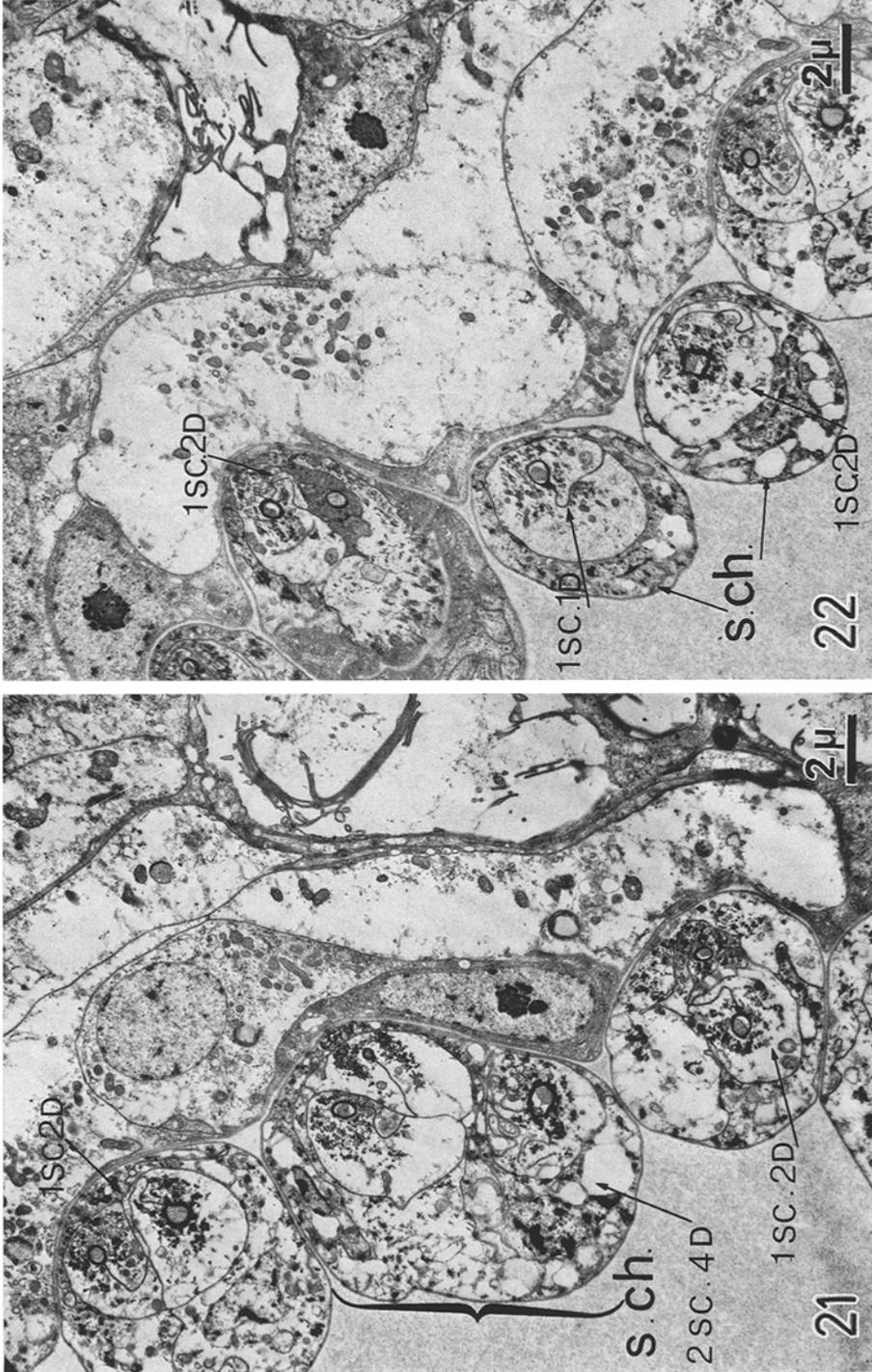
On a observé en petit nombre quelques affrontements cellulaires — qui sont de véritables jonctions étroites — de deux dendrites d'une même scolopidie, soit entre dendrites à des niveaux identiques, soit entre des dendrites à des niveaux différents (segment ciliaire et dilatation ciliaire). Par contre, il n'est pas rare d'observer des sortes de «ponts», plus ou moins larges, entre membranes de dendrites différents d'une même scolopidie (fig. 19—21), ceux-ci présentant généralement l'aspect de larges desmosomes cloisonnés.

De même, on a observé (fig. 17) des contacts entre dendrites au niveau de la dilatation ciliaire avec la cellule scolopale.

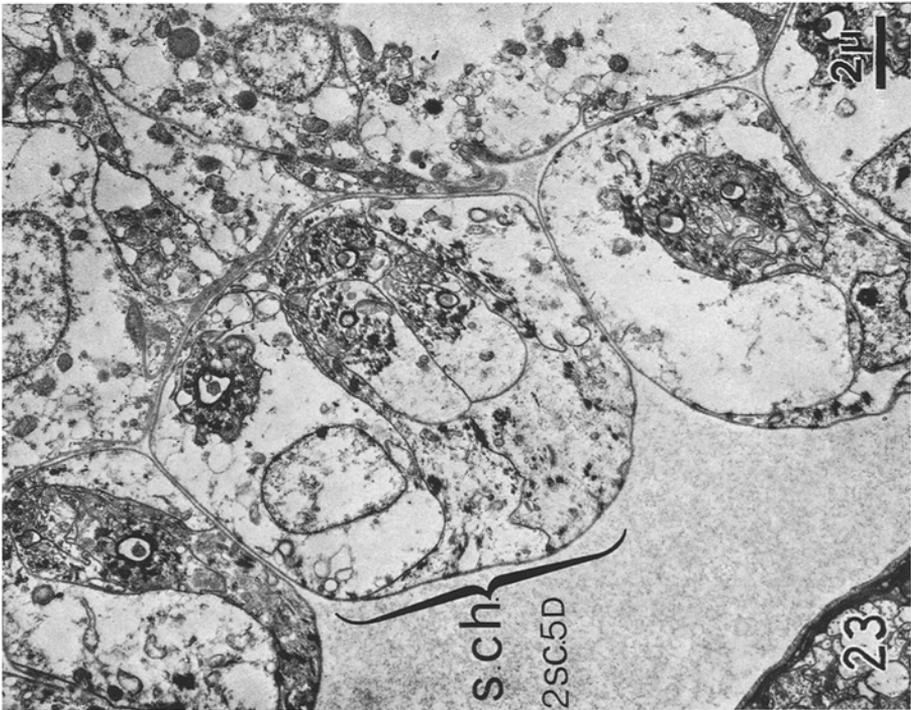
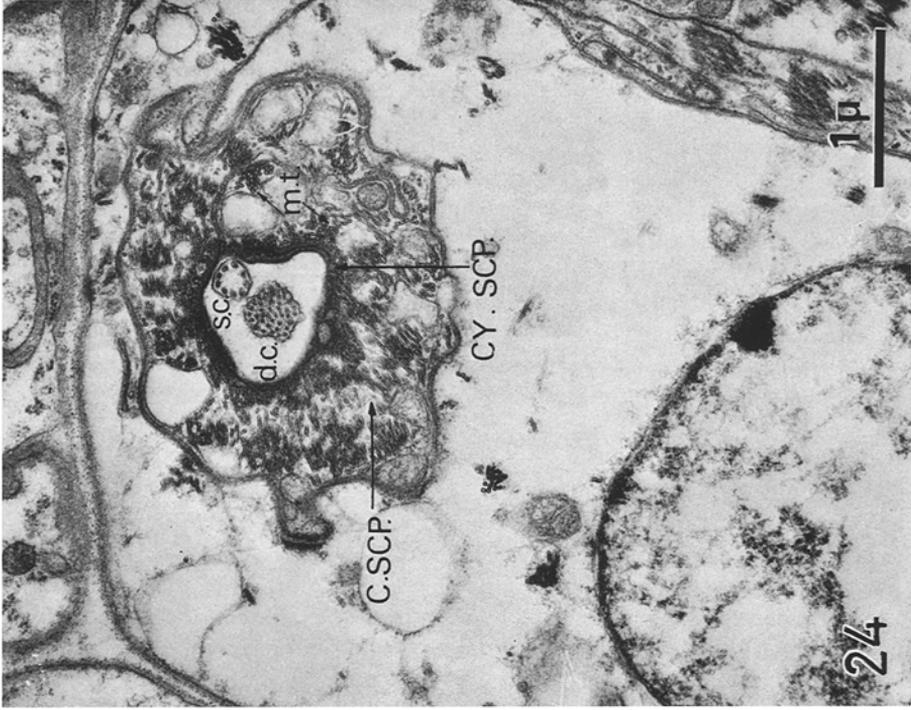
Le segment ciliaire, nous l'avons dit, est ici généralement long, le dendrite perd sa structure ciliaire au niveau de la dilatation ciliaire.

