

**ETUDE MORPHOLOGIQUE ET STRUCTURALE
DES RECEPTEURS SENSORIELS DU TARSE I
DE LA TIQUE *IXODES RICINUS L.***

THESE

présentée à la Faculté des Sciences de l'Université
de Neuchâtel pour obtenir le grade de docteur ès sciences

par

Francine THONNEY

1987

IMPRIMERIE CHABLOZ S.A.
1131 TOLOCHENAZ

IMPRIMATUR POUR LA THÈSE

Etude morphologique et structurale des
récepteurs sensoriels du tarse I de la tique
Ixodes ricinus

de M lle Francine THONNEY

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL
FACULTÉ DES SCIENCES

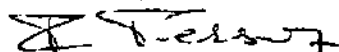
La Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel,
sur le rapport des membres du jury,

MM. P.-A. Diehl, A. Aeschlimann, P. Guerin
et H. Ecker (Bâle)

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 17 mai 1988

Le doyen :



F. Persoz

TABLE DES MATIERES

1.	<u>INTRODUCTION</u>	
1.1	Les tiques	1
1.1.1	<u>Ixodes ricinus</u>	3
1.2	Buts du travail	4
1.3	Les sensilles, structure et fonction	5
1.3.1	La cuticule	5
1.3.2	Les cellules sensorielles	6
1.3.3	Les types morphologiques des sensilles	7
1.3.4	Structure fonctionnelle des sensilles	9
1.3.5	Les cellules enveloppantes	10
2.	<u>MATERIEL ET METHODES</u>	
2.1	Provenance et élevage des tiques	12
2.2	M.E.B. et M.E.T.	13
2.2.1	Microscopie électronique à balayage	13
2.2.2	Microscopie électronique à transmission	15
2.2.3	Expression des résultats	18
2.2.3.1	Numérotation des soies du tarse I	18
2.2.3.2	Morphologie et structure fine	18
3.	<u>RESULTATS</u>	
3.1	Chaëtotaxie du tarse I d' <u>I. ricinus</u>	20
3.1.1	Face dorsale	20
3.1.2	Face latérale antérieure	21
3.1.3	Face latérale postérieure	21
3.1.4	Face ventrale	21
3.2	Morphologie et structure fine des sensilles	24
3.2.1	Aspects généraux	24
3.2.1.1	Les dendrites autres que mécano- sensibles	24
3.2.1.2	Les cellules accessoires	26
3.2.1.3	Les dendrites mécanosensibles et leurs cellules accessoires	29
3.2.2	Description individuelle des sensilles	31
3.2.2.1	Sensilles à pores à paroi simple	31
	wp-sw A	31
	wp-sw B	33
	wp-sw C	35
	wp-sw D	37
3.2.2.2	Sensilles à pores à paroi double	38
	wp-dw A	38
	wp-dw B	40
	wp-dw C	41
3.2.2.3	Sensilles à pore terminal	41
	tp A	41
	tp B	43
3.2.2.4	Sensilles à fente subterminale	45

3.2.2.5	Sensilles sans pore	46
np A		46
np B		46
np C		47
np D		49
np E		49
3.2.2.6	Résumé	53
3.2.3	Observations annexes	57
3.2.4	Innervation du pulvillus	58
3.2.5	Organes sensoriels intracuticulaires	59
3.3	Chaëtotaxie d'autres espèces du genre <u>Ixodes</u>	62
4.	<u>DISCUSSION</u>	
4.1	Structure et fonction des unités sensorielles	64
4.1.1	Les soies sensorielles	64
4.1.1.1	Les cellules enveloppantes	64
4.1.1.2	Les dendrites	70
4.1.1.3	L'épicuticule	71
4.1.1.4	Structure et fonction	71
4.1.1.5	Résumé	79
4.1.2	Les fentes sensorielles	80
4.1.3	Les dendrites de la glande tarsale	81
4.1.4	Passage du stade larvaire au stade nymphal	82
4.2	Evolution de la chaëtotaxie et de l'innervation des sensilles d' <u>I. ricinus</u>	83
4.3	Le tarse I d'autres Prostriata	89
5.	<u>RESUME ET CONCLUSION</u>	94
6.	<u>ANNEXE</u>	95
6.1	Réponses du sensille dI,1 à quelques substances volatiles	95
6.1.1	Physiologie des sensilles d'Insectes	95
6.1.1.2	Conduction du stimulus	95
6.1.2	Expériences d'électrophysiologie sur dI,1	96
6.1.2.1	Matériel	96
6.1.2.2	Enregistrement	97
6.1.2.3	Stimulation	97
6.1.2.4	Résultats	98
7.	<u>REMERCIEMENTS</u>	106
	<u>BIBLIOGRAPHIE</u>	107
	<u>PLANCHES</u>	116

Table des illustrations.

<u>Figures</u>		<u>Tableaux</u>	
<u>fig.</u>	<u>page</u>	<u>tabl.</u>	<u>page</u>
1	8	1	22-23
2	25	2	53
3	27	3	54
4	28	4	83
5	32	5	84
6	34	6	86
7	36	7	86
8	39	8	87
9	39	9	91
10	42	10	100
11	44	11	101
12	44		
13	44		
14	48		
15	50		
16	51		
17	60		
18	65		
19	99		
20	100		
21	103		
22	104		
23	105		

1. INTRODUCTION.

1.1 LES TIQUES.

Les tiques, ou Metastigmata, sont les Acariens formant la superfamille des Ixodoidea. Ils mesurent jusqu'à 3 cm, possèdent une paire de stigmates après la quatrième paire de coxae et sont équipés d'un hypostome armé. Ce sont des Arthropodes hémato-phages, parasites obligatoires et temporaires de Mammifères, Oiseaux et Reptiles.

On reconnaît 3 familles, les 2 familles principales étant les Ixodidae, ou tiques "dures" à scutum dorsal, avec les sous-familles des Ixodinae, ou Prostriata; et des Amblyomminae, ou Metastrata, phylogénétiquement plus récente, et les Argasidae, ou tiques "molles", avec les sous-familles des Ornithodorinae et des Argasinae. La troisième famille, celle des Nuttallielidae, est très mal connue.

Le dimorphisme sexuel est bien marqué chez les Ixodidae : il touche en particulier l'importance du scutum, petit chez la femelle, mais qui recouvre toute la face dorsale du mâle (conscutum). Il n'existe pas chez les Argasidae.

Les tiques, en tant qu'ectoparasites d'animaux domestiques, et accidentellement de l'homme, sont des vecteurs très importants de zoonoses, surtout dans les régions tropicales.

L'infection de l'hôte se fait lors du repas sanguin par l'intermédiaire des glandes salivaires (infection salivaire), des excréments (infection stercorale), et chez les Argasidae, par l'organe coxal. Vraisemblablement, elle peut se faire par régurgitation (cas du spirochète de Lyme). Quant aux microfilaires, elles s'échappent du vecteur par effraction.

Lors du développement des tiques, les microorganismes sont souvent transmis de stades à stades (transmission transstadiale), ou aux descendants de la génération suivante, via les oeufs (transmission transovarienne).

Les tiques sont en outre la cause de toxicoses, d'anémies, de réactions allergiques, de lésions mécaniques.

Le cycle évolutif des tiques est dit mono-, di-, tri- ou polyphasique (terminologie de Aeschlimann, 1967) selon que la tique reste pour la durée de sa vie sur le même hôte, ou en change 1, 2 ou plusieurs fois. Le cycle triphasique est le cycle le plus largement répandu chez les Ixodidae; un genre évolué, comme Boophilus, est monophasique; les Argasidae sont polyphasiques.

Les exigences quant au choix de l'hôte sont différentes d'une espèce à l'autre, d'un stade à l'autre. Les tiques sont monotropes, c'est-à-dire à grande spécificité parasitaire, lorsqu'elles sont inféodées à la même catégorie d'hôte (par exemple, I. trianguliceps est lié aux rongeurs; I. lividus, à l'hirondelle de rivage; la plupart des Argasidae dépendent d'une seule espèce d'hôte); d'autres espèces sont ditropes ou télotropes (sans spécificité parasitaire).

Les conditions atmosphériques du milieu ambiant, en-dehors de l'hôte, sont d'une grande importance, en particulier les facteurs température et humidité. Les tiques sont endophiles lorsqu'elles vivent dans un habitat protégé, tel que terrier, nid, ou exophiles lorsqu'elles restent sur la végétation.

Le repas de sang est un élément indispensable à leur vie, puisque sans repas, ni mues, ni pontes ne sont possibles. La sélection de l'hôte nécessite sa localisation, un contact physique avec son pelage, et la recherche d'un site pour la fixation. Selon la terminologie de Waladde et Rice (1982) il s'agit respectivement des phases de "mise en appétit", d'"engagement" et d'"exploration", ou selon Lees (1948), de phase passive, suivie d'une phase de recherche et d'une phase de discrimination.

Les tiques émettent des phéromones (Sonenshine et al, 1982).

- Phéromones d'assemblée, qui provoquent une attraction des tiques dans leur habitat, favorisant la copulation. Elles se trouvent chez les Argasidae et des Ixodidae (Prostriata). Dans leur composition entrent de la guanine et une autre purine; elles sont hydrosolubles, thermostables et volatiles.

- Phéromones d'agrégation et d'attachement. Elles agissent sur les lieux d'attachement en provoquant une agrégation des tiques et leur fixation. Elles ne se trouvent que chez les Metastriata et sont émises par les mâles gorgés. Leur composition est inconnue sauf pour Amblyomma variegatum où il s'agit d'un mélange d'ortho-nitrophénol,

de méthyle-salicylate et d'acide pélargonique (Schöni et al,1984).

- Pheromones sexuelles. Elles sont émises sur l'hôte par les femelles gorgées et n'agissent que sur les mâles. Dans leur composition entrent du 2,6-dichlorophénol, du salicylaldéhyde et d'autres phénols. Elles ne se trouvent que chez les Metastriata (Berger,1972).

Pour se diriger, les tiques ont à disposition des structures sensorielles situées principalement sur le tarse de la première paire de pattes, dont elles se servent comme les insectes de leurs antennes, et sur les palpes. Il s'agit de chémorécepteurs de contact et olfactifs (odeurs émises par l'hôte, phéromones), de mécanorécepteurs sensibles au toucher et à certaines vibrations, d'hygro- et de thermorécepteurs (atmosphère ambiante, chaleur irradiant de l'hôte). (Waladde et Rice,1982).

1.1.1 Ixodes ricinus L.

I.ricinus est l'une des 212 espèces du genre Ixodes, de la sous-famille des Ixodinae ou Prostriata.

I.ricinus, tique de la région paléarctique, est l'espèce la plus commune de Suisse. Elle colonise tous les milieux où la végétation offre des conditions microclimatiques nécessaires à sa survie. Elle se trouve dans les biotopes où le couvert végétal est abondant : forêts à riche sous-bois, bosquets, buissons, haies, etc. Elle est rare dans les pâturages à ciel ouvert, et disparaît dans les champs cultivés; sa limite de distribution en altitude ne dépasse guère 1200 m (Aeschlimann,1972; Aeschlimann et al,1979).

Son rôle de vecteur pour différents agents pathogènes dans notre pays a été démontré par Aeschlimann et al (1979). Il s'agit du virus de l'encéphalite à tique (Matile,1983; Faivre, en prép.), de rickettsies (Peter,1982) dont Coxiella burnetti responsable de la fièvre Q, de la Borrelia burgdorferi (Burgdorf et al,1982, Barbour et al,1983; Aeschlimann et al,1986), de babésies du bétail (Gern, 1984), et peut-être de filaires et de trypanosomes de rongeurs, sans que, dans ce dernier cas, l'on ait jamais trouvé de transmission, la dernière théorie voulant que la tique soit mangée (Aeschlimann, communication personnelle).