3. *Région scolopidiale distale.* Dans ce cas précis, le segment distal est la partie du dendrite qui contient la prolongation de la dilatation ciliaire. Le dendrite qui était hypertrophié au départ de la dilatation ciliaire et présentait alors de nom-

Figs. 19 et 20. La fig. 19 montre un des schémas d'organisation — au niveau des segments ciliaires des dendrites — d'une structure chordotonale (*s.Ch.*). Celle-ci est composée de deux scolopidies (*Sc.*) comprenant chacune trois dendrites. Les deux scolopidies étroitement emballées dans une cellule enveloppe commune sont situées à des niveaux très différents de l'organisation «longitudinale» des structures dendritiques: en haut et à gauche — scolopidie également représentée à un plus fort grossissement sur le cliché 20 — les trois dendrites sont encore ensemble dans le cylindre scolopal, tandis que les dendrites de la scolopidie située en bas et à gauche sont déjà isolés et entourés par le canal cuticulaire. Sur la fig. 20 remarquer les microtubules (*m.t.*) en chaîne de la cellule scolopale (*C.SCP.*) dont un grand nombre viennent rejoindre le cylindre scolopal (*cy.scp.*). Les dendrites *d2* et *d3* sont sectionnés au niveau du segment ciliaire et *d1* au niveau de la dilatation ciliaire; noter les «ponts» entre *d1* et *d3*.
(Fig. 19 = $\times 12000$; fig. 20: $\times 56000$)



Figs. 21—24. La légende des figs. 19 et 20 peut être appliquée à ces divers clichés qui montrent quelques autres organisations des structures chordotoniales. On observe des segments scolopidiaux distaux qui ne contiennent plus que deux (fig. 21) ou un (fig. 22) dendrite. On voit également des cylindres scolopiaux qui ne contiennent plus que deux (figs. 23 et 24) ou un (fig. 23 en haut à gauche) dendrite. C'est ainsi qu'on a par exemple (fig. 23) une structure chordotonale qui contient à ce niveau cinq dendrites. (Fig. 21, 22, 23: $\times 6000$; fig. 24: $\times 26000$)



Figs. 23 et 24

breuses digitations qui lui donnaient un aspect étoilé, retrouve, dans la région basale de ce segment, une forme régulière (fig. 25 à 28) mais son diamètre demeure supérieur à celui qu'il avait au niveau de la structure à 9 doublets.

Il arrive fréquemment (cf. fig. 1) qu'un — ou même deux — des dendrites d'une même scolopodie s'interrompt à ce niveau, venant se terminer dans une logette formée dans le matériel dense du cylindre scolopal; ainsi les trois dendrites d'une même scolopodie ont généralement des longueurs différentes, et le plus souvent un seul des trois dendrites s'approche de la membrane d'articulation entre les segments II et III.

A partir de ce niveau, la cellule scolopale disparaît, et le (ou les) dendrite (s) issu (s) de la scolopodie décrite évolue en même temps que ceux issus de scolopidies voisines. Ces divers dendrites possèdent alors des enveloppes communes (CE_2 , CE_3). C'est pourquoi nous décrivons dans le paragraphe suivant les processus distaux de ces dendrites en même temps que l'ensemble du complexe récepteur.

B. Le complexe récepteur — ou organe chordotonal (fig. 1)

Nous avons décrit ci-dessus une scolopodie, c'est-à-dire les neurones bipolaires qui la constituent et les diverses structures qui lui sont associées (cellules enveloppes et de soutien, cellule scolopale).

Nous avons déjà signalé au début de ce travail qu'une coupe transversale, pratiquée dans le pédicelle, tout près de l'articulation, de celui-ci et du troisième article antennaire, mettait en évidence au niveau de chaque complexe récepteur un nombre variable de dendrites (1 à 6) sectionnés dans leurs régions les plus distales. L'analyse fine de l'organisation longitudinale du plus grand nombre de complexes récepteurs permet de proposer des éléments de réponse quant à l'origine de cette variabilité.

Toutes les scolopidies de l'organe de Johnston, nous l'avons montré précédemment, possèdent trois neurones bipolaires.

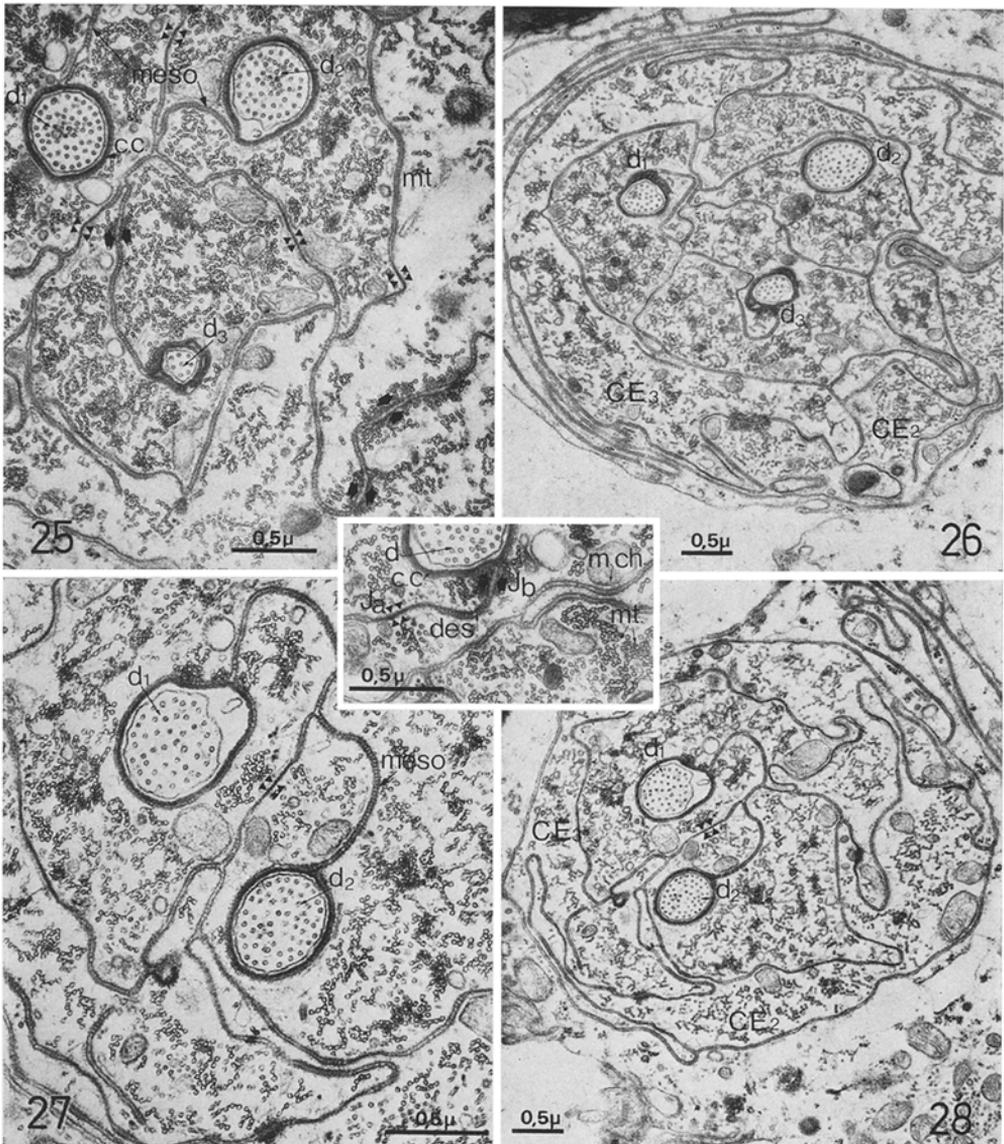
La cohésion du système se fait grâce à la succession de plusieurs cellules enveloppes (fig. 1, CE_1 , CE_2 , CE_3).

Il y a autant de cellules enveloppes CE_1 qu'il y a de scolopidies; celles-ci entourent les corps cellulaires et les segments proximaux des trois dendrites d'une scolopodie.

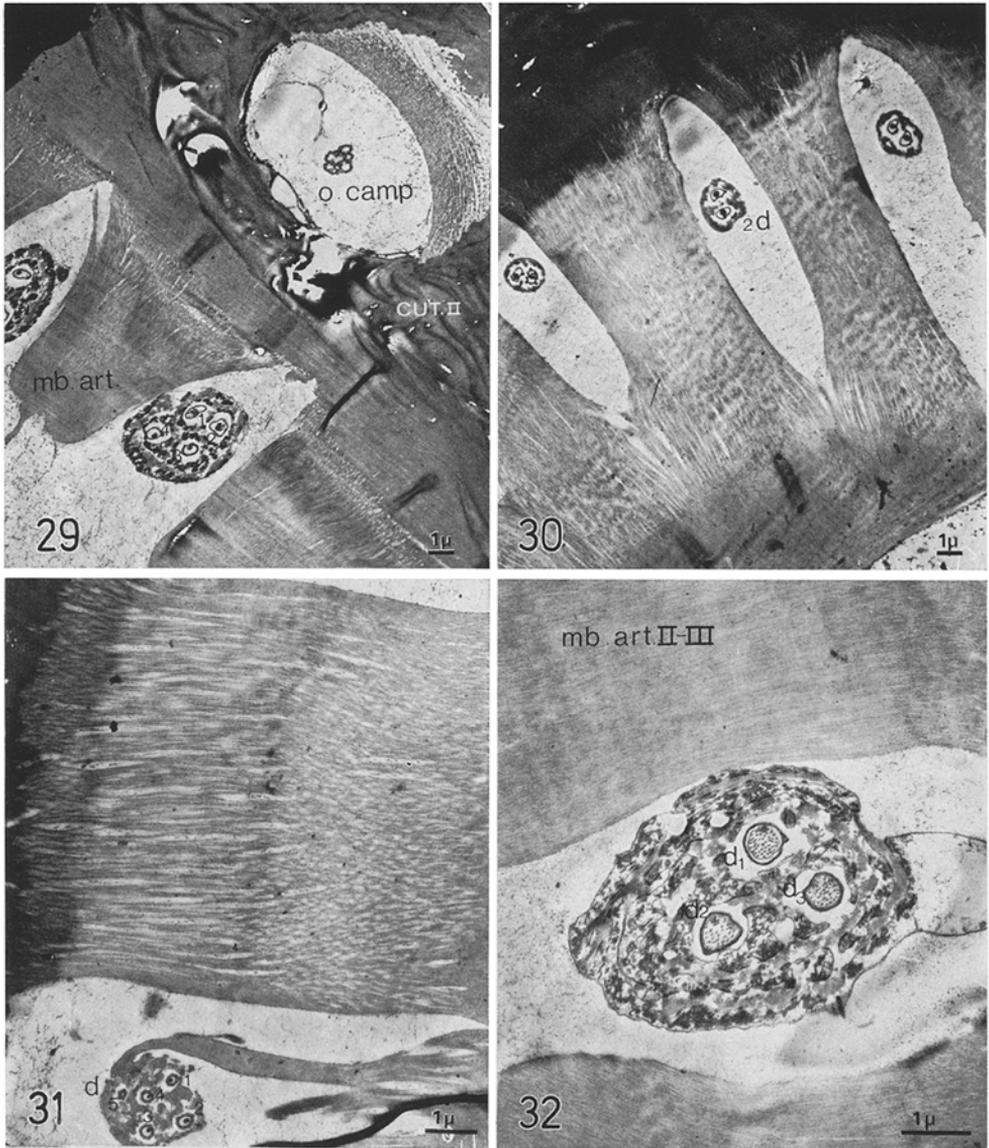
Au niveau des cellules scolopales, une nouvelle cellule enveloppe CE_2 apparaît; elle est commune à l'ensemble des scolopidies qui composent l'organe sensoriel, et assemble ainsi à l'intérieur d'une enveloppe commune tous les dendrites.