I.ricinus est triphasique et télotrope, donc sans spécificité parasitaire marquée. Le choix de l'hôte, qu'il soit reptile, oiseau ou mammifère, est déterminé par sa taille et par la nature des biotopes qu'il fréquente. Les mues et la ponte se passent dans les couches bas-

ses de la végétation, là où l'air est saturé en humidité.

Les larves, endophiles, se fixent à des individus de petite taille vivant au niveau du sol, surtout des rongeurs; les nymphes et les adultes, exophiles, occupent des strates différentes de la végétation (Gigon, 1985), et par là, se fixent à des hôtes différents. Les nymphes se rencontrent fréquemment sur les oiseaux, mais aussi sur des rongeurs; les adultes exclusivement sur des mammifères de grande taille. L'homme peut héberger tous les stades.

Des phéromones d'assemblée jouent un rôle dans sa biologie; elles ont une action intra- et interstadiale (Graf, 1975; Hajkova et Leahy, 1982). La rencontre des sexes et la copulation se font en-dehors de l'hôte avant le début du repas (Graf, 1978).

1.2 BUTS DU TRAVAIL.

Il est admis depuis longtemps (Samson, 1909) que les supports les plus importants de l'information sensorielle des tiques sont les palpes et les tarse de la première paire de pattes, par l'intermédiaire de leurs sensilles (Lees, 1948). Cependant la structure fine et la fonction de ces récepteurs sont encore mal connues. On s'est certes beaucoup intéressé à la morphologie de l'organe de Haller, mais ceci dans le but de trouver des caractères utiles aux systématiciens. Quelques approches dans l'étude des soies sensorielles ont permis de se faire une première idée de leur structure fine et de constater qu'il existe des analogies avec celle des soies sensorielles des Insectes : présence ou absence de pores à travers la cuticule de la soie, nombre de cavités que celle-ci contient, innervation, présence de corps tubulaires (Sixl et al., 1972; Foelix et Axtell, 1971, 1972; Roshdy et al., 1972; Chu Wang et Axtell, 1973, 1974, Axtell et al., 1974; Waladde, 1977; Leonovich, 1977, 1978, 1979). Le travail le plus complet est celui de Hess et Vlimant (1982, 1983ab, 1986). Par conséquent, il a été possible d'émettre des hypothèses concernant la relation structure/fonction, telles qu'elles ont été démontrées chez les Insectes (Altner et Prillinger, 1980). Quelques brèves études de l'électrophysiologie de sensilles du tarse I confirment certaines de ces hypothèses de correspondance structure/fonction. Par exemple, la sensibilité à la température de sensilles à pore terminal et sans pore a été mise en évidence par Waladde et al. (1981), Hess et Loftus (1984).

La sensibilité à des stimuli olfactifs (ammoniac et différentes substances entrant dans la composition des phéromones de *Metastriata*) a été démontrée pour des sensilles à paroi simple ou double à pores (wp-sw et wp-dw) (Haggart et Davis, 1979, 1980, 1981; Waladde, 1982; Schöni et al, 1984).

Ce travail fait partie d'une large étude comparative portant sur le comportement, les adaptations morphologiques et physiologiques des structures sensorielles de quelques espèces d'Argasidae et Ixodidae aux différents stades évolutifs. Il était alors logique de choisir I. ricinus comme représentant du groupe des Prostriata, vu sa fréquence et son rôle important de vecteur en Suisse. Cette étude est destinée à présenter l'inventaire des soies et autres structures sensorielles en fonction de leurs différents types (définis selon la conformation de l'appareil cuticulaire et des dendrites) du tarse I des 3 stades évolutifs d'I. ricinus (Pl.1) et d'en déterminer leurs fonctions en relation avec la morphologie. Elle apporte aussi quelques informations au sujet des cellules accessoires des sensilles. En effet, chez les Metastigmata, ces cellules n'ont pas encore fait l'objet d'études particulières, que ce soit aussi bien du point de vue de leur structure que de leur fonction.

1.3 LES SENSILLES - STRUCTURE ET FONCTION.

Afin d'alléger le chapitre "Résultats", il est nécessaire de rappeler ici les caractéristiques structurales des sensilles (appareil cuticulaire, dendrites, cellules accessoires), celles des insectes servant la plupart du temps de référence, puisqu'il s'agit de la classe la mieux étudiée des Arthropodes (Altner et Prillinger, 1980) (fig. 1). L'on verra également que la structure du sensille étant connue, la fonction peut en être déduite (Altner et al, 1983).

1.3.1 La cuticule.

Un sensille est constitué d'une structure cuticulaire externe à laquelle sont associées des cellules sensorielles. La taille et la forme de cette structure sont variables; il s'agit en général de soies ou de cônes cuticulaires avec ou sans socle distinct (Altner et Pril-

linger,1980}); la soie est constituée d'exocuticule, recouverte d'épicuticule (Barth,1969), en 3 couches distinctes (Steinbrecht et Müller,1976) : la couche externe L1 est dense, fine (environ 2,5 nm et continue; la 2^e, L2, est transparente aux électrons, elle est continue et remplit les rainures des sensilles wp-dw et l'extrémité distale des pores des sensilles wp-sw; la 3^e, L3, est trilaminaire, la zone intermédiaire étant la plus claire; cette dernière couche n'est pas continue sur les sensilles wp-dw et wp-sw où elle borde respectivement les rainures et l'extrémité distale des pores. Le tout mesure environ 20 nm.

La cuticule de la soie en contact avec la lymphe de la cavité lymphatique interne (lumière et canaux radiaires) est bordée également de 3 couches distinctes : L4, en contact direct avec la lymphe, est dense; L5, intermédiaire, est claire; L6, dense. Le tout mesurant environ 5 nm (Steinbrecht et Müller,1976).

1.3.2 Les cellules sensorielles.

Les cellules sensorielles des Arthropodes sont primaires et bipolaires. Le péricaryon a un noyau rond dont la chromatine est finement dispersée; on y trouve de nombreuses mitochondries, des appareils de Golgi, du réticulum endoplasmique granulaire, des ribosomes, des vésicules, des microtubules et microfibrilles. Le cytoplasme des neurones est moins dense aux électrons que celui des cellules avoisinantes. Les axones, où l'on trouve des mitochondries et des microtubules, transmettent les excitations au système nerveux central. Les dendrites sont constituées d'un segment interne et d'un segment externe. Le segment interne est une expansion du péricaryon dont il possède l'essentiel des caractères cytologiques : appareil de Golgi, corps multivésiculaires, microtubules, ribosomes, Reg et mitochondries. Les segments internes des dendrites d'un même sensille sont fixés les uns aux autres par des desmosomes septés. L'extrémité distale de ces segments contient 2 corps basaux, constitués de 9 triplets de microtubules; une racine ciliaire est connectée au corps basal distal. Une région ciliaire, constituée de 9 doublets de microtubules, se présentant comme un étranglement de 300 nm de diamètre, relie le segment interne au segment externe. La région ciliaire de tous les neurones d'un même sensille se trouvent au même niveau dans la cavité lymphatique interne. Le segment externe est un cil modifié comptant

un nombre variable de microtubules, la structure de sa région distale, ainsi que ses relations avec l'appareil cuticulaire de la soie, varient vraisemblablement en fonction de l'adéquation avec la qualité du stimulus.

Extrémité distale du segment externe des dendrites. Par rapport à la région proximale du segment externe des dendrites, la région distale peut être modifiée de différentes manières :

- Corps tubulaire. Le nombre de microtubules, liés les uns aux autres par une matrice dense aux électrons, est augmenté (Thurm, 1964). Ces dendrites ont une fonction de mécanorécepteur, et se trouvent à la base des soies.
- Ramifications. Les dendrites de cette région peuvent être ramifiées 2 à 3 fois, chaque branche contenant au moins un microtubule (Chu Wang et al, 1975; Steinbrecht et Müller, 1976). Ils ont une fonction olfactive.
- Lamelles. L'extrémité distale de dendrites thermosensibles forme des replis longitudinaux et ne pénètre pas dans la lumière de la soie (Altner et al, 1978).
- Sans modification. Il peut s'agir de dendrites à fonction olfactive, gustative, thermo-ou hygrosensible.

Ces dendrites sont associées à différents types de sensilles.

1.3.3 Les types morphologiques des sensilles.

Les sensilles des Arthropodes sont de différents types morphologiques (Hansen, 1978). Une longue soie articulée à la base est un sensille chaëtique; une longue soie sans articulation est un sensille trichoïde; une soie sans articulation et moins longue que la précédente est un sensille basiconique; une soie dans une petite cavité est un sensille coeloconique; une plaque sensorielle est un sensille placôide. Cette classification, utile sur des préparations entières vues à faible grossissement, ne permet pas de reconnaître la fonction de la soie.

Les points suivants sont alors à considérer :

- présence ou absence de pores à travers la paroi cuticulaire du sensille;
- structure du socle de la soie (flexible ou inflexible);
- structure du segment externe des dendrites.

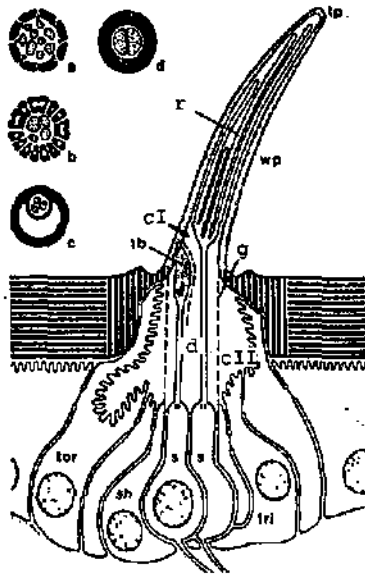


Fig. 1. Représentation schématique d'un sensille d'Insecte.

Les cellules sensorielles (s) sont enveloppées de 3 cellules : cellule thécogène (sh), cellule trichogène (tri), cellule tormogène (tor). L'extrémité apicale de ces 2 dernières cellules borde la cavité lymphatique externe (cII). La gaine (g) entoure les segments dendritiques externes (d) et contient la cavité lymphatique interne (cI). Le socle (hachures verticales), la paroi de la soie (avec des pores = wp, sections transversales a et b; avec un système de pore terminal = tp, section transversale c; ou sans pore, section transversale d) et le segment dendritique externe (ramifications = r; corps tubulaire = tb) sont les structures typiques de la fonction.

(repris de Altner et Prillinger, 1980, et légèrement modifié)

1.3.4 Structure fonctionnelle des sensilles (Altner,1977a). (fig.1)

1) Un grand nombre de pores percent la paroi de la soie (=wall pore sensilla). Il s'agit de sensilles à fonction essentiellement olfactive.

- La paroi est simple, des pore-tubules conduisent les stimuli, il peut y avoir une lame articulaire à la base (Hallberg,1979), les dendrites peuvent être ramifiées. Ce sont des sensilles à fonction uniquement olfactive, sauf chez les Collemboles où ils sont associés à un mécanorécepteur (Altner et Ernst,1974). Ce sont des sensilles wp-sw (= wall-pore single walled sensilla).

- La paroi est double, concentrique; les dendrites occupent la lumière centrale que les stimuli atteignent après avoir traversé les canaux radiaires. Les dendrites, non modifiées, ont une fonction olfactive; dans certains cas, elles sont sensibles au froid (Altner et al, 1977). Ce type de sensille ne se trouve pas chez les Collemboles (Altner et Prillinger,1980). Ce sont des sensilles wp-dw (= wall-pore double walled sensilla).

2) Un pore est situé à l'extrémité du sensille. La lumière contient en général 2 canaux, dont celui qui enferme les dendrites; celles-ci, non modifiées, atteignent la région du pore. Le socle est flexible et connecté à un mécanorécepteur (Hansen et Heumann,1971). Il s'agit alors de chémorécepteurs de contact. Il existe cependant des sensilles de ce type dépourvus de corps tubulaire et de socle flexible (Moulin, 1971). Il s'agit de sensilles tp (= terminal pore sensilla).