Cette cellule CE_2 est relayée dans la région médiane ou plus distale des cellules scolopales par une autre cellule enveloppe CE_3 , jouant ainsi le même rôle que CE_2 et accompagnant les dendrites jusque dans leurs régions les plus apicales (fig. 25 à 28).

Au niveau où toutes les cellules scolopales des diverses scolopidies qui constituent le récepteur disparaissent, les dendrites issus de chacune sont enveloppés dans la cellule enveloppe commune CE_3 qui possède un meso à plusieurs branches; ces meso sont constitués par des desmosomes septés interrompus de part en part par des zones de jonctions modifiées que nous étudierons plus loin (fig. 25 à 28).



Figs. 25—28. Ces différentes microphotographies électroniques correspondent à des plans de coupes passant à un niveau distal où les dendrites sont entourés par le canal cuticulaire terminal (*c.c.*). Sur les figs. 25 et 26 trois dendrites (*d1*, *d2*, *d3*) — appartenant tous à la même scolopie — sont encore présents tandis que sur les figs. 27 et 28 il n'en reste que deux (*d1* et *d2*). Remarquer la très grande proportion de microtubules (*m.t.*) associés en chaîne contenues dans les cytoplasmes des cellules enveloppes. Noter comment les feuillettes des meso viennent entourer le canalicule qui enveloppe le dendrite, celui-ci contenant un grand nombre de tubules. Sur toutes ces figures et plus particulièrement dans l'encart situé au milieu de la planche on observera les divers types de différenciations intercellulaires, situées ici côte à côte: *Ja*, *des*, et *Jb*. Remarquer l'accumulation de microtubules en chaîne de part et d'autre des jonctions du type *Jb*. (Fig. 25: $\times 60000$; fig. 26: $\times 36000$; fig. 27: $\times 72000$; fig. 28: $\times 36000$; encart: $\times 66000$)



Figs. 29—32. Photographies prises au microscope électronique de coupes passant par la membrane d'articulation (*mb.art.*, et *mb.art.II—III*) entre le pédicelle et le troisième article antennaire). On voit combien le nombre des dendrites approchant de la périphérie peut être variable, deux sur la fig. 30, trois sur la fig. 32, quatre sur la fig. 29, cinq sur la fig. 31. Remarquer la structure particulière de la membrane intersegmentaire. Sur le cliché fig. 29, un organe campaniforme (*o.camp*) appartenant à la couronne qui entoure les structures de l'organe de Johnston à ce niveau est bien visible. (Figs. 29 et 30: $\times 9000$; fig. 31: $\times 18000$; fig. 32: $\times 24000$)

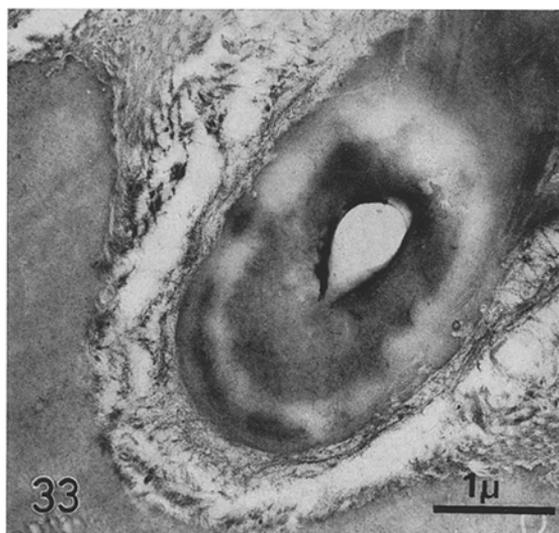


Fig. 33. Dépression cuticulaire située dans la membrane d'articulation. $\times 24000$

Entre CE_2 et CE_3 les échanges de diverses origines se font également à travers des desmosomes septés tout à fait typiques (Gouranton, 1967; Bullivant et Lowenstein, 1968).

Les dendrites ont alors une forme cylindrique assez régulière et contiennent les tubules issus de la dissociation de l'axonème ciliaire.

La cellule enveloppe contient des microtubules en grande quantité, ceux-ci sont toutes organisés en chaînes plus ou moins longues (fig. 25 à 28) présentant des images tout à fait comparables à celles que nous avons décrites dans la première cellule-enveloppe CE_1 (fig. 10 à 13). On observe également un grand nombre de mitochondries. Dans la zone apicale, chaque dendrite qui contient de nombreux tubules est entouré par un étroit canalicule de matériel dense (fig. 27). Cette formation est enveloppée dans les feuilletts plasmiques externes de la cellule CE_3 et est entièrement extra-cellulaire par rapport à celle-ci (fig. 25—27). Les images de la paroi granuleuse et compacte de ce canalicule rappellent celles que donne la région épicuticulaire au niveau des dépressions situées dans l'articulation correspondant à chacune des 55 « unités réceptrices ».

Nous pensons effectivement pouvoir utiliser le terme d'« unité réceptrice » car, il n'a pas été possible de mettre en évidence plus d'une sorte de relation « solide » avec la périphérie, celle-ci étant constituée par ce que nous appellerons une « tigelle cuticulaire intermédiaire » (fig. 4), ce qui impliquerait qu'un seul des dendrites serait en rapport direct avec la cuticule.

A l'origine d'un complexe récepteur il y a de 3 à 9 neurones bipolaires (pour 1 à 3 scolopidies).

Toutes les coupes transversales proches de l'articulation montrent que le nombre des dendrites est variable de un, — nombre inférieur — à six, — nombre supérieur observé.

Tableau 1

A l'origine du complexe récepteur	1 scolopidies	2 scolopidies	3 scolopidies
neurones bipolaires et dendrites	3	6 (3 × 2)	9 (3 × 3)
Nb. de dendrites se rapprochant d'une dépression cuticulaire	0, 1, 2 ou 3	0, 1, 2, 3, 4, 5, ou 6 (avec 0, 1, 2 ou 3 d qui atteint la périphérie par scolopidie)	0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 ou 9 (idem)
Nb. minimum de corps cellulaires de l'organe de Johnston	55 × 3 (dépression × neurone) = 165 neurones		
Nb. moyen		55 × 6 = 330 neurones	
Nb. maximum			55 × 9 = 495 neurones

Nous avons montré précédemment que dans les diverses scolopidies étudiées l'évolution et la destinée de chacun des trois dendrites est variable et indépendante: des 3 neurones à l'origine, ou 0, ou 1, ou 2, ou 3 dendrites peuvent approcher de l'articulation. La variabilité dans un même complexe récepteur est donc importante.

Nous avons rassemblé les diverses combinaisons possibles pour un complexe récepteur et pour l'ensemble de l'organe de Johnston lui-même (tableau 1):

Nous savons que le nombre moyen de complexes récepteurs (tels que nous les avons définis au début de ce mémoire), ainsi que de dépressions dans la membrane articulaire est de 55. On peut admettre que le nombre minimum de dendrites «fonctionnel» est de 55 (en prenant dans tous les cas un seul dendrite s'approchant de la membrane, quel que soit le nombre de scolopidies).

Dans tous les cas, il y a surabondance de matériel nerveux, puisque même dans le cas où il n'y aurait qu'une seule scolopidie dans toutes les travées, cela correspondrait à un minimum de 165 neurones; la moyenne telle que nous l'avons définie dans le tableau 1 étant de 330 neurones pour l'ensemble de l'organe de Johnston.

Or, plus on se rapproche de l'articulation, plus on a l'impression de «perdre» des dendrites dans chaque travée. Comme nous l'avons décrit plus haut, il semble qu'un seul de ces dendrites soit relié à chaque dépression cuticulaire de la membrane articulaire. Ce qui signifie que, quel que soit le nombre des terminaisons dendritiques qui compose distalement le complexe récepteur, une seule de celles-ci serait en liaison directe avec la dépression cuticulaire par la tigelle intermédiaire, soit au total 55 «terminaisons fonctionnelles».

Se pose alors évidemment le problème de la réception et de la transmission du stimulus, de l'aspect fonctionnel de chaque «unité réceptrice» et bien sûr du rôle de l'organe de Johnston tout entier.

IV. Discussion et conclusion

1. Inclusions et jonctions: les structures associées

Avant toute discussion sur les problèmes liés au fonctionnement du système, il est intéressant de récapituler les divers types d'inclusions et de différenciations intercellulaires rencontrées dans l'organe, ceux-ci jouant sans aucun doute des rôles importants dans les mécanismes de transduction. Ces observations sont résumées ci-dessous (tableau 2).

Nous avons montré comment CE_3 prend le relai de toutes les cellules scolopales pour entourer toutes les dendrites d'un même organe récepteur. Dans la région distale chaque dendrite est entouré dans un canalicule dont l'origine est certainement épidermique.