3) Sensille sans pore.

- Le socle est inflexible. Ce type de sensille est innervé en général par 3 cellules sensorielles; soit la dendrite de l'une d'elles ne pénètre pas dans la lumière, mais se modifie en replis ou lamelles longitudinales (Altner et al,1978), soit les 3 dendrites se retrouvent dans la lumière (Schaller,1978). Les dendrites occupant la lumière de la soie sont serrées les unes contre les autres, la cavité lymphatique interne n'existant plus à ce niveau. La cuticule bordant la lumière est souvent plus dense aux électrons que la cuticule voisine (Altner et Prillinger,1980). Ce sont des sensilles thermo- et hygrosensibles. Une des cellules sensorielles est sensible au froid, une autre à l'air humide et la troisième à l'air sec (Altner et al,1981). Il s'agit de sensilles np (= no pore sensilla).

- Le socle est flexible. Un corps tubulaire se trouve à la base de la soie. Ces sensilles sont uniquement tactiles. Il s'agit de sensilles np (= no pore sensilla).

4) Il existe en outre des structures mécanosensibles intracuticulaires, servant à détecter des tensions dans l'exosquelette. Elles sont associées à des modifications externes de la cuticule. Barth (1981) fait une revue des connaissances à ce sujet. Il s'agit des sensilles campaniformes des Insectes et des fentes sensorielles des Arachnides. Elles se présentent sous forme de trous ou de fentes dans la cuticule, recouverts d'une fine membrane à laquelle se rattachent les corps tubulaires des dendrites mécanosensibles.

1.3.5 Les cellules enveloppantes. (fig.1)

La description suivante est basée sur les travaux de Blaney et al (1971), Ernst (1972), Hansen (1978) et Altner et Prillinger (1980).

Les cellules enveloppantes et les cellules sensorielles sont des cellules épithéliales qui se développent à partir d'une cellule épidermique commune. Leur organisation est constante; habituellement au nombre de 3, les cellules accessoires enveloppent concentriquement le faisceau de dendrites. Elles sont nommées selon leurs fonctions morphogénétiques.

La cellule interne est la cellule thécogène, appelée aussi cellule neurilemme (Blaney et al, 1971). Elle entoure les dendrites auxquelles elle est fixée par des desmosomes septés au niveau de la région distale du segment interne. Au niveau de la région ciliaire des dendrites elle produit la gaine cuticulaire qui délimite la cavité lymphatique interne, et vraisemblablement la lymphe que celle-ci contient (Altner, 1977b) et qui baigne les dendrites. Cette cavité peut être confondue à la cavité lymphatique externe lorsque la gaine est réduite dans le cas des sensilles wp-sw (Hallberg, 1979); elle peut en être isolée jusqu'à l'extrémité de la soie par la gaine ou un tube cuticulaire dans le cas des sensilles wp-dw, tp (Altner et Prillinger, 1980), elle est inexistante lorsque les dendrites occupent tout le volume de la lumière des sensilles np thermo-hygro-sensibles.

La cellule suivante est la cellule trichogène. Elle est responsable de la formation des structures cuticulaires de la partie distale de la soie (Ernst, 1972); elle contient de nombreuses mitochondries.

dries, microtubules, vésicules, Reg (Blaney,1977).

La troisième cellule est la cellule tormogène. Elle forme les structures cuticulaires de la base de la soie (Ernst,1972). La membrane, dont la face interne est bordée de particules de 8 nm, forme de nombreuses microvillosités. Cette cellule contient des mitochondries, des microtubules, du Reg (Altner et Prillinger,1980).

En se retirant de la lumière de la soie, une fois que celle-ci est formée, les cellules trichogène et tormogène libèrent la cavité lymphatique externe (Ernst,1972) qui apparaît ainsi comme un espace extracellulaire s'étendant de leurs régions apicales à l'extrémité distale de la lumière. Le contenu de cette cavité est isolé de l'hémolymphe de la cavité générale par les jonctions septées se trouvant entre les cellules enveloppantes et la région distale du segment interne des dendrites, et de l'espace sous-cuticulaire environnant par des contacts étroits entre la cuticule et la membrane apicale latérale de la cellule tormogène (Keil,1984). Les différentes substances qui entrent dans la composition du fluide de la cavité lymphatique seraient alors secrétées par la région apicale des cellules trichogène et tormogène. Il s'agit de lipoprotéines (Philipps et Van de Berg,1976 a b), d'acide hyaluronique (Altner et Prillinger,1980), de K^+ 130-300 mM (Hansen,1978). Ces substances pourraient servir à contrôler l'ouverture et la fermeture des pores, prévenir la dessiccation des dendrites, jouer un rôle dans la formation d'un potentiel trans-épithélial.

2. MATERIEL ET METHODES

2.1 PROVENANCE ET ELEVAGE DES TIQUES.

La plupart des larves, nymphes et adultes d'I. ricinus ont été prélevés dans l'élevage de l'Institut de zoologie de Neuchâtel; une partie des individus utilisés pour l'étude au microscope à balayage a été récoltée dans le terrain (environs de Neuchâtel, et de Roche, VD).

L'élevage d'I. ricinus se fait dans des tubes en verre, à bouchon perforé, dans une atmosphère saturée en humidité (boîte en plastique transparent contenant un peu d'eau) et à la lumière du jour, soit à température ambiante, soit dans un incubateur à porte en verre, chauffé à 30°C, d'après le calendrier suivant :

	<u>température</u> (en °C)	<u>durée approximative</u> (en jours)
oeufs - éclosion	temp. amb.	21
<u>larve</u> - repas	t.a.	21
durée du repas	.	3-5
larve nourrie - mue	30	21
<u>nymphe</u> - repas	t.a.	21
durée du repas	.	4-6
nymphe nourrie - mue	30	21
<u>adulte</u> - repas	t.a.	21
durée du repas	.	6-10
préoviposition	t.a.	15-30

Larves. 500 larves environ prennent leur repas sanguin sur la tête d'une souris de 30 g.; le cou de celle-ci est entouré d'une colle-rette de plastique l'empêchant ainsi d'arracher les larves. La souris est légèrement anesthésiée au Nambutal, de sorte que lorsqu'elle se réveille, les larves sont fixées. Sa cage est dans un plateau contenant de l'eau, d'où les larves gorgées qui y tombent sont récupérées avec un pinceau, et séchées sur un papier filtre. 25 larves gorgées sont déposées dans un tube contenant un morceau de papier filtre, et gardées ainsi dans une atmosphère saturée à 30°C,

Nymphes. Les oreilles d'un lapin sont enfermées dans des fourreaux en tissu dans lesquels on dépose 100-150 nymphes. 20 nymphes gorgées sont mises dans un tube et gardées de la même manière que les larves.

Adultes. Les oreilles d'un lapin sont enfermées dans des fourreaux en tissu dans lesquels on met 10 femelles et quelques mâles. Chaque femelle gorgée est enfermée dans un tube et gardée, dans une atmosphère saturée, à température ambiante.

Les lapins deviennent résistants après le premier passage des tiques adultes; les nymphes peuvent encore s'y nourrir. Ils ne montrent pas de résistance après le seul passage des nymphes.

2.2 MICROSCOPIE ELECTRONIQUE A BALAYAGE (MEB), ET A TRANSMISSION (TEM).

2.2.1 MEB.

a) Nettoyage des tiques.

Plusieurs méthodes ont été essayées pour des résultats moyens, les soies étant souvent arrachées mécaniquement.

- Immersion pendant quelques minutes de la tique vivante dans une solution de détergent (Deconex 2%) avec ou sans passage aux ultra-sons.
- Immersion dans une colle de contact qui, une fois sèche, est facile à enlever.

Les résultats espérés n'ont pas été obtenus.

- Les résultats sont meilleurs après immersion de la tique dans une solution 1:1 éthanol 97% : chloroforme pendant 5 minutes.
- Le lavage par reflux au moyen d'un appareil à extraction d'après Soxhlet dans un mélange 1:1 éther : chloroforme pendant 4 jours a permis, dans une ultime essai et sans dégâts de débarrasser les impuretés de la surface des sensilles. On peut cependant constater une altération de la morphologie au niveau de la lame articulaire de la base des soies (Pl.II,B).

b) Fixation des tiques.

Les fixations ont été faites en 2 temps.

Première fixation : les objets sont immergés pendant plusieurs jours à 4°C soit dans de l'alcool 70%, soit dans du glutaraldéhyde 2,5% dans du tampon cacodylate 0,1 M, pH 7,2 avec 5% de saccharose.

Postfixation : après un rinçage de quelques heures dans le tampon cacodylate, les objets sont fixés une seconde fois dans du tétroxyde d'osmium 1% dans le même tampon pendant 2 heures à température ambiante.

Remarque : l'immersion des tiges dans l'éthanol 70% provoque l'écartement des pattes, tandis qu'elles restent recroquevillées après fixation au glutaraldéhyde. On peut relever qu'un lavage préalable dans le mélange alcool-chloroforme provoque souvent la sortie des chélicères de leur gaine.

c) Deshydratation.

Elle se fait dans l'acétone à raison de 10 minutes dans chacune des concentrations croissantes (30, 50, 70 et 90%) et pendant 10, 20 et 30 minutes dans de l'acétone 100% (deshydratée sur tamis moléculaire).

d) Séchage.

Il se fait par la méthode du point critique dans le CO₂ (appareil à point critique Balzers).

e) Montage.

Les objets sont collés avec de la colle au graphite (Leit-C selon Göcke) sur la tige métallique orientable fixée au porte-objet.

f) Métallisation.

Les objets sont recouverts d'une couche conductrice de carbone par évaporation de graphite dans un appareil d'Edwards, puis d'une couche d'or conductrice dans un appareil à pulvérisation cathodique de Balzers.

g) Observation.

30 mâles, 30 femelles, 30 nymphes et 30 larves ont été observés dans un microscope PSEM Philips 500, à des tensions d'accélération de 8-10 kV, avec un diaphragme de l'objectif de 200 microns.

Les soies du tarse sont observables sans autre manipulation.

Afin d'étudier l'intérieur de la capsule de l'organe de Haller, 12 pattes entières (4 de femelles, 4 de mâles et 4 de nymphes) sont fixées et incluses individuellement dans la résine Spurr selon la méthode de la microscopie à transmission. Puis les blocs sont débités

et traités selon la méthode préconisée par Rechav et al (1977) (le matériel est immergé dans NaOH 2% éthanol 97% pendant plusieurs heures puis est rincé dans quelques bains d'éthanol 97%). Les pattes libérées de la résine sont ensuite deshydratées dans l'acétone et préparées comme ci-dessus.

h) Photographie.

Les photographies sont prises par une caméra Leitz sur un film 35 mm (Ilford PAN F, révélateur Microphen); l'écran est alors balayé par 2000 lignes, à raison de 64 ms. par ligne. La copie sur papier est un agrandissement d'environ 5 fois du négatif.

2.2.2 TEM.

Les meilleurs résultats sont obtenus à partir de tiques ayant mué ou éclos 5-20 jours avant la fixation. Les tarsi sont alors coupés, selon leur taille, en 2-4 tronçons, afin de faciliter la pénétration du fixateur. Malgré cela, la qualité de la fixation n'est pas homogène.

a) Fixation.

Plusieurs méthodes de fixation ont été essayées.

Doubles fixations.

- Glutaraldéhyde / tétroxyde d'osmium.

Les objets sont immergés 90 h. à 4°C dans du glutaraldéhyde 2,5% ou 5% tamponné à pH 7,2 par du tampon cacodylate 0,05 ou 0,1M en présence de 1%-5% de saccharose. Le lavage est effectué avec du tampon cacodylate 0,1M ou 0,2 M à pH 7,2, en présence de saccharose, pendant 2 fois 15 minutes, et au moins une nuit à 4°C.

Postfixation : les objets sont immergés 2 heures à température ambiante dans OsO₄ 1% pH 7,2 dans du tampon cacodylate 0,1M en présence de saccharose. Le lavage est effectué avec du tampon cacodylate 0,2M pH 7,2 pendant 3 fois 15 minutes.

- Glutaraldéhyde selon Sabatini (Sabatini et al, 1962).

Fixation de 24 heures avec 6,2% de glutaraldéhyde dans du tampon phosphate de potassium et de sodium de Sorensen 0,1M, pH 7,2, en présence de 1%-3% de saccharose, suivie d'une post-fixation dans du tétroxyde d'osmium 1% tamponné à pH 7,2 avec du tampon Palade 0,056M (Reimer, 1967).

- Fixation selon Karnovsky (Geyer, 1973).

Fixation de 12 heures avec glutaraldéhyde 5% et formaldéhyde 4% dans du tampon cacodylate 0,08M pH 7,2; lavage 12 heures à 4°C dans le tampon, puis post-fixation de 2 heures à température ambiante avec du tétroxyde d'osmium 1,33% dans du tampon s-collidine 0,06M, pH 7,2.

Fixation simple, d'après Dalton (Reimer, 1967).

- Fixation au tétroxyde d'osmium 1% dans du tampon bichromate de potassium 1% pH 7,2 pendant 4-8 heures, suivie d'un lavage de 12 heures dans le tampon.

b) Deshydratation.

Elle est accomplie à raison de 10 minutes dans chacune des concentrations croissantes d'acétone (30, 50, 70 et 90 %) et pendant 5, 10 et 20 minutes dans de l'acétone 100% (deshydratée sur tamis moléculaire).

c) Infiltration.

Les objets restent 1 heure dans un mélange 1:1 acétone 100% : résine (Spurr, 1969), puis 2 fois 1 heure et une nuit dans de la résine pure.

d) Inclusion.

L'inclusion se fait dans des moules à plat. La polymérisation de la résine se réalise en 30 heures à 70°C dans un four.

e) Confection des coupes.

Les coupes sont faites à l'aide d'un ultramicrotome Sorval MT2-B équipé d'un couteau de diamant. Les coupes grises ou argentées de environ 50 nm sont récoltées sur des grilles en cuivre recouvertes d'une pellicule de Parlodion renforcée d'un film de carbone obtenu par évaporation de graphite dans un appareil d'Edwards. Les coupes sont contrastées 15 minutes dans une solution d'éthanol 50% saturée d'acétate d'uranyle, puis 20 minutes au citrate de plomb selon Reynolds (Geyer, 1973).

f) Observation.

Les grilles sont observées dans un microscope Philips 201, à une

tension d'accélération de 60 kV, avec un diaphragme de l'objectif de 50 microns et du condenseur de 100 microns.

L'observation a porté sur les sensilles du tarse I de 5 individus de chaque stade évolutif (larve, nymphe, mâle et femelle) coupé selon les plans transversal, longitudinal et sagittal. En outre, un tarse entier de larve a été débité en coupes fines.

g) Photographie.

Les photographies sont prises sur un film 35 mm Kodak (Kodak-Eastman Fine grain release positive film 5302), révélé avec du D 19. La copie sur papier est un agrandissement d'environ 4 fois du négatif. Sauf mention expresse, les photographies illustrant ce travail sont prises à partir de préparations fixées selon Karnovsky.

h) Remarques concernant la qualité des fixations.

Chaque fixation a donné des résultats irréguliers. La fixation au glutaraldéhyde/tétraoxyde d'osmium ayant été décevante, a été abandonnée. On ne constate pas de différence dans la qualité de la fixation selon la concentration en saccharose ou la molarité du tampon. La fixation de Sabatini a donné des résultats insuffisants à bons, sans que l'on puisse attribuer un effet à la concentration en saccharose. Celle de Karnovsky a donné les résultats les plus réguliers, les microtubules, les membranes et le matériel lymphatique étant en général conservés. Celle de Dalton conserve bien les microtubules et les membranes au niveau de l'hypoderme; dans les sensilles, les membranes des dendrites et les microtubules ne sont plus reconnaissables; le matériel lymphatique n'est pas conservé.

Il faut encore relever qu'une fixation, qui par exemple conserve très mal les cellules, peut mettre en évidence des structures non visibles autrement. C'est le cas pour les pores-tubules que l'on trouve dans les sensilles à pores à paroi simple. On remarquera aussi de nombreuses ponctuations sur les coupes de sensilles, en particulier dans la cuticule. Leur signification n'est pas claire. Il s'agit peut-être de dépôts de plomb ou d'uranium. On en trouve aussi dans les photographies d'autres auteurs.

2.2.3 Expression des résultats.

2.2.3.1 Numérotation des soies du tarse I d'*I. ricinus*.

La chaetotaxie des 4 faces du tarse nécessite l'adoption d'une série de symboles permettant au lecteur le repérage précis de chaque sensille inventoriée. Pour le tarse I il a été procédé de la manière suivante, selon le principe de numérotation utilisé par Hess et Vlimant (1982,1983ab,1986) pour *A.variegatum*.

Les 4 faces sont : la face dorsale (abréviation = d), la face ventrale (abréviation = v), la face latérale antérieure (abréviation = a) et la face latérale postérieure (abréviation = p). Les soies de la face dorsale sont réparties en 5 groupes topographiquement distincts, qui sont, dans le sens distal à proximal : d I, d II, C, d III et d IV; celles des autres faces en 2 groupes, qui sont respectivement : v I et v II, a I et a II, p I et p II.

Les soies de chaque groupe sont numérotées par un chiffre arabe dans le sens distal à proximal, et du bord antérieur au bord postérieur pour des soies situées au même niveau. Les soies des groupes d II et C ont leur propre système de numérotation. La numérotation des soies des tiques adultes sert de référence à celle des nymphes et des larves. En cas de doute sur l'homologie des sensilles entre les différents stades, le numéro d'ordre des sensilles des nymphes est suivi d'un ', et celui des larves de ''.

2.2.3.2 Morphologie et structure fine.

Dans ce chapitre les sensilles sont décrits par catégories (Altner,1977a;Hess et Vlimant,1982,1983ab,1986) :

- sensilles à pores et à paroi simple (=wp-sw)
- sensilles à pores et à paroi double (=wp-dw)
- sensilles à pore terminal (=tp)
- sensilles à fente subterminale (nouvelle catégorie) (=ts)
- sensilles sans pores (=np).

D'autres structures nerveuses, en-dehors de ces classes, sont aussi traitées.

Les descriptions sont basées sur les observations faites chez les adultes. Les variations de structure constatées chez les nymphes et les larves sont spécialement mentionnées.

Au début de la description de chaque sensille, la taille et le diamètre de la soie à la base seront indiqués dans l'ordre suivant : adulte (A), nymphe (N) et larve (L); l'absence de mesure sera mentionnée par un trait (-); l'absence de la soie par un (o). En cours de texte, les valeurs numériques seront données dans le même ordre (les résultats des mâles et des femelles sont confondus). Pour faciliter les comparaisons, les tableaux 6 et 7 (chap.4.2) sont des résumés des soies homologues d'I.ricinus et d'A.variegatum (Hess et Vlimant,1986), et donnent les équivalences de leur nomenclature (tableau 8).

On trouvera au début du chapitre "Résultats" une description générale de la structure des sensilles. Si ce n'est pour une raison particulière, ces caractères généraux ne seront pas repris dans les descriptions individuelles.

3. RESULTATS

3.1 CHAETOTAXIE DU TARSE I D'I. RICINUS.

Le tarse de la première paire de pattes d'I. ricinus est constitué de 4 faces (tabl. 1) :

- face dorsale (= d)
- face latérale antérieure (= a)
- face latérale postérieure (= p)
- face ventrale (= v)

3.1.1 Face dorsale.

Les soies de la face dorsale sont réparties en 5 groupes topographiquement distincts, qui sont, à partir de l'extrémité distale du tarse : d I, d II (ou anterior pit), C (ou capsule), d III et d IV (Pl. I, A-C). L'ensemble d II et C constitue l'organe de Haller (Haller, 1881) (Pl. II, A). Toutes les soies de cette face, sauf celles de C, sont implantées perpendiculairement à la surface de la patte ou légèrement inclinées contre l'avant (Pl. IV, C).

a) d I. Par rapport à l'extrémité distale du tarse, ce groupe se trouve sur une petite saillie. Il y a 2 paires de soies chez les adultes et les nymphes (Pl. II, C); les larves ont 2 soies seulement.

b) d II. Ce groupe se trouve au fond d'une dépression dont les bords latéraux sont dans le prolongement de la saillie de d I. Il compte 6 soies chez les adultes (Pl. II, B) et les nymphes, 5 chez les larves. Les soies occupent le centre de la cuvette.

c) Capsule. Ce groupe de soies est enfermé dans une cavité ouverte vers l'avant; le toit de cette cavité est au niveau des bords de la cuvette. Ces soies sont orientées vers cette ouverture. Ce groupe compte 7 soies chez les adultes (Pl. III, A) et les nymphes, 4 chez les larves.

d) d III. Ce groupe est situé sur le prolongement du toit de la capsule (Pl. III, B). Il comprend 6 soies chez les adultes et les nymphes, et 4 chez les larves.

e) d IV. Ce groupe comprend les soies qui se trouvent sur la moitié proximale de la face dorsale du tarse. Elles y sont disposées par paires, à égale distance les unes des autres. On compte 6 paires de soies chez les adultes, 2 paires chez les nymphes et une paire chez les larves (Pl.IV,C).

3.1.2 Face latérale antérieure. (Pl.IV,A-C)

Les soies de cette face sont orientées vers l'avant en formant un angle de 60° environ avec la surface du tarse. Elles peuvent être réparties en 2 groupes, dont la limite est la hauteur du groupe d I.

a) a I. Ce groupe compte 5 soies chez les adultes, 4 chez les nymphes et 3 chez les larves.

b) a II. Ce groupe compte 6 soies chez les adultes, 2 chez les nymphes et 1 chez les larves.

3.1.3 Face latérale postérieure.

La chaetotaxie de cette face est identique à celle de la face latérale antérieure. Les 2 groupes sont p I et p II.

3.1.4 Face ventrale. (Pl.V,A-C)

Les soies de cette face sont orientées vers l'avant en formant un angle de 30° environ avec la surface de la patte. Elles peuvent être réparties en deux groupes, dont la limite se trouve dans le prolongement de celle séparant a I de a II, et p I de p II : v I et v II.

a) v I. Ce groupe compte 3 paires de soies chez les adultes, et 2 paires chez les nymphes et les larves.

b) v II. Ce groupe compte 6-7 paires de soies chez les adultes, 2 chez les nymphes et une chez les larves. La soie postérieure de chaque paire est légèrement en retrait par rapport à la soie antérieure.