Entre le moment où la cellule scolopale s'interrompt et celui où les dendrites sont enveloppés dans le canalicule extracellulaire, il y a une zone d'interruption (cf. tableau 2 et fig. 1) pendant laquelle tous les dendrites sont enveloppés librement et directement à l'intérieur de CE_3 .

Il est intéressant à ce propos de faire quelques remarques — en effet on a signalé plus haut la présence de desmosomes septés typiques qui constituent les membranes des structures voisines. Ces desmosomes se modifient le long de leurs trajets en formant des différenciations intercellulaires de plusieurs types (fig. 25 à 28 et tableau 2). Les «jonctions de type a» (Ja); «jonction de type b» (Jb); les desmosomes cloisonnés (des.). La structure «Ja» constitue une véritable jonction étroite (*zonula occludens*) par accolement et fusion des deux feuillet opposés du meso. Cette jonction est généralement encadrée par le desmosome cloisonné typique (des.).

«Jb» est formé également à partir des deux feuillet du meso, qui s'écartent (250 Å), l'intérieur est souligné par une fine couche de matériel dense (*zonula adherens*). A ces cas de différenciations (Jb) sont toujours associés de chaque côté un agrégat de microtubules reliés entre eux par des bras. (Formant ainsi en quelque sorte un «double hemidesmosome» — Kelly, 1966).

Ces images sont observables sur une longueur importante, mais leur signification fonctionnelle se situe essentiellement aux niveaux où CE_3 entoure directement chaque dendrite; dans cette zone, nous avons également observé plusieurs cas d'affrontements entre la membrane plasmique du dendrite et le feuillet externe de CE_3 .

A plusieurs reprises, nous avons signalé l'existence de plusieurs types de *microtubules* dans des structures diverses. Dans la littérature, on a déjà beaucoup étudié la structure fine de microtubules contenus dans des cellules de types variés. (Cf. les revues de Porter, 1966; de Schmitt et Samson, 1969).

Des microtubules possédant des bras ont été observés pour la première fois dans l'appareil ciliaire et identifiés comme étant une protéine-ATPase (Gibbons et Rowe, 1965). Puis des microtubules avec bras et des connections entre tubules ont été décrits dans des situations variées, tel le phragmoplasme (Hepler et Jackson, 1968); les fuseaux mitotiques (Wilson, 1969; Hepler, McIntosh et Cleland, 1970); les processus distaux de mécanorécepteurs d'Insectes (Smith, 1969 — haltères de *Drosophila melanogaster* — Friedman, 1971 — organe subgenaux de *Gryllus assimilis*) ou les axostyles contractiles de Ciliés (Grimstone et Cleveland, 1965).

Tableau 2

	Segment proximal	Segment ciliaire	Dilatation ciliaire et segment distal	Canalicule	Tigelle	MB.
Cellule enveloppe CE ₁	— grand nombre de microtubules en chaîne associés par des bras — zones d'attaches par microtubules sur la cellule sous-cuticulaire — desmosomes cloisonnés — mitochondries					
Cellule scolopale	— niveau colonnes scolopales: · matériel dense discontinu, contenant des microtubules parallèles à l'axe des dendrites (Fig. 14) · jonctions avec les dendrites — niveau cylindre scolopal: · matériel dense continu · microtubules (figs. 16—18 et 20) · cytoplasme d'abord étroit (figs. 17 et 18) avec quelques microtubules; puis plus important et contenant des microtubules en chaîne (fig. 20)					
Cellule enveloppe CE ₂	— peu de microtubules — beaucoup de mitochondries (figs. 15 et 17) — desmosomes cloisonnés entre CE ₂ et cellule scolopale (fig. 18)					
Cellule			— grand nombre de microtubules en chaîne dans le cytoplasme (figs. 25 à 28)			

enveloppe CE ₃				Canalicule	Tigelle cuticulaire inter- mediaire	Membrane articulaire II—III
Corps cellulaires et dendrites	<ul style="list-style-type: none"> — dans le cytoplasme · nombreux microtubules · séparés — mitochondrie — desmosomes cloisonnés entre corps cellulaires et CE₁ 	<ul style="list-style-type: none"> — desmosomes cloisonnés entre corps cellulaires et CE₁ (figs. 12, 13) — dans le cytoplasme du neu- rone nombreuses mitochon- dries — microtubules séparés s'organisent régulièrement autour de la racine ciliaire (figs. 10 à 13) — dissociation de la racine ciliaire en un axonème ciliaire à 9 doublets (4x=9+0) (figs. 17 et 18). 	<ul style="list-style-type: none"> — Dilatation ciliaire avec dissociation de l'axonème ciliaire en fibrilles (figs. 15—17) — quelques jonctions étroites entre 2 dendrites à des niveaux différents — «Ponts» larges entre 2 den- drites 			

Il est à remarquer que les travaux concernant une étroite association entre microtubules et membranes (Smith, 1969; Smith *et al.*, 1970; Smith, 1971), ou même d'«attaches» de microtubules sur des membranes (Noirot-Timothee et Noirot, 1966; Lai-Fook, 1967; Moulins, 1968) sont rares.

Souvent, les images publiées présentent une région opaque aux électrons qui obscurcit la zone d'attache, empêchant ainsi de décrire et d'observer les détails de la jonction. Rares sont les travaux portant sur des associations fonctionnelles avec des microtubules portant des bras comme c'est le cas ici dans les structures chordotonales de l'organe de Johnston de *Camponotus vagus*, ou comme Friedman (1971) l'a observé entre les organes subgennaux et les cellules intersticielles de la patte de *Gryllus assimilis*.

On a souvent attribué aux microtubules un rôle dans le maintien de l'intégrité morphologique, certes leur existence dans les cellules-enveloppes et même dans le matériel dense des colonnes scolopales et du cylindre scolopal permettent de penser que leur orientation parallèle à l'axe des dendrites sert au soutien du système.

Depuis que Gibbons et Rowe (1965) ont montré que l'appareil ciliaire portant des bras de *Tetrahymena* était une protéine (ATPase), les hypothèses faisant intervenir structure et fonction ont été nombreuses — cf. mise au point dans la revue de Schmitt et Samson, 1969 — et la nature protéinique des microtubules est maintenant bien prouvée (Borisy et Taylor, 1967; Shelanski et Taylor, 1967).

McIntosh et Porter (1967) ont décrit des ponts entre microtubules entourant le noyau spermatique du poussin et ont suggéré que les ponts étaient les sites actifs et dynamiques de l'interaction entre tubules, et que les tubules glisseraient de l'un sur l'autre, entraînant ainsi l'allongement du noyau.

On a également montré que de tels microtubules peuvent être impliqués dans un déplacement qui entraîne une migration bidirectionnelle de granules de mélanocytes chez les Poissons (Bickle, Tilney et Porter, 1966), dans le mouvement de particules associées à la digestion dans les tentacules du cilié *Tokophyra* (Rudzinka, 1965, 1967), dans le mouvement des ribosomes de trophocytes à oocyte chez un Insecte (Mac Gregor et Stebbins, 1970).

Friedman (1971) montre que les desmosomes auxquels sont associés des microtubules en chaîne peuvent fonctionner de façon active dans le mécanisme de la transduction, de même qu'ils peuvent avoir un rôle de soutien de la structure.

Lorsqu'il y a différenciations intercellulaires avec adjonction de microtubules, le plus souvent la zone fonctionnelle est difficilement observable; pourtant, dans un récent travail, Smith (1971) a mis en évidence au niveau de jonctions l'existence de bras unissant non seulement des microtubules entre eux mais également des microtubules avec des vésicules synaptiques de l'axoplasme dans la corde spinale de *Petromyzon marinus* et de jonctions neuro-musculaires du Scorpion *Hadrurus hirsutus*. Il démontre l'existence de cette association non seulement dans les zones de concentrations en vésicules des aires synaptiques, mais également dans des régions très éloignées des synapses. Il avance l'existence d'un dynamisme de certaines particules en particulier des microtubules servant au transport des vésicules. L'arrivée de l'excitation à un site synaptique n'impliquerait pas seulement la libération de transmetteur, mais sa rencontre avec la membrane cellulaire pourrait en retour provoquer et attirer l'apport de nouvelles vésicules au site synaptique. Cette hypothèse suggère en quelque sorte que la synapse peut s'en

référer à certaines inclusions cellulaires pour trouver le matériel nécessaire impliqué dans la transmission synaptique, des microtubules spécifiques pouvant notamment jouer ce rôle.

Ce travail est la suite de précédentes recherches dans lesquelles Smith *et al.* (1969) avaient démontré comment les microtubules étaient impliqués dans le transport des vésicules au niveau de sites synaptiques.

Toutes les inclusions sous forme de microtubules variées telles que nous les avons observées dans le segment distal de la scolopédie ont, nous le présumons, un rôle dans les mécanismes de transduction et de transfert de l'information. Lors de la description de l'ensemble du système nous avons observé et décrit plusieurs types de différenciations intercellulaires aussi bien entre cellules compagnes — contenant les microtubules — et les éléments nerveux, qu'entre éléments dendritiques à des niveaux identiques ou différents (segment ciliaire, dilatation ciliaire, segment distal).

C'est ainsi par exemple que des *jonctions* de type Ja — jonctions étroites — mettent en contact sur de grandes surfaces les éléments dendritiques distaux et la membrane de la cellule enveloppe CE₃.

Un certain nombre de travaux ont étudié les zones d'occlusion dans le système nerveux, nous retiendrons à ce propos ceux de Bennett *et al.* (1967) dans lesquels les auteurs ont étudié plusieurs types de tissus nerveux chez les Poissons par des études ultrastructurales et électrophysiologiques. Ils ont démontré que ces mêmes types de jonctions étaient des niveaux de basse résistance qui permettent la propagation électrique des influx nerveux de cellule à cellule, assurant ainsi une meilleure vitesse de transmission que les synapses chimiques; elles ont, pour cette raison, été appelées «synapses électrotoniques».