Tableau 1. Chaetotaxie et répartition des types de sensilles des 4 faces du tarse I droit des 3 stades évolutifs d'*I. ricinus*. A gauche de chaque colonne : groupe et numéro d'ordre des sensilles; à droite, localisation de chaque sensille avec le symbole correspondant.

type de sensille	symbole	type de sensille	symbole	type de sensille	symbole	type de sensille	symbole
wp-sw A	⊙	wp-dw A	⊙ _A	tp A	⊙ _A	np A	⊙ _A
B	⊙	B	⊙ _B	'tp B	⊙ _B	B	⊙ _B
C	⊙	C	⊙ _C	ts	⊙ _C	C	⊙ _C
D	⊙			mécanorécept. intracuticul. X		D	⊙ _D
						E	⊙ _E

face dorsale	face latérale postérieure	face ventrale	face latérale antérieure	
	P I 1	v I 2,1	a I 1	distal
	2	⊙ _A ⊙ _A	2	
d I 1,2	⊙ _A	4,3	3	
3,4	⊙ _A ⊙ _B	⊙ _A ⊙ _A	4	
	⊙ _A ⊙ _B	6,5	5	
d II 1,2,3	P II 1	v II 2,1	a II 1	proximal
6,5,4	⊙ _B	⊙ _A ⊙ _A	⊙ _B	
C 5,6,7		4,3	⊙ _A ⊙ _A	
2,3,4				
1				
d III 1,2,3				
4,5	2	6,5	⊙ _A ⊙ _A	
6	⊙ _B		2	
d IV 1,2	3	8,7	⊙ _A ⊙ _A	
3,4	⊙ _B	10,9	⊙ _A ⊙ _A	
5,6	4	12,11	⊙ _A ⊙ _A	
7,8	5	14,13	⊙ _A ⊙ _A	
9,10	⊙ _B		X	
11,12	6			
X	⊙ _B			

Tableau 1 a : Adulte

face dorsale	face latérale postérieure	face ventrale	face latérale antérieure	
d I 1,2 3,4	P I 1 3 4 5	v I 2,1 6,5	a I 1 3 4 5	distal
d II 1,2,3 6,5,4	P II	v II	a II	
C 5,6,7 2,3,4 1				proximal
d III 1,2,3 4,5 6	1'	2',1'	1'	
d IV 1',2' 3',4'	2'	4',3'	2'	
		X		

Tableau 1 b : Nymphe

face dorsale	face latérale postérieure	face ventrale	face latérale antérieure	
d I 1 3	P I 1 4 5	v I 2,1 6,5	a I 1 4 5	distal
d II 1,2,3 6,4	P II	v II	a II	
C 7 2",3" 1				proximal
d III 1,2,3 5	1"	2",1"	1"	
d IV 1",2"		X		

Tableau 1 c : Larve

3.2 MORPHOLOGIE ET STRUCTURE FINE DES SENSILLES DU TARSE I

D'I. RICINUS.

3.2.1 Aspects généraux.

Le pied de la soie pénètre sous la surface du tarse (fig.2). Il est fixé à la patte par de la cuticule d'aspect fibreux et une lame articulaire externe dense. Ces deux structures forment un bourrelet autour du pied de la soie dans le cas des sensilles chaétiques (Pl.VI,A) ou n'en forment pas dans le cas des sensilles basiconiques (Pl.VI,B).

La surface de la plupart des soies est striée longitudinalement selon une périodicité de 40-50 nm (Pl.VI,C). L'épicuticule qui les recouvre est formée de 3 couches continues distinctes : L1, L2 et L3 (selon la terminologie de Steinbrecht et Müller,1976) (Pl.VI,D;fig.3). L1 est la zone externe, fine, dense et granulaire; L2 est la zone intermédiaire, claire; L3 est une zone trilamellaire : une lamelle finement granulaire, une claire, puis une dense et homogène. Ces 3 couches mesurent ensemble 50 nm.

La lumière de la cavité lymphatique interne et les canaux qui en dépendent sont également bordés de couches distinctes : L4, L5 et L6 (Pl.VI,C;fig.3). L4, couche d'aspect dense, est en contact avec la lymphe; L5 est claire, L6 est dense. Ces 3 couches mesurent ensemble environ 10 nm.

La cuticule de la soie est parcourue de canalicules (ou canaux pores) denses; ils relient la cavité lymphatique externe à la surface de la soie (Pl.VI,E).

3.2.1.1 Les dendrites autres que mécanosensibles. (Pl.VII,A;X)

Les sensilles sont innervés par 1-11 neurones. La structure de leurs dendrites n'est pas différente de celle des autres Arthropodes.

La constriction ciliaire due à la structure ciliaire divise la dendrite en un segment interne et un segment externe.

Segment interne. Au niveau de ce segment, et jusqu'aux corps basaux proximaux, les dendrites sont fixées les unes aux autres par des

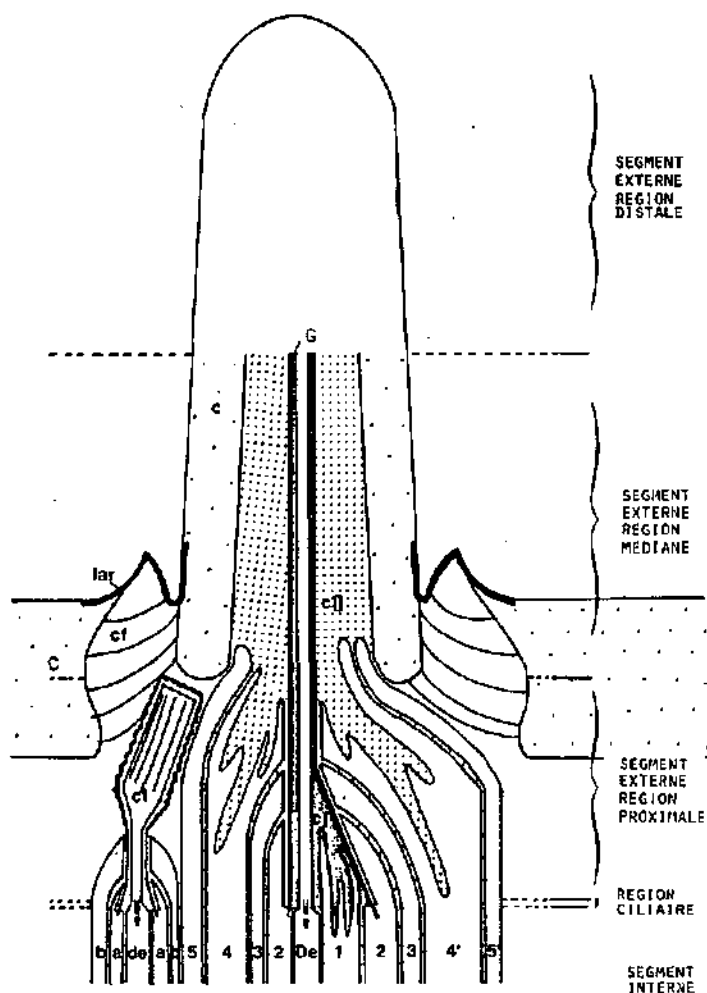


Fig. 2. Représentation schématique d'un sensille bi-ou multimodal d'*I. ricinus*.

Une dendrite (De) est accompagnée de 5 cellules : une cellule (1), dont les microvillosités apicales délimitent le fond de la cavité lymphatique interne (cI); une cellule thécogène (2), une cellule (3), 2 cellules trichogènes (4 et 4') dont les microvillosités apicales délimitent le fond de la cavité lymphatique externe (cII), 2 cellules tormogènes (5 et 5'). La gaine (G) entoure les régions proximale et médiane du segment dendritique externe. La structure de la région distale du segment externe varie selon le type de sensille. Une dendrite (de) se modifie en corps tubulaire (ct). Il est enveloppé d'une cellule thécogène (a) et d'une cellule (b).
 c = cuticule de la soie. C = cuticule du tarse. cf = cuticule fibreuse. lar = lame articulaire. Ces 2 dernières structures forment un bourrelet autour de la base de la soie.

desmosomes septés. Le hyloplasma est clair; il contient des mitochondries, des microtubules, des vésicules transparentes (Pl.VII,B). Le nombre de mitochondries diminue à proximité des corps basaux (Pl. XXV,A), d'où part une racine ciliaire. A partir de là, les dendrites sont enfermées dans une gaine formée par la cellule thécogène.

Région ciliaire. Le cil est formé de $(9 \times 2) + 0$ microtubules (Pl.VIII,A).

Segment externe. Les microtubules, dont le nombre est variable, se répartissent à l'intérieur des prolongements ciliaires (Pl.VIII,B). La structure de la région distale de ce segment varie selon le type de dendrite. Certaines dendrites à fonction olfactive se ramifient à ce niveau.

3.2.1.2 Les cellules accessoires des dendrites non mécanosensibles.

Les noyaux de ces cellules ne seront que rarement visibles, étant donné qu'ils sont localisés profondément sous la cuticule où les cellules deviennent difficiles à observer. Ces cellules sont liées entre elles et aux segments internes des dendrites par des desmosomes septés (Pl.VII,A,B) (fig. 2 et 4).

Cinq classes de cellules (numérotées de 1 à 5) sont associées aux dendrites autres que mécanosensibles. La fonction de 3 d'entre elles, par comparaison avec ce que l'on connaît des insectes, peut être présumée : les cellules accessoires 2 sont certainement des cellules thécogènes; les cellules 4, des cellules trichogènes; et les cellules 5, des cellules tormogènes.

Cellule accessoire 1, ou cellule à microvillosités. Une face du faisceau des segments internes des dendrites est fixée à cette cellule (Pl.VII,B;VIII,C); son hyaloplasme est aussi dense que celui des dendrites; il contient des mitochondries, du REI (réticulum endoplasmique lisse) et des inclusions. L'apex de cette cellule est bordé de microvillosités, celles-ci délimitant le fond de la cavité lymphatique interne, elle-même remplie d'une lymphe dense (Pl.VII,B).

Cellule accessoire 2, ou cellule thécogène. Cette étroite cellule enveloppe le faisceau de dendrites et la cellule accessoire 1 (Pl. VIII,C). Son hyaloplasme peu dense contient des mitochondries et des microtubules, ces derniers surtout à la hauteur de la gaine (Pl.VIII,A).

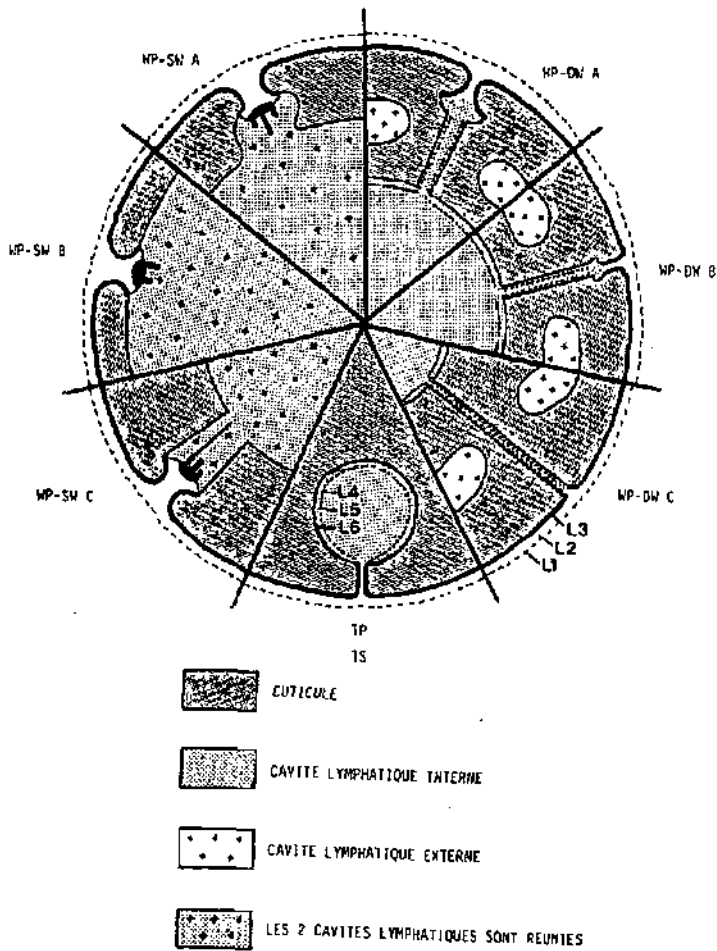


Fig. 3. Schémas de coupes transversales de la région distale des différents types de soies sensorielles à pore(s).
 L1, L2, L3 = couches de l'épicuticule recouvrant le sensille.
 L4, L5, L6 = couches distinctes bordant la cavité lymphatique interne et les canaux radiaires en dépendant.
 wp-sw = wall pore-single walled sensilla = sensille à pores à paroi simple.
 wp-dw = wall pore-double walled sensilla = sensille à pores à paroi double.
 tp = terminal pore sensilla = sensille à pore subterminal.
 ts = terminal slit sensilla = sensille à fente subterminale.

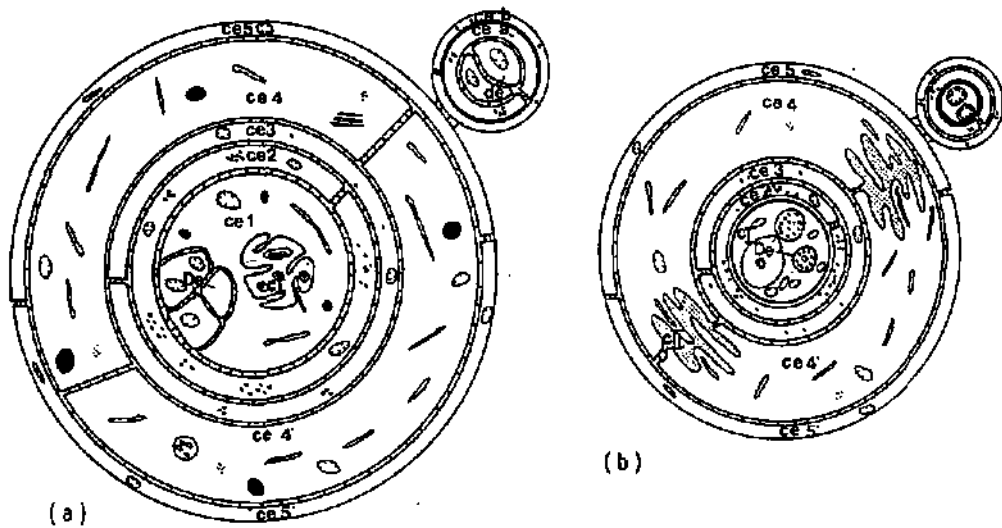


Fig. 4. Schémas de coupes transversales du sensille bi-ou multimodal de la fig. 2.

- a) au niveau du segment interne des dendrites.
 b) au niveau de la région ciliaire des dendrites.

cI = cavité lymphatique interne contenant une lymphe dense, dans laquelle se trouvent des microvillosités de la cellule accessoire 1 (ce 1).

cII = cavité lymphatique externe contenant une lymphe dense dans laquelle se trouvent des microvillosités des cellules enveloppes trichogènes (ce 4 et ce 4').

ce 1 - ce 5 = cellules accessoires ou enveloppantes du faisceau de dendrites (De) non mécanosensibles.

ce a, ce b = cellules enveloppantes des dendrites tactiles (de).

Ces cellules sont liées les unes aux autres par des desmosomes septés.

La base de la gaine est proche du bord interne de la cellule (Pl.VIII,A). Cette cellule s'interrompt au niveau de la région proximale du segment externe des dendrites (Pl.IX).

Cellule accessoire 3. Cette cellule, plus large que la précédente, enveloppe le tout (Pl.VIII,C). Son hyaloplasme est peu dense, il contient quelques microtubules, des mitochondries, des corps multivésiculaires. Cette cellule s'arrête distalement à l'apex de la cellule 2 (Pl.VIII,B).

Cellules accessoires 4 et 4', ou cellules trichogènes. Il s'agit de deux cellules (4 et 4') dont chacune forme 1/2 cercle autour de la cellule accessoire 3 (Pl.IX). Leur hyaloplasme est plus dense que celui des cellules 2 et 3. Il contient du Reg, des ribosomes, des mitochondries, des appareils de Golgi, des inclusions au pôle basal (Pl.XVII,A), et surtout du Rel. Le pôle apical de ces cellules, bordé de microvillosités, délimite le fond de la cavité lymphatique externe, elle-même remplie d'une lymphe dense (Pl.VII,A). Certaines microvillosités se prolongent jusque dans la lumière de la soie (Pl.X,A).

Cellules accessoires 5 et 5', ou cellules tormogènes. Il s'agit de deux cellules étroites (5 et 5') dont chacune forme 1/2 cercle autour des cellules trichogènes. Leur hyaloplasme est clair, il contient des mitochondries et un peu de Reg (Pl.VIII,C).

La gaine. Elle est formée par la cellule thécogène et contient la cavité lymphatique interne. Elle atteint la région médiane du segment externe des dendrites où les cavités lymphatiques externe et interne soit se confondent (sensilles de type wp-sw) (Pl.X,A), soit restent distinctes, le contenu de la cavité lymphatique interne étant alors en contact avec la couche L4 de la soie (Pl.VI,C).

3.2.1.3 Les dendrites mécanosensibles et leurs cellules accessoires.

La structure du segment interne et de la région ciliaire de ces dendrites est identique à celle des dendrites non mécanosensibles. Le segment externe est modifié en corps tubulaire. Ces structures vont toujours par paires.

Les segments internes des dendrites mécanosensibles des sensilles à fonction bi-ou multimodale sont enveloppés concentriquement

par deux cellules accessoires a et b de même structure (fig.2 et 4; Pl. VII,8) et forment ainsi un faisceau distinct. Les cellules enveloppantes sont fixées entre elles et aux dendrites par des desmosomes septés; leur hyaloplasme est plus dense que celui des dendrites et contient des microtubules et des mitochondries. La cellule a, la plus interne, est vraisemblablement la cellule thécogène (Pl. X, B). La cellule b est fixée à la cellule tormogène (cellule accessoire 5) par des desmosomes septés (Pl. X, B). La gaine s'épaissit et s'étrangle longitudinalement entre les deux dendrites modifiées en corps tubulaires; la cellule a, puis la cellule b s'arrêtent (Pl. X, C). La gaine est fixée latéralement par de la cuticule fibreuse à la cuticule de la patte (Pl. X, C); sa surface est aplatie et s'appuie sous le pied de la soie. L'axe de l'étranglement longitudinal entre les deux corps tubulaires fait face au faisceau des autres dendrites (Pl. X, D).

La structure des dendrites et des corps tubulaires des sensilles à fonction uniquement mécanoréceptrice est identique (Pl. XI, A). Deux cellules accessoires, peut-être comparables au point de vue fonction aux cellules a et b, enveloppent concentriquement les dendrites : la cellule t, interne, vraisemblablement la cellule thécogène (Pl. XI, B, C) et la cellule u où l'on peut trouver quelques microvillosités. Une cellule accessoire v, ou cellule trichogène, est liée à ce faisceau de cellules sans l'envelopper. Le hyaloplasme de ces trois cellules est clair. Ces cellules s'interrompent distalement l'une après l'autre; il arrive que des procès de l'une d'elles pénètrent dans la lumière réduite de la soie. Le tout est enveloppé d'une manière constante par 2 cellules, w et w', faisant chacune 1/2 cercle. Leur hyaloplasme est dense; elles se distinguent des cellules épidermiques voisines par un Reg moins développé; il pourrait peut-être s'agir de cellules tormogènes. (Pl. XI, D).

Si ce n'est pour une raison particulière, tous ces derniers points ne seront plus repris dans les descriptions individuelles des sensilles.

3.2.2 Description individuelle des sensilles.

3.2.2.1 Sensilles à pores à paroi simple. (fig.3)

Des pores, répartis régulièrement le long du segment distal de la soie correspondant à la région distale du segment externe des dendrites (fig. 2), percent la paroi.

Le fond de ces pores, situé à 70-100 nm de la surface, est occupé par un bouchon ovoïde, d'aspect cuticulaire, fixé à la cuticule environnante par une lame granulaire. Des filaments, ou pores-tubules, de 5-25 nm de diamètre partent de là (Pl.XII,A). Des canaux radiaux conduisent du bouchon à la lumière de la soie (Pl.XVII,B). La cavité du pore (à l'extérieur du bouchon) est remplie par la matière de la couche L2; L3 borde le pore jusqu'au lieu d'insertion de la lame granulaire (fig.3; Pl.XVII,B; Pl.VI,D).

Les dendrites sont contenues dans une gaine jusqu'au niveau des premiers pores (Pl.XII,0), puis les cavités lymphatique externe et interne sont confondues. Les volumes de la cavité lymphatique externe et des cellules trichogènes (cellules enveloppantes 4) sont importants.

Quatre types différents de sensilles wp-sw existent sur le tarse I d'I.ricinus.

3.2.2.1.1 Sensilles wp-sw A. (fig.5)

Il s'agit du sensille basiconique dII.1 situé dans l'antérieur pit, ou dII, de l'organe de Haller (Pl. II, B ; fig.5). Cette soie est la plus longue de ce groupe (A:20-25 µm;N:12-15 µm;L:12 µm); elle dépasse les bords de la cuvette (Pl. IV,C) où elle est située près du bord antérieur distal. Elle est légèrement recourbée et se dirige vers l'arrière. Son diamètre diminue régulièrement de la base (A:3µm; N:2µm;L:1,5 µm) à l'apex (Pl.XII, F). Son extrémité est pointue chez les adultes et les nymphes, arrondie chez les larves. Les pores sont répartis sur les 9/10 de la soie; la distance entre 2 centres de pores est de 200-400 nm. La face interne de la paroi de cette région est irrégulière. Chez les adultes et les nymphes cette paroi cuticulaire

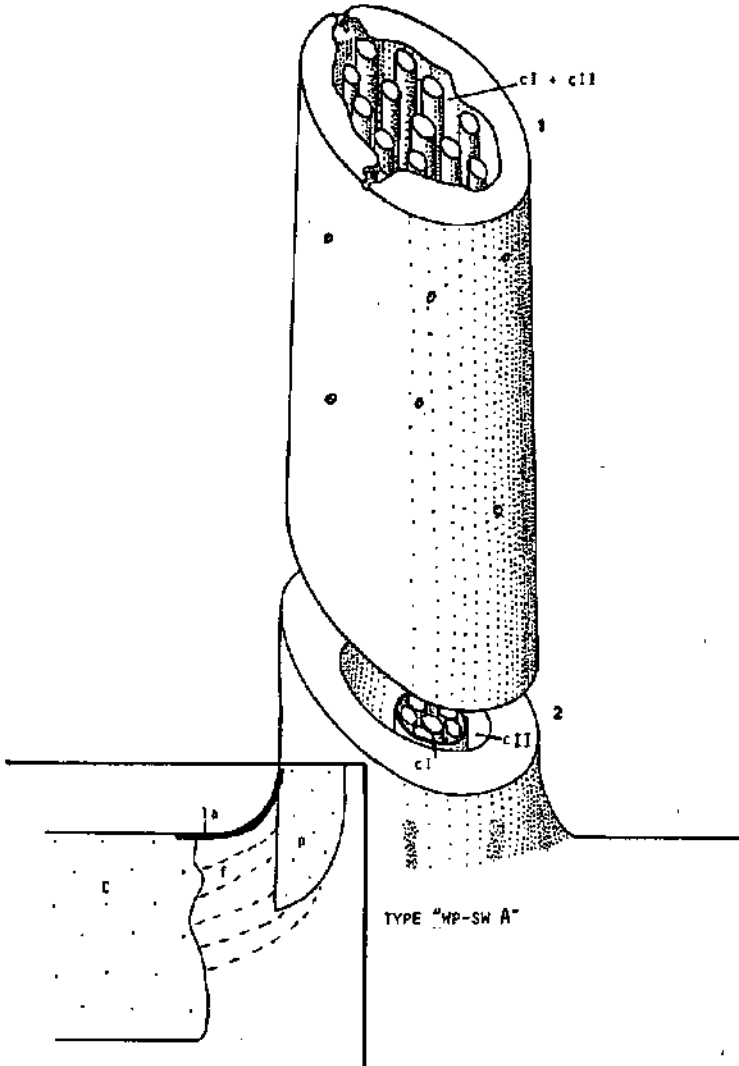


Fig. 5. Schéma d'un sensille basiconique du type wp-sw A (dII.1). La paroi de la partie distale de la soie est irrégulière; elle mesure 200-600 nm; plus bas, elle mesure 1/5 du diamètre. Les régions médianes des segments externes des 6 dendrites (2) sont contenues dans une gaine; les segments distaux se ramifient (1).

cII = cavité lymphatique externe.
 c I = cavité lymphatique interne.
 cl + cII = ces 2 cavités sont confondues.