De même, en 1967, Kelly étudie diverses jonctions situées dans des tissus très différents et remarque que la capacité de couplage électrique et d'inter-communication ionique sont la caractéristique de jonctions ne possédant pas de matériel intercellulaire et dans lesquelles les feuillettes externes des membranes opposées sont ou bien rapprochés et accolés, ou bien fusionnés (Ja). On a également montré (Wiener, Spiro et Lowenstein, 1964) que les niveaux de basse résistance de cellule à cellule étaient le desmosome cloisonné — épithélium glandulaire de *Drosophila* — ce qui a été quelque peu infirmé par les travaux de Bullivant et Lowenstein (1968) — sur les glandes salivaires et les tubes de Malpighi de Chironome — dans lesquels les auteurs interrompent la communication cellulaire en réduisant la perméabilité de la membrane de jonction sans altérer l'adhésion; faisant suivre cette expérience d'une analyse au microscope électronique de la configuration des desmosomes cloisonnés, il apparaît alors que ceux-ci ne montrent aucune l'altération de la structure de jonction.

D'après Farquhar et Palade (1963), les desmosomes *s.stricto* ne représentent que des structures de fixation intercellulaires.

Il apparaît que les nombreuses jonctions que nous avons décrites dans tout le système ainsi que les inclusions telles que les microtubules dont nous avons discuté et bien sûr également la présence de nombreuses mitochondries, font penser que chaque élément est étroitement en relation avec ses voisins, ce qui implique alors une conduction «multidirectionnelle» de l'information à travers des canaux apparemment parallèles.

D'après la seule description morphologique, un seul des dendrites serait relié directement — par la tigelle cuticulaire intermédiaire — à la périphérie, le dendrite étant dans ce cas celui qui recevrait véritablement la stimulation, seul ce dendrite serait alors «fonctionnel». Or nous avons vu par quel processus l'information pouvait être propagée latéralement et longitudinalement et filtrée successivement avant de parvenir aux centres, c'est pourquoi pour essayer d'approfondir la connaissance de la relation entre éléments nerveux et zones recevant la stimulation dans le système, nous avons, pour comparaison, abordé l'étude notamment de la région distale de l'organe de Johnston chez la Fourmi primitive *Myrmecia forficata* (*Myrmecinae*). Les résultats préliminaires obtenus font apparaître que si on retrouve un nombre important (45) de structures en travées — contre 55 chez *Camponotus vagus* — l'évolution des éléments nerveux dans ces travées est intéressante: dans les parties basales le nombre de dendrites est important, le canalicule de chaque dendrite est épais et dans chaque travée, les dendrites s'arrêtent sous le tube cuticulaire bien avant l'articulation, et dans chaque travée, ou 0, ou 1 seul dendrite va à la périphérie. Certes l'étude exhaustive de l'organe de Johnston de *Myrmecia* n'est pas achevée, mais déjà il apparaît que le phénomène mis en évidence dans chaque complexe récepteur de *Camponotus vagus* — un seul dendrite en liaison avec la dépression cuticulaire — soit encore plus net chez cette Fourmi primitive *Myrmecia forficata*.

Il est bien souvent hasardeux de conclure sur le fonctionnement d'un organe nerveux, à partir de son unique connaissance structurale, il est nécessaire quand cela est possible d'étayer les affirmations sur des expériences neurophysiologiques (Thurm, 1964, 1965). C'est pourquoi nous avons tenté de faire une approche électrophysiologique du fonctionnement de ces structures, nous n'avons encore ici que des résultats préliminaires d'approche que nous nous proposons d'approfondir, mais il semble intéressant que bien que n'ayant pu encore moduler la réponse, tous les enregistrements faits au niveau d'un des complexes récepteurs n'ont permis de mettre en évidence qu'une seule réponse unitaire. Ce qui, si cela se confirme, renforcerait les données anatomiques quant à l'interprétation d'une seule unité en rapport direct avec le système périphérique, celle-ci captant un type donné de stimulus. Ce qui n'exclut pas la possibilité pour le système de capter d'autres stimulations dont le site serait situé à un autre niveau. C'est pourquoi il est important de définir les stimulus et de les contrôler surtout si on veut se placer sur un plan étho-physiologique. Toutefois si on se place au niveau de la naissance de l'influx il semble que dans la plupart des mécano- et propriocepteurs le stimulus — quelle qu'en soit son origine — qui provoque le signal physiologique se situe toujours à l'extrémité distale du processus nerveux, il s'agit toujours d'une «déformation» de l'extrême région apicale du dendrite (Markl, 1964; Thurm, 1964, 1965, 1968; Smith, 1969). Ce problème sera discuté plus loin.

2. Etude comparative de la structure de l'organe de Johnston de *C. vagus* et de ceux d'autres Insectes

Plusieurs auteurs ont étudié la structure de l'organe de Johnston chez divers Insectes. (Debauche, 1935 sur *Hydropsyche*; Eggers, 1923, 1924, 1928, chez les Lépidoptères; Uga et Kuwabara, 1965 sur *Drosophila melanogaster*; Schmidt, 1969

sur *Chrysopa*; Howse et Claridge, 1970, chez *Oncopsis flavicollis*.) Certains des travaux les plus récents rapportent également des données ultrastructurales.

Lors de son étude sur *Hydropsyche longipennis*, Debauche (1935) trouvait que les scolopidies de l'organe de Johnston étaient composées ou bien d'un seul processus nerveux («type monodynamal»), ou le plus souvent de deux processus nerveux; dans ce dernier cas, lorsque les deux éléments sont de même taille, il leur attribue le «type isodynamal», et lorsqu'ils sont de taille différente le «type hétérodynamal». Ces termes furent par la suite conservés et on les retrouve encore fréquemment dans la littérature récente (Moulins et Clarac, 1972).

Eggers (1924) sur certains Lépidoptères, montrait que la cuticule du joint pédicelle-flagelle était très amincie et que les filaments terminaux des sensilles chordotonaux arrivaient dans des dépressions de cette région plus fine.

L'article de Uga et Kuwabara (1965) consacré à la description des scolopidium de l'organe de Johnston de *Drosophila melanogaster* indique aussi des caractères intéressants. C'est ainsi qu'il existe pour chaque scolopidie deux processus ciliaires, qui, avant d'entrer ensemble dans la coiffe ont chacun une petite dilatation qui contient une structure dense aux électrons («sieve-like structure»); le cil se termine dans la coiffe qui a la forme d'une structure tubulaire creuse jusqu'à l'attache sur la membrane intersegmentaire entre le pédicelle et le flagelle.

En 1969, K. Schmidt étudiant les organes scolopidiaux de l'antenne de *Chrysopa* décrivait notamment dans le pédicelle les scolopidies de l'organe de Johnston, celles-ci de type amphinématique ont leurs terminaisons dans la membrane d'articulation du pédicelle et du flagelle. A chaque scolopidium de l'organe de Johnston, correspond une cellule-enveloppe, une cellule scolopale, trois cellules sensorielles et peut-être une autre cellule accessoire. Le dendrite issu de chaque cellule sensorielle possède un processus ciliaire; un des trois cils est beaucoup plus long que les deux autres, il a un diamètre important et contient une grande quantité de microtubules.

Plus récemment, l'organe de Johnston a été étudié en ultrastructure chez *Oncopsis flavicollis* par Howse et Claridge, 1970. Les auteurs montraient alors que ces structures présentaient certaines originalités par rapport aux autres du même type décrites jusqu'alors. Elles contiennent notamment trois processus ciliaires, et la coiffe qui a la forme d'un tube arrive jusqu'aux cellules scolopales et passe directement à travers la membrane intersegmentaire entre le pédicelle et le flagelle, et ce pratiquement jusqu'à la surface. Tous les cils se dilatent distalement. Les cils continuent jusque dans la «coiffe», et jusque dans les segments terminaux dans lesquels les filaments ciliaires perdent leur identité pour laisser la place à un grand nombre de microtubules. Dans ce travail il apparaît que la coiffe pourrait se diviser en plusieurs tubes séparés, chacun contenant un segment terminal. Howse et Claridge montrent également, comme Debauche (1935), qu'il existe des variations dans la taille des processus ciliaires, l'un étant généralement plus petit que les deux autres; le plus petit pouvant d'ailleurs ne pas avoir de segment ciliaire — il s'agit alors d'un élément «para-ciliaire», du terme donné par Whitear (1962) chez certains chordotonaux de *Carcinus maenas*. Les auteurs ont trouvé des synapses au-dessous du niveau des cellules scolopales; mais ils n'ont pu déterminer si les trois processus se continuaient sur toute la longueur de la coiffe.

En comparant les caractères décrits dans ce mémoire quant aux structures chordotonales de l'organe de Johnston de *Camponotus vagus* avec les autres structures comparables chez les Insectes, un certain nombre de traits, les uns communs, les autres spécifiques, apparaissent :

Chaque scolopidie possède plusieurs éléments nerveux — ici 3 — Howse (1965) décrivait dans l'organe subgenual de *Zootermopsis angusticollis* des scolopidies avec deux cellules sensorielles ; Uga et Kuwabara (1965) décrivent 2 cellules sensorielles par organe chordotonal de l'organe de Johnston de *Drosophila melanogaster*. De même que dans l'organe de Johnston de *Oncopsis flavicollis*, Howse et Claridge (1970) montrent trois éléments nerveux par scolopidie ; Tichané (1971) montre que les chordotonaux du premier segment antennaire de *Speophyes lucidulus* ont des cellules scolopales qui renferment chacune deux cellules sensorielles.