Encart : le pied de la soie (p) est relié à la cuticule de la patte (C) par une lame articulaire dense (la) et de la cuticule fibreuse (f).

mesure 200-600 nm (Pl.XII,E), et 200-300 nm chez les larves; celle de la base de la soie correspond aux 20% du diamètre. Le diamètre des pores est d'environ 90 nm; le format des bouchons est d'environ 90x60 nm. Les canaux radiaires sont inexistantes ou de diamètre variable.

Ce sensille est innervé par 6 neurones (Pl.XIII,A); chaque dendrite se ramifie environ 3 fois.

3.2.2.1.2 Sensilles wq-sw.B. (fig. 6)

Il s'agit des sensilles de la capsule, à l'exception de C,1 (soie dont l'extrémité pointe hors de l'ouverture (Pl.III,A,B)).

Ces sensilles basiconiques mesurent de 25-35 μm (A), de 15-20 μm (N). La cuticule du fond de la capsule est en continuité avec celle des soies; il n'y a ni lame articulaire, ni cuticule fibreuse (Pl.XIII, B). Le diamètre qui à la base est de 2,5-3 μm (A), de 1,5-2 μm (N) et de 1,5 μm (L) commence par diminuer puis augmente légèrement dès le 1/3 inférieur de la soie au niveau des premiers pores, puis diminue régulièrement (Pl.XIV,A); l'extrémité apicale a l'aspect d'un bouton-pression. Les pores sont distants les uns des autres de 200-400 nm. La cuticule de la base des soies est régulière et mesure le 1/5 du diamètre (Pl.XII, D). Celle de la région des pores est mince (0,1 μm) et régulière (Pl.XIII,C). Le format des bouchons est d'environ 90x50 nm; le diamètre des pores est de 100 nm. Les canaux radiaires sont inexistantes, étant donné que l'épaisseur de la cuticule correspond à la profondeur des pores. Ceux-ci sont souvent obstrués, outre par la substance de la couche L2 (Pl.XIII,C), par une matière dense et granuleuse qui s'étale également en surface (Pl.XIV,C). Il arrive que l'on trouve dans la lumière des masses plus ou moins denses, homogènes (Pl.XIV,C).

Ces sensilles sont innervés par un nombre variable de neurones : 5 neurones (C,4;C,6;C,2";C,3"), 4 neurones (C,2 adulte, C,3;C,5;C,7), 3 neurones (C,2 nymphe). Ces nombres sont en général stables d'un individu à l'autre. Chaque dendrite se ramifie 3-5 fois. Les ramifications ont tendance à occuper le centre de la lumière, en particulier pour les sensilles C,2; C,3; C,4; C,2"; C,3" où la périphérie est occupée par des prolongements des cellules trichogènes (Pl.XIII,C).

La cavité lymphatique externe du sensille C,7 se distingue net-

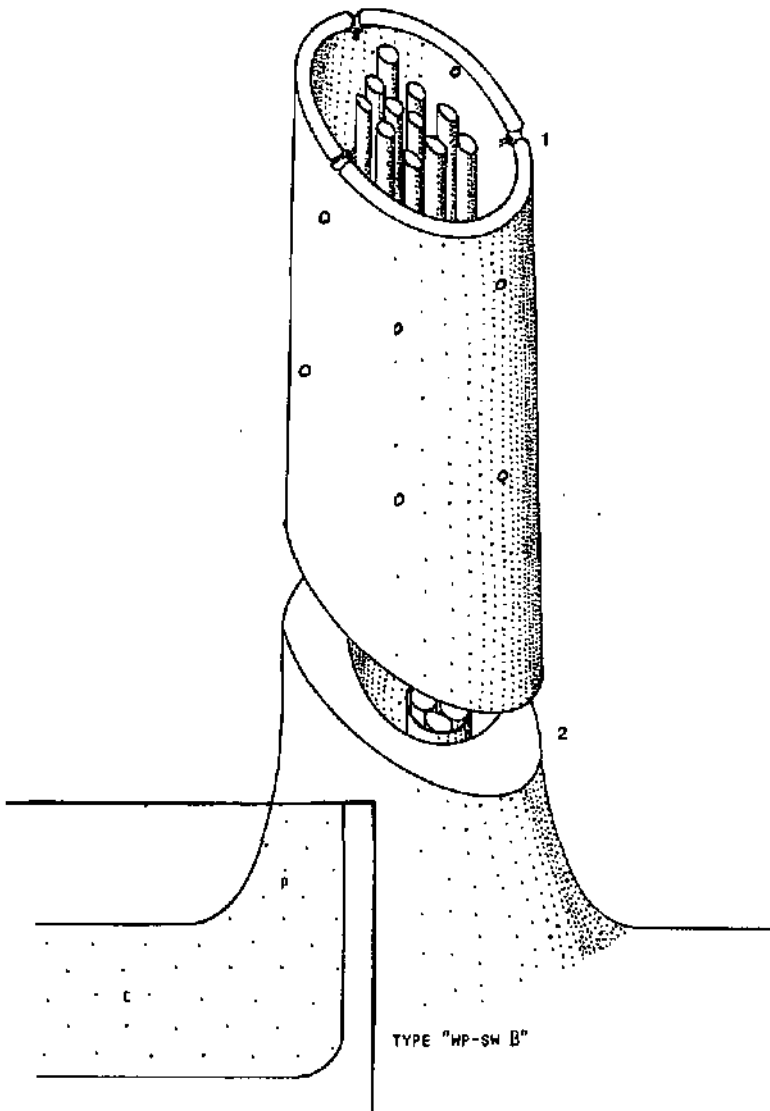


Fig. 6. Schéma d'un sensille basiconique de type wp-sw B (C,2-C,7). La paroi de la partie distale de la soie mesure 100 nm; plus bas elle mesure 1/5 du diamètre. Les régions médianes des segments externes des dendrites (2) sont contenues dans une gaine; les segments distaux se ramifient (1).
 Encart : la cuticule du pied de la soie (p) est en continuité avec celle de la patte (c).

tement de celle des autres par son volume (Pl. XIV,D) et par la lymphe claire qui l'occupe; la cavité lymphatique interne est également remplie d'une lymphe claire. La cellule thécogène (cellule enveloppe 2) et la cellule enveloppe 3 contiennent de très nombreux microtubules au niveau de la gaine (Pl. VIII,A; XIII,C).

3.2.2.1.3 Sensilles_wp-sw_C. (fig.7)

Il s'agit des sensilles chaétiques dI,1 (A,N,L) et dI,2 (A,N). Ce sont les plus évidents du tarse I (A: longueur=110 µm, diamètre=7 µm; N:65/4,5; L:45/3,5). Ils sont implantés perpendiculairement à la surface du tarse, légèrement recourbés contre l'extérieur (Pl. II, C). Leurs bases s'articulent dans des protubérances de 3-5 µm (Pl. XXIV, A). Le diamètre de la soie diminue régulièrement de la base à l'apex; l'extrémité forme une petite pointe distincte exempte de pores (Pl. XVI,A). Les pores se trouvent sur les 4/5 supérieurs de la soie; ils sont distants les uns des autres de 600 nm.

La cuticule est d'épaisseur régulière; elle correspond environ au 1/5 du diamètre dans la partie distale ayant des pores, et environ au 1/4 dans la partie proximale dépourvue de pores (Pl. XVII,B; Pl. X, A). Les pores sont profonds de 70-110 nm; leur diamètre est de 70 nm; les bouchons mesurent 100x60 nm. Les filaments suivent les canaux radiaux, qui sont de diamètre constant (120 nm), pour atteindre la lumière de la soie (Pl. XII,A).

La cuticule de la base de la soie est en continuité avec celle de la protubérance, elle ne pénètre pas sous la surface du tarse (Pl. XVII,C). Cette cuticule est plus claire et quelque peu fibreuse en regard de la lumière. En-dessous, au niveau de la cuticule de la patte, elle redevient dense et forme un anneau qui se resserre. La cuticule de la patte, en contact avec cet anneau, est plus claire et fibreuse. Une lame articulaire dense recouvre la protubérance et la cuticule avoisinante de part et d'autre.

dI,1 est innervé par un faisceau de 6 neurones dont les dendrites ne se ramifient pas; dI,2 est innervé par 11 neurones en 2 faisceaux: l'un de 6 neurones à dendrites non ramifiées, et l'autre de 5 neurones (Pl. X,A), la dendrites de l'un d'eux se ramifiant

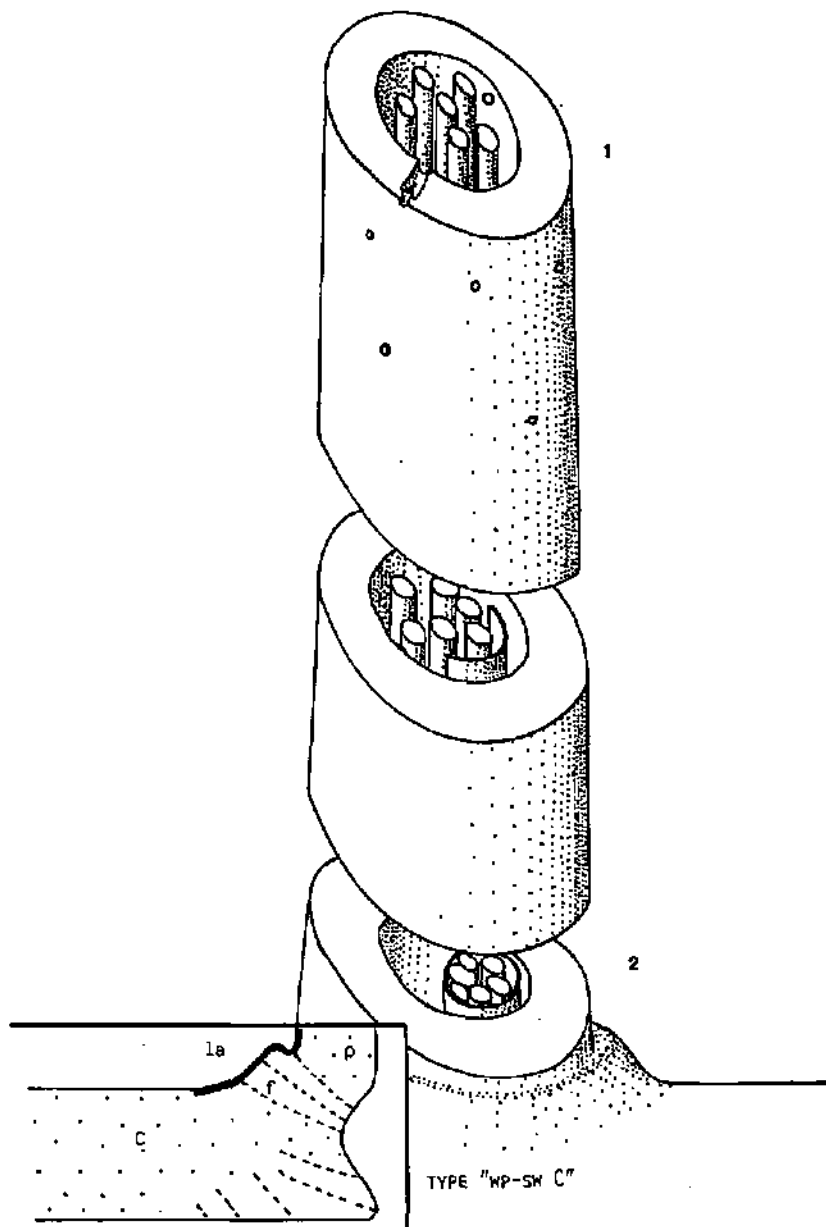


Fig. 7 . Schéma d'un sensille chaëtique de type wp-sw C (dI,1 et dI,2). La paroi de la partie distale de la soie est régulière et mesure 600-900 nm; plus bas, elle mesure 1/4 du diamètre. Les régions médianes des segments externes des dendrites (2) sont contenues dans une gaine; les segments distaux se répartissent dans la lumière (1).

Encart : la cuticule de la base de la soie (p) est en continuité avec celle de la patte (C) par l'intermédiaire d'une zone à cuticule fibreuse (f). Une lame articulaire (la) recouvre la protubérance et la cuticule avoisinante.

une fois (Pl. XVII, B); ce dernier faisceau est le plus proche de la face postérieure de la patte (Pl. XVI, B). Le faisceau de dI,1 est accompagné du lot complet de cellules accessoires. Les cellules trichogènes sont volumineuses, elles sont riches en Rel, mitochondries, et des inclusions plus ou moins denses se trouvent à leur base (Pl. XVII, A). La cavité lymphatique qu'elles libèrent est également vaste; elle est remplie d'une lymphe granulaire peu dense. Hors de la gaine, les 6 dendrites se répartissent dans la lumière.

Chaque faisceau de dendrites de dI,2 est accompagné des cellules accessoires 1, 2 et 3; 4 cellules trichogènes volumineuses libèrent une grande cavité lymphatique externe; 2 cellules tormogènes enveloppent le tout (Pl. XVIII).

3.2.2.1.4 Sensilles wp-sw D.

Il s'agit du sensille basiconique C,1, le plus long de la capsule (A: longueur=35 μ m, diamètre=3,5 μ m; N:25/2,5; L:-/1,5). Il est situé sous le toit de la capsule et est orienté parallèlement à la surface du tarse (Pl. III, A). Son extrémité dépasse l'ouverture. Il se distingue des autres sensilles de la capsule par sa morphologie et la structure de l'appareil cuticulaire de sa région distale; son aspect est d'autant plus marqué que le stade de la tique est plus évolué.

La section est circulaire à la base, puis, dans la région distale, elle s'aplatit dorso-ventralement (Pl. XIX, A, B); l'extrémité a la forme d'une petite pointe. Les pores apparaissent dès le quart proximal. La cuticule de la paroi, qui mesure 200-400 nm, forme des prolongements irréguliers vers l'intérieur de la soie.

Ce sensille est innervé par 4 neurones; les dendrites se ramifient 3 à 4 fois.

Cette soie peut être comparée à un sensille wp-sw A, si ce n'est sa forme, l'absence de lame articulaire et de cuticule fibreuse à la base.

3.2.2.2 Sensilles à pores à paroi double. (= sensilles wp-dw) (fig.3)

La partie distale de la soie est parcourue de rainures longitudinales s'élargissant en un canal longitudinal (groove channel), au fond duquel des pores sont espacés régulièrement (Pl.XX,D). Chaque pore débouche dans un canal radiaire conduisant à la cavité lymphatique interne, et dont il contient de la lymphe. Au centre de chaque quartier délimité par les canaux radiaires se trouve un sinus de la cavité lymphatique externe (Pl. VI,C); la soie paraît ainsi posséder une paroi double. La cuticule en contact avec la lymphe de la cavité lymphatique interne (canaux longitudinaux, canaux radiaires et lumière interne) est bordée des couches L4, L5 et L6 (Pl.VI,C). Les sinus de la cavité lymphatique externe sont confondus dans la région proximale de la soie dépourvue de rainures (Pl.XIX,D) formant ainsi une paroi simple; la cavité lymphatique interne est alors entourée d'une gaine (Pl.XIX,E). La lymphe de cette cavité est plus dense et plus fine que celle de la cavité lymphatique externe. Les dendrites ne se ramifient pas.

Trois types différents de sensilles wp-dw existent sur le tarse I d'I.ricinus.

3.2.2.2.1 Sensilles wp-dw_A (fig. 8)

Il s'agit des sensilles chaétiques dIII,2 et dIII,5 (A,N,L), dIII,4 et dIII,6 (A,N) (Pl.XX,A).

Ces soies mesurent 25-60 μm (A), 16-40 μm (N) et 16-25 μm (L), les plus courtes étant les soies dIII,4 et dIII,6.

Ces soies sont implantées perpendiculairement à la surface du tarse. Leur base est articulée (Pl.XX, B); le diamètre de la soie diminue régulièrement de la base (A:3-4,5 μm ; N:2-3 μm ; L:2-2,5 μm) à l'apex (Pl.XX, A); l'extrémité forme une petite pointe exempte de rainures; celles-ci, au nombre de 4-6 (A), 3 (N), 2 (L), longent les 2/3 distaux de la soie.

L'épaisseur de la paroi de la soie correspond au 1/3 du diamètre dans la région distale (Pl.VII,C), et au 1/4 dans la région proximale (Pl.XIX,E).

Les rainures de la région distale de la soie sont moins profondes et moins larges que plus bas (A: profondeur=100-250 nm / largeur

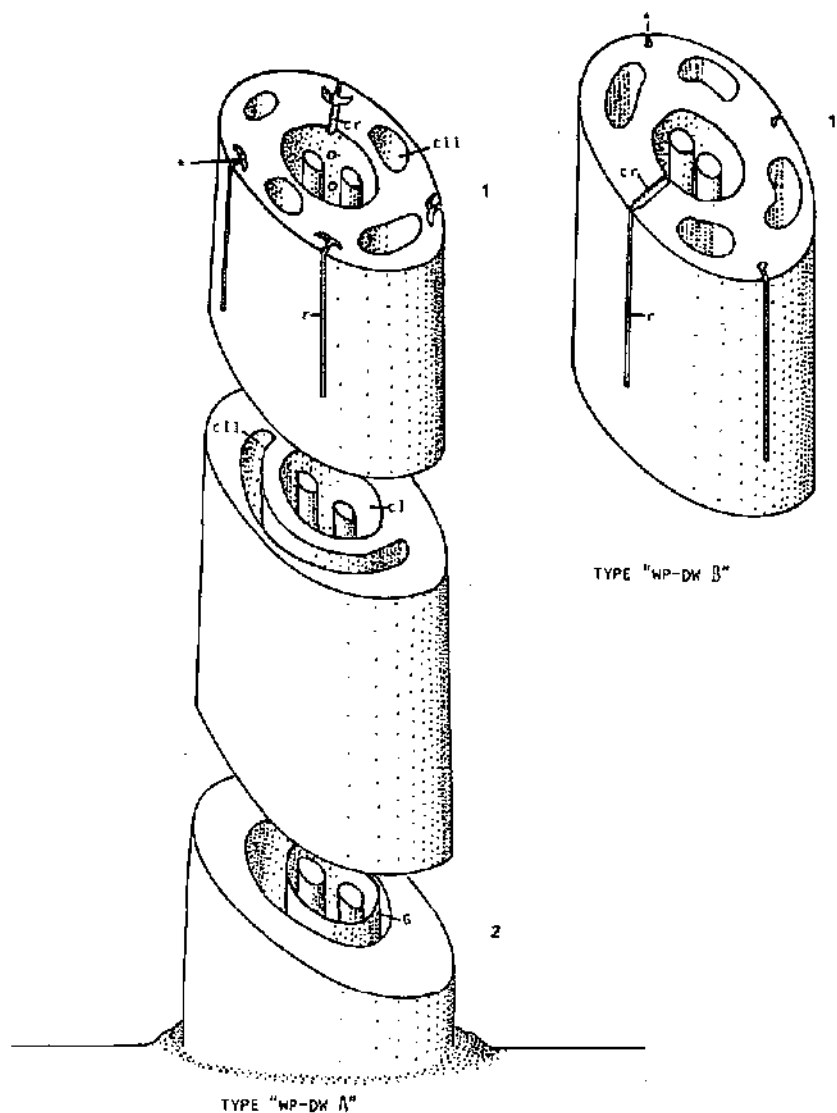


Fig. 8. Schéma d'un sensille chaétique de type wp-dw A (dIII,2; dIII,4-dIII,6).

1 = coupe au niveau de la région distale du segment externe des dendrites. L'extrémité distale des canaux radiaux (cr) débouche dans le canal longitudinal (*) en contact avec l'extérieur par une rainure longitudinale (r).

cII = sinus de la cavité lymphatique externe.

2 = coupe au niveau de la région médiane du segment externe des dendrites. Les sinus de la cavité lymphatique externe sont confondus (cII). La cavité lymphatique interne (cl) est contenue dans une gaine (G).

Fig. 9. Schéma de la région distale d'un sensille chaétique de type wp-dw B (dIII,3; aI,4; pI,4; aI,5). L'appareil cuticulaire de ce type de sensille se distingue de celui du type précédent, wp-dw A, par une section moins importante du canal longitudinal, et par le diamètre réduit des canaux radiaux.

=10-40 nm; N:100-200 nm/10-30 nm; L:100-150 nm/10-20 nm); le diamètre des canaux radiaires est 70-170 nm selon le niveau de la coupe. Il arrive que l'extrémité proximale des canaux radiaires localisés à la base des rainures soit bifurquée (Pl. XX,C). La section des canaux longitudinaux, en forme de croissant, est de 140-250 nm, selon le niveau de la coupe. La lymphe de la cavité lymphatique interne pénètre dans les canaux radiaires, mais pas dans la rainure.

Les sensilles dIII,2 et dIII,5 sont innervés par 2 neurones; les sensilles dIII,4 et dIII,6 par 1 neurone. Les dendrites atteignent l'extrémité distale de la soie.

Au niveau où la cellule enveloppante 3 est en contact avec la gaine, on remarque que son volume est relativement important, par comparaison avec celui des autres cellules, et que son cytoplasme est clair et contient très peu d'organelles (Pl.XIX,C).

3.2.2.2.2 Sensilles wp-dw_B (fig.9)

Il s'agit des sensilles chaétiques dIII,3, implanté perpendiculairement à la face dorsale du tarse, et de al,4; pl,4 et al,5, orientés contre l'avant en faisant un angle de quelque 60° avec la surface du tarse. La morphologie des soies de ce type est presque identique à celle des soies du groupe wp-dw A. Elles sont plus élançées, elles mesurent 50-70 µm (A), 30-40 µm (N) et 25-35 µm (L) pour un diamètre à la base de 3-4 µm (A), 3 µm (N), 2,5 µm (L); elles ont moins de rainures (A:4; N:2; L:2). En outre, la profondeur des rainures longitudinales est de 80-150 nm, et leur largeur de 10-25 nm; le diamètre des canaux radiaires, distants les uns des autres d'environ 200 nm (Pl. XX, D) est de 70-100 nm; le diamètre des canaux longitudinaux mesure 60-120 nm (Pl. XX,E).

L'innervation de ces sensilles est double. Un groupe de 2 neurones, dont les dendrites sont modifiées en corps tubulaires, et un groupe de 3 (al,4 et pl,4) ou de 5 neurones (dIII,3 et al,5) dont les dendrites, non ramifiées, pénètrent dans la lumière de la soie; 3 dendrites en atteignent l'extrémité. Les corps tubulaires se trouvent à la base de la face antérieure de la soie dIII,3 (Pl. X,B) et à la base de la face dorsale de al,4; pl,4 et al,5.

Les cellules enveloppantes ont le même aspect que celles des soies wp-dw A.

3.2.2.2.3 Sensilles_wp_dw_C (fig. 10)

Il s'agit des sensilles basiconiques dII,5 (A,N) et dII,6 (A, N,L) (Pl.II,B).

Ces soies mesurent 10-15 μm (A), 8-9 μm (N), 7 μm (L). Leur diamètre diminue régulièrement de la base (A:2,5 μm ; N:1,5 μm ; L:1,3 μm) à l'apex. Les rainures longitudinales, discontinues, au nombre de 8 (A), 6 (N), 5 (L) parcourent