Nous avons observé des systèmes de soutien et de fixation très développés, c'est ainsi notamment que nous avons décrit des zones d'ancrage par microtubules tout à fait particulières entre la cellule enveloppe CE₁ et les cellules épithéliales sous-cuticulaires. Dans des types de récepteurs comparables, Schmidt (1969) sur *Chrysopa* et Tichané (1971) sur *Speophyes* avaient observé des figures comparables.

Chaque groupe chordotonal est parfaitement bien fixé puisqu'il existe un tel système pour chaque scolopidie. Nous avons également décrit un grand nombre de microtubules tout au long du système, si certains jouent un rôle dans les processus de transduction, d'autres ont un rôle de soutien incontestable, il n'est d'ailleurs pas exclu que les mêmes structures puissent jouer les deux fonctions (microtubules des colonnes scolopales et du cylindre scolopal, microtubules en chaîne des cellules enveloppes particulièrement regroupés au niveau de certains desmosomes dans les cellules enveloppes).

Les segments ciliaires se prolongent par une vaste dilatation ciliaire qui se poursuit, emplit de microtubules jusqu'à l'extrémité la plus distale sur laquelle se referme le canal cuticulaire. Quel que soit le nombre des scolopidies d'un organe chordotonal de l'organe de Johnston de *Camponotus vagus*, un seul dendrite dont l'extrémité bourrée de microtubules et coiffée par le canal cuticulaire est reliée à la périphérie par une tigelle cuticulaire intermédiaire. On observe souvent que deux ou trois dendrites — issus généralement de scolopidies différentes — cheminent ensemble très distalement sous la forme de dilatations ciliaires présentant fréquemment des jonctions entre segments distaux. Par contre dans l'organe chordotonal de l'antenne de *Drosophila melanogaster* (Uga et Kuwabara, 1965) qui possède bien 2 cellules sensorielles dont les dendrites de longueur inégale pénètrent dans un tube cuticulaire allongé, — montrent deux segments distaux très rapprochés, mais les auteurs ne signalent pas de jonction ; de même Schmidt (1969) en décrivant les structures chordotonales de l'organe de Johnston de *Chrysopa* montre bien les trois cellules bipolaires dont les dendrites sont de taille différente — l'un étant toujours plus long et plus large que les deux autres — mais il ne montre pas non plus de jonctions entre segments distaux des dendrites d'une même scolopidie.

Il apparaît que parmi les structures du même type décrites — organe de Johnston — seul *Camponotus vagus* présente ce type de jonctions dont le rôle dans le transfert de l'information est à considérer.

Chez d'autres types d'organes chordotonaux, Tichané (1971) a décrit dans la mandibule et la lacinia du *Speophyes* des scolopidium dont les deux dendrites, enfermés dans une gaine jusque dans le tégument, présentent de réelles jonctions entre segments distaux.

Il convient de répéter ici, car cela est sans doute d'importance dans les processus de transduction, les contacts entre éléments nerveux d'une part, ont été observés à tous les niveaux, de même que les échanges entre éléments nerveux et structures associées sont nombreux (CE_1 , cellules scolopales, CE_3) d'autre part.

Rappelons l'existence de microtubules avec des bras dans les structures associées et au niveau de certaines jonctions.

3. Structure et naissance de l'information

Comment peut-on corréliser toutes les structures décrites (systèmes de cellules sensorielles — structures associées; microtubules, mitochondries, zones de jonctions, etc.) à la naissance de l'influx et aux processus de transduction ? L'important sur le plan physiologique — en dehors même de la détermination des stimulus adéquats — c'est véritablement la naissance du message, le déclenchement de l'influx.

Plusieurs auteurs se sont penchés sur ce problème au sujet des mécano- et propriocepteurs (Thurm, 1966, 1968).

En 1968, Howse dans un travail qui porte sur une étude comparative structurale et ultrastructurale et l'organisation fonctionnelle de différents types d'organes chordotonaux, a tenté de trouver des points communs aux divers types de récepteurs correspondants à cette modalité sensorielle dans le but d'émettre des hypothèses sur la naissance de l'influx nerveux lui-même.

Dans un travail déjà presque ancien Thurm (1966) pensait qu'une tension subie par la coiffe — celle-ci étant constitué de matières élastiques — entraînait une compression du dendrite qu'il coiffe. Mais Howse (1968) constate que le chapeau qui coiffe l'extrémité dendritique a une forme variable qui de plus n'est pas toujours élastique; il fait en même temps observer que dans tous les scolopidium étudiés on a mis en évidence la présence systématique d'une dilatation ciliaire. Aussi suggère-t-il que le stimulus déclencheur adéquat pourrait être une déformation de la membrane de la dilatation ciliaire, due à une flexion au niveau de la jonction chapeau-colonnes scolopales.

Dans le même temps Thurm (1968) se penchait de nouveau de façon détaillée sur les processus de transduction chez les mécanorécepteurs. Il remarque alors qu'on peut faire plusieurs hypothèses quant à la nature du processus de transduction dans les mécanorécepteurs en rapport avec leur organisation ultrastructurale. D'une part les récepteurs (comme les corpuscules de Pacini ou les stretch réceptors d'Arthropodes) chez lesquels apparemment aucune structure qui pourrait être spécialisée pour le processus de transduction n'a été trouvée dans les régions terminales des cellules sensorielles, auquel cas la mécanosensibilité se trouverait dans la membrane plasmique elle-même (l'étirement de la membrane plasmique pouvant entraîner une augmentation de la perméabilité membranaire qui se traduit par un potentiel récepteur dépolarisant — Goldman, 1965; Lowenstein, 1965). — D'autre part les mécanorécepteurs qui contiennent dans la région d'application du stimulus un nombre considérable de structures particulières. A

ce groupe appartiennent notamment les cellules sensorielles du système auditif latéral des Vertébrés et des cellules réceptrices bipolaires d'Arthropodes comme celles des scolopidies de l'organe de Johnston que nous venons de décrire: comme on en a déjà discuté précédemment lors de l'étude du rôle possible des microtubules dans de tels systèmes le processus transducteur consisterait en une succession de processus intracellulaires qui apparaissent en chaîne lors de la déformation d'une structure intracellulaire — microtubules — au moment de l'application du stimulus, afin de provoquer en retour une restauration de la perméabilité membranaire à une distance plus ou moins grande du lieu d'application du stimulus.

Il est remarquable que les types d'organisation montrant des structures ciliaires tout à fait caractéristiques, et des structures accessoires avec microtubules et mitochondries, sont communs à des mécanorécepteurs de plusieurs sortes (Gray, 1960; Thurm, 1964; Hayes, 1966) et à d'autres modalités sensorielles, comme les chemorécepteurs (Laverack et Ardill, 1965; Slifer et Sekhon, 1963, 1964a et b) ou les photorécepteurs (Sjöstrand, 1953a et b), bien que les segments terminaux portent dans chaque cas des différenciations structurales spécifiques qui semblent être adaptées à la sélection du bon stimulus (par exemple les membranes lamellaires contenant des photopigments dans les photorécepteurs).

Il apparaît que la région distale des processus nerveux qui peut être reconnue comme étant spécifique d'une fonction sensorielle, doit posséder des structures qui corrélerent l'aspect spécifique distal à l'aspect «non spécifique» proximal. Et ces structures sont certainement la cytomembrane et les microtubules.

Certains travaux (Gliddon, 1965; Smith, 1971) semblent indiquer que la transmission du signal n'est peut-être pas un processus ionique du cytoplasme mais peut-être davantage un processus chimique protéinique associé aux microtubules.

4. Fonctions de l'organe de Johnston et structures comparables chez d'autres Arthropodes

Comme toujours pour les structures complexes, surtout lorsqu'elles sont portées par des organes ayant un rôle aussi important que l'antenne, on a attribué à l'organe de Johnston plusieurs types de fonctions, certaines sont démontrées, certaines ne sont que supposées. Rappelons rapidement ces diverses données qui sont à la fois fonction du milieu dans lequel vit l'animal et de son mode de déplacement.

a. Arthropodes aquatiques. Chez *Gyrinus* l'organe de Johnston enregistrerait les moindres déformations, perturbations et vibrations à la surface de l'eau et l'aiderait considérablement dans ses processus d'orientation et d'évitement (de Wilde, 1941).

Chez la Notonecte et le Corixe, l'organe de Johnston serait utilisé pour maintenir la position normale de la nage.

Chez le Bernard l'Hermitte *Petrochirus*, Taylor (1967) a décrit un ensemble de structures chordonales situé dans le segment basal de l'antenne, et qui présente de nombreuses similitudes avec les organes de Johnston qui ont, jusqu'à maintenant, été décrits chez les Insectes: l'organe est composé d'environ 80 cellules sensorielles qui forment un anneau complet; il y a deux cellules nerveuses

bipolaires par scolopidie et les terminaisons distales dendritiques aboutissent dans l'articulation; l'auteur a démontré que cet organe était capable de répondre à des vibrations dans l'eau supérieures à 1000 Hz.

b. *Insectes aériens*. (L'organe de Johnston pouvant alors avoir une fonction différente selon que l'animal vole ou ne vole pas.)

Chez plusieurs Diptères on a montré que l'organe de Johnston enregistrait les courants d'air et leurs variations (Bässler, 1958, *Aedes aegypti*; Höllick, 1940, *Muscina stabulans*; Burkhardt et Schneider, 1957, *Calliphora erythrocephala*; Heran, 1959, *Apis mellifica*).

Chez *Calliphora* l'antenne est très sensible et réagit de façon extraordinaire aux mouvements de l'air; les organes concernés sont l'arista et l'organe de Johnston. Dans ce cas précis l'antenne se comporte à la fois avec les propriétés d'un organe auditif et celles d'un organe qui sert à la détection des courants d'air.

Chez *Apis*, Heran (1959) a montré que l'Insecte régulait la vitesse de son vol en réponse aux stimulations perçues par l'organe de Johnston, celui-ci répondant à la force du courant d'air.

Risler (1955) a montré que chez plusieurs Culicides, la structure de l'organe de Johnston serait particulièrement bien adaptée pour enregistrer exclusivement les mouvements du flagelle.

Chez les Fourmis, l'organe de Johnston a été considéré comme constituant le principal organe d'appréciation de la gravité (Vowles, 1954) mais il apparaît que certains récepteurs (notamment de type hair-plates) situés aussi sur l'antenne, mais également sur d'autres parties du corps, ont un rôle plus important dans l'appréciation de ce sens (Bückhmann, 1962; Markl, 1963; Lindauer et Nedel, 1959; Wendler, 1964; Goodman, 1959; Masson, 1972).

Certains auteurs ont avancé que des organes qui étaient capables de répondre aux courants d'air devaient, au moins parfois aussi, être en mesure d'enregistrer les sons portés par ces mêmes courants. C'est ainsi que la fonction auditive a souvent été attribuée à l'organe de Johnston.

Les Fourmis réagissent aux sons aussi longtemps que leurs antennes sont intactes (Autrum, 1936), et il est intéressant de remarquer que chez des Insectes pourvus d'organes tympaniques, si on supprime ces organes des deux côtés, ils ne perçoivent plus certaines vibrations, mais continuent à en capter d'autres — par conséquent grâce à d'autres structures réceptrices, comme par exemple l'organe de Johnston.

De même, lorsque l'antenne est très « légère », l'ensemble du flagelle peut très bien vibrer en réponse aux ondes sonores que portent les courants d'air, et alors l'organe de Johnston peut se comporter en organe auditif comme on l'a avancé pour les Culicides (Roth, 1948), les Chironomides (Eggers, 1923) ou *Reduvius personatus* (Weber, 1930); Roth (1948), montrait que celui d'*Aedes* pourrait répondre à des sons de fréquence supérieure à 800 Hz, et dans ce cas précis, la tonalité du vol de la femelle pourrait servir d'attractant au mâle.

Chez le Moustique *Culex*, l'organe de Johnston ne fonctionnerait comme organe auditif seulement pendant le vol et chez la femelle d'*Aedes*, au sol, il semble enregistrer la gravité et les courants d'air (Bässler, 1961).

Chez *Calliphora* et *Apis*, Burkhardt et Gewecke (1966) ont établi la sensibilité de l'organe de Johnston à des sons de fréquences supérieures à 500 Hz.

En résumé, des travaux faits jusqu'à maintenant, il apparaît que :

1. dans l'eau l'organe de Johnston sert ou à enregistrer les vibrations (*Gyrinus* ou *Petrochinus*) ou au maintien d'une position de nage (Notonecte);

2. dans l'air, plusieurs fonctions semblent dès à présent devoir être attribuées à l'organe de Johnston :

— un rôle proprioceptif, dans le contrôle de la position antennaire (chez certains Culicides),

— un rôle dans l'appréciation des variations des courants d'air (Diptères) et de la force de ceux-ci,

— un rôle probable dans l'appréciation de la gravité chez certains Culicides — rôle plus problématique chez les Hyménoptères,

— un rôle auditif certainement important (Diptères, Hyménoptères, Culicides).

A la lumière des résultats structuraux et ultrastructuraux que nous possédons maintenant chez les Fourmis, notamment chez *Camponotus vagus*, nous projetons de poursuivre les travaux électrophysiologiques déjà entrepris sur cet organe, et de les compléter par des expériences comportementales afin de mieux définir le rôle de l'organe de Johnston chez les Hyménoptères. Un des buts étant de définir quels sont les stimulus adéquats qui doivent lui être appliqués; car s'il apparaît que la stimulation entraînant l'influx nerveux est toujours, comme dans la plupart des systèmes sensoriels mécaniques, constitué par une déformation à un niveau déterminé de la terminaison dendritique impliquée dans la réception, il apparaît aussi que le stimulus lui-même peut varier. Il est indispensable donc de déterminer et de maîtriser ces stimulus si on veut tirer des implications éthologique des données anatomo-physiologiques.

Bibliographie

- Afzelius, B.: Electron microscopy of the sperm tail. Results obtained with a new fixative. *J. biophys. biochem. Cytol.* **5**, 269 (1959).
- Autrum, H.: Über Lautäußerungen und Schallwahrnehmung bei Arthropoden. I. Untersuchungen an Ameisen. Eine allgemeine Theorie der Schallwahrnehmung bei Arthropoden. *Z. vergl. Physiol.* **23**, 332—373 (1936).
- Bässler, U.: Versuche zur Orientierung der Stechmücken: Die Schwarmbildung und die Bedeutung des Johnstonschen Organs. *Z. vergl. Physiol.* **41**, 300—330 (1958).
- Benett, M. V.: Physiology and ultrastructure of electronic junctions I, II, III, IV. *J. Neurophysiol.* **30**, 161—300 (1967).
- Bickle, D., Tilney, L. G., Porter, K. R.: *Protoplasma* **61**, 322—345 (1966).
- Borisy, G. G., Taylor, E. W.: The mechanism of action of colchicine. *J. Cell Biol.* **34**, 525—533 (1967).
- Bradfield, J. R. G.: Fibre patterns in animal flagella and cilia. *Symp. Soc. exp. Biol.* **9**, 306 (1955).
- Bückmann, D.: Zur Leistung des Schweresinnes bei Insekten. *Naturwissenschaften* **42**, 78—79 (1955).
- Bullivant, S., Loewenstein, W. R.: Structure of coupled and uncoupled cell junctions. *J. Cell Biol.* **37**, 621—632 (1968).
- Burkhardt, D., Gewecke, M.: Mechanoreception in Arthropoda: The chain from stimulus to behavioral pattern. *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.* **30**, 601—614 (1965).
- Burkhardt, D., Schneider, G.: Die Antennen von *Calliphora* als Anzeiger der Fluggeschwindigkeit. *Z. Naturforsch.* **12b**, 139—143 (1957).

- Cleland, K. W., Rothschild, Lord: The bandicoot spermatozoa: An electron microscope study of the tail. Proc. roy. Soc. B **150**, 24 (1959).
- Corbière-Tichané, G.: Ultrastructure des organes chordotonaux des pièces céphaliques chez la larve du *Speophyes lucidulus*. Z. Zellforsch. **117**, 275—302 (1971).
- Debauche, H.: Les organes sensoriels antennaires de *Hydropsyche longipennis*. Cellule **44**, 45—83 (1935).
- Debauche, H.: Etude cytologique et comparée de l'organe de Johnston des insectes. Cellule **45**, 77—148 (1936).
- Eggers, F.: Ergebnisse von Untersuchungen am Johnstonschen Organ der Insekten und ihre Bedeutung für die allgemeine Beurteilung der stiftführenden Sinnesorgane. Zool. Anz. **57**, 224 (1923).
- Eggers, F.: Zur Kenntnis der antennalen stiftführenden Sinnesorgane der Insekten. Z. Morph. Ökol. Tiere **2**, 259—349 (1924).
- Eggers, F.: Die stiftführenden Sinnesorgane. Zool. Bausteine **2**, (1928).
- Farquhar, M. G., Palade, G. E.: Cell junctions in amphibian skin. J. Cell Biol. **26**, 263—291 (1965).
- Fawcett, D. W.: Structural specializations of the cell surface. In: Frontiers in cytology, ed. S. L. Palay. Yale University Press 1958.
- Fawcett, D. W., Porter, K. R.: A study of the fine structure of ciliated epithelium. J. Morph. **94**, 221 (1954).
- Friedman, M. H.: Arm-bearing microtubules associated with an unusual desmosome like junction. J. Cell Biol. **49**, 916—920 (1971).
- Friggi, A., Masson, C.: Etude comparative des réponses unitaires obtenues par modulation des concentrations stimulantes sur les récepteurs olfactifs de l'antenne de *Camponotus vagus* (Formicidae). J. Insect Physiol. (1972) (sous presse).
- Gibbons, I. R., Rowe, A. J.: Dynein: a protein with adenosine triphosphatase activity from cilia. Science **149**, 424 (1965).
- Gliddon, R.: Ciliary activity and coordination in *Euplotes eurystomus*. Protozool. **2**, Abstract No 307 1965.
- Goldman, D. E.: The transducer action of mecano-receptor membranes. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. **30**, 59—68 (1965).
- Gouranton, D. E.: Structure des desmosomes septés. J. Microscopie **6**, 505 (1967).
- Gray, E. G.: The fine structure of insect ear. Phil. Trans. B **243**, 75—94 (1960).
- Grimstone, A. V., Cleveland, L. R.: The fine structure and function of the contractile axostyles of certain flagellates. J. Cell Biol. **24**, 387—400 (1965).
- Hayes, W. F.: Chemoreceptors sensillum structure in *Limulus*. J. Morph. **119**, 121—142 (1966).
- Hepler, P. K., Jackson, W. T.: Microtubules and early stages of cell-plate formation in the endosperm of *Haemanthus katherinae*. J. Cell Biol. **38**, 437 (1968).
- Hepler, P. K., McIntosh, J. R., Cleland, S.: Intermicrotubule bridges in mitotic spindle apparatus. J. Cell Biol. **45**, 438—444 (1970).
- Heran, H.: Wahrnehmung und Regelung der Fluggeschwindigkeit bei *Apis mellifica*. Z. vergl. Physiol. **42**, 103—163 (1959).
- Howse, P. E.: The structure of the subgenual organ and certain others mecanoreceptors of the termite *Zootermopsis angusticollis*. Proc. roy. ent. Soc. Lond. A **40**, 137—146 (1965).
- Howse, P. E.: The fine structure and functional organization of chordotonal organs. Symp. Zool. Soc. Lond. **23**, 167—198 (1968).
- Howse, P. E., Claridge, M. F.: The fine structure of Johnston's organ of the leaf-hopper *Oncopsis flavicollis*. J. Insect Physiol. **16**, 1665—1675 (1970).
- Höllick, F. S. S.: The flight of dipterous fly *Muscina stabilans*. Phil. Trans. roy. Soc. B **230**, 357—390 (1940).
- Kelly, D. E.: Fine structure of cell contact and the synapse. Amer. Soc. Anesthes. **28**, 6—30 (1967).
- Kelly, D. E.: Fine structure of desmosomes, hemidesmosomes, and an epidermal globular layer in developing nerve epidermis. J. Cell Biol. **28**, 51 (1966).
- Lai-Fook, J.: The structure of developing muscle insertions in Insects. J. Morph. **123**, 503—528 (1967).
- Laverack, M. S., Ardill, D. J.: The innervation of the aesthetacca hairs of *Palinurus argus*. Quart. J. micr. Sci. **106**, 45—60 (1965).

- Lindauer, M., Nedel, J. O.: Ein Schweresinnesorgan der Honigbiene. *Z. vergl. Physiol.* **42**, 334 (1959).
- Loewenstein, W. R.: Facets of a transducer process. *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.* **30**, 29—43 (1965).
- Markl, H.: Bristles fields: gravity receptors of some Hymenoptera. *Nature (Lond.)* **198**, 173—175 (1963).
- Markl, H.: Geometotaktische Fehlorientierung bei *Formica polyctena*. *Z. vergl. Physiol.* **48**, 552—586 (1964).
- Masson, C.: Etudes anatomique et fonctionnelle d'une nouvelle structure réceptrice en rapport avec l'antenne chez les Fourmis. *C. R. Acad. Sci. (Paris)* **271**, 346—349 (1970).
- Masson, C.: Organisation sensorielle des principales articulations de l'antenne de la Fourmi *Camponotus vagus* (Formicidae). *Z. Morph. Tiere* **73**, 343—359 (1972).
- Masson, C., Friggi, A.: Etude morphologique et topographique des *s. coeloconica* et *s. ampullacea* de l'antenne de l'ouvrière de *Camponotus vagus* (Formicidae). *C. R. Acad. Sci. (Paris)* **272**, 618—621 (1971 a).
- Masson, C., Friggi, A.: Réponses périphériques obtenues au niveau des récepteurs olfactifs de l'antenne de l'ouvrière de *Camponotus vagus* (Formicidae). *C. R. Acad. Sci. (Paris)* **272**, 2346—2349 (1971 b).
- Masson, C., Friggi, A.: La perception olfactive chez les Insectes: analyse neurophysiologique du codage qualitatif et quantitatif de quelques substances organiques par les récepteurs olfactifs de *Camponotus vagus* (Formicinae). VII° Symp. Med. sur l'Odorat, in *Naturalia et Biologia*. Sous presse (1972 a).
- Masson, C., Friggi, A.: Codage de l'information par les récepteurs olfactifs de l'antenne de *Camponotus vagus* (Formicinae) soumis à des stimulations par des substances organiques simples, dynamiquement contrôlées. *J. Insect Physiol.*, sous presse (1972 b).
- Masson, C., Gabouriaut, D., Friggi, A.: Ultrastructure d'un nouveau type de récepteur olfactif de l'antenne d'Insecte trouvé chez la Fourmi *Camponotus vagus* (Formicinae). *Z. Morph. Tiere* **72**, 349—360 (1972).
- McGregor, H. C., Stebbins, H.: A massive system of microtubules associated with cytoplasmic movement in telephonic ovarioles. *J. Cell Sci.* **6**, 431—449 (1970).
- McIntosh, J. R., Porter, K. R.: Microtubules in the spermatids of the domestic fowl. *J. Cell Biol.* **35**, 153—173 (1967).
- Moulins, M.: Etude ultrastructurale d'une formation de soutien epidermo-conjonctive inédite chez les insectes. *Z. Zellforsch.* **91**, 112—134 (1968).
- Moulins, M., Clarac, F.: Ultrastructure d'un organe chordotonal associé à la cuticule dans les appendices de l'Ecrevisse. *C. R. Acad. Sci. (Paris)* **274**, 2189—2192 (1972).
- Noirot-Timothee, C., Noirot, Ch.: Attache de microtubules sur la membrane cellulaire dans le tube digestif des Termites. *J. Microscopie* **5**, 325—336 (1966).
- Porter, K. R.: Cytoplasmic microtubules and their functions. In: *Ciba Foundation Symp. on Principles of Biomolecular Organization* (G. E. W. Wolstenholme and M. O'Connor, eds.) 1966.
- Risler, H.: Das Gehörorgan der Männchen von *Culex pipiens*, *Aedes aegypti* und *Anopheles styliensis*, eine vergleichend morphologische Untersuchung. *Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog.* **74**, 478—490 (1955).
- Roth, L. E.: Ciliary coordination in the Protozoa. *Exp. Cell Res., Suppl.* **5**, 573 (1958).
- Roth, L. M.: A study of mosquito behaviour. An experimental study of the sexual behaviour of *Aedes aegypti*. *Amer. midl. Nat.* **40**, 451—487 (1948).
- Rudzinka, M. A.: The fine structure and function of the tentacle in *Tokophyra infusionum*. *J. Cell Biol.* **25**, 459—477 (1965).
- Rudzinka, M. A.: Ultrastructure involved in the feeding mechanism of *Suctorina*. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* **29**, 512—525 (1967).
- Schmidt, K.: Der Feinbau der Stiffführenden Sinnesorgane im Pedicellus der Florfliege *Chrysopa*. *Z. Zellforsch.* **99**, 357—388 (1969).
- Schmitt, F. O., Samson, F. E., Jr.: Neuronal fibrous proteins. In: *Neurosciences Research Symposium Summaries* **3**, 301. Cambridge, Mass.: The M.I.T. Press 1969.
- Shelanski, M. L., Taylor, E. W.: Isolation of a protein subunit from microtubules. *J. Cell Biol.* **34**, 549—554 (1967).

- Sjöstrand, F. S.: The ultrastructure of the outer segments of rods and cones of the eye as revealed by the electron microscope. *J. cell. comp. Physiol.* **42**, 15—44 (1953a).
- Sjöstrand, F. S.: The ultrastructure of the inner segments of the retinal rods of the guinea pig eye as revealed by electronmicroscopy. *J. cell. comp. Physiol.* **42**, 45—70 (1953b).
- Sjöstrand, F. S.: The ultrastructure of cells as revealed by the electron microscope. *Int. Rev. Cytol.* **5**, 455 (1956).
- Slifer, H., Sekhon, S. S.: Sense organs on the antennal flagellum of the small milkweed bug *Lygaeus kalmii*. *J. Morph.* **112**, 165—192 (1963).
- Slifer, H., Sekhon, S. S.: The dendrites of the thinwalled olfactory legs of the grasshopper (Orthoptera). *J. Morph.* **114**, 393—410 (1964a).
- Slifer, H., Sekhon, S. S.: Fine structure on the thin-walled sensory pegs on the antenna of a beetle *Popillius disjunctus*. *Ann. ent. Soc. Amer.* **57**, 541—548 (1964b).
- Smith, D. S.: The fine structure of haltere sensilla in the blowfly *Calliphora erythrocephala* with scanning electron microscopic observations on the haltere surface. *Tissue and Cell* **1**, (3), 443—484 (1969).
- Smith, D. S.: On the significance of cross-bridges between microtubules and synaptic vesicles. *Phil. Trans. B* **261**, 395—405 (1971).
- Smith, D. S., Järlfors, U., Beranek, R.: The organization of synaptic cytoplasm in the Lamprey Central nervous system. *J. Cell Biol.* **46**, 199—219 (1970).
- Taylor, R. C.: The anatomy and adequate stimulation of a chordotonal organ in the antennae of hermit crab. *Comp. Biochem. Physiol.* **20**, 709—717 (1967).
- Thurm, U.: Mechanoreceptors in the cuticle of the honeybee: fine structure and stimulus mechanism. *Science* **145**, 1063—1065 (1964).
- Thurm, U.: An insect mecanoreceptor. I. Fine structure and adequate stimulus. *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.* **30**, 75—82 (1965).
- Thurm, U.: Steps in the transducer process of mechanoreceptors. *Symp. Zool. Soc. Lond.* **23**, 199—216 (1968).
- Uga, S., Kuwabara, M.: On the fine structure of the chordotonal sensillum in antenna of *Drosophila melanogaster*. *Jap. J. Electron. Micr.* **14**, 173—181 (1965).
- Vowles, D. M.: Orientation of ants to gravity. *J. exp. Biol.* **31**, 356—375 (1954).
- Weber, H.: *Biologie der Hemipteren*. Berlin: Springer 1930.
- Wendler, G.: Die Regelung der Körperhaltung bei Stabheuschrecken (*Carausius morosus*). *Naturwissenschaften* **48**, 676 (1961).
- Whitear, M.: The fine structure of Crustacean proprioceptors. I. The chordotonal organs of the shore Crab *Carcinus maenas*. *Phil. Trans. B* **245**, 291—325 (1962).
- Wiener, J., Spiro, D., Loewenstein, W. R.: Studies on an epithelial (gland) cell junction. II. Surface structure. *J. Cell Biol.* **22**, 587—598 (1964).
- Wilde, J. de: Contribution to the physiology of the Johnston organ and its part in the behaviour of the *Gyrinus*. *Arch. néerl. Physiol.* (3), **25**, 381—400 (1941).
- Wilson, H. J.: Arms and bridges on microtubules in the mitotic apparatus. *J. Cell Biol.* **40**, 854 (1969).

Dr. Claudine Masson
 Institut de Neurophysiologie
 et Psychophysiologie
 Département de Psychophysiologie
 31, ch. J. Aiguier
 Comparée C.N.R.S.
 13274 Marseille Cedex 2
 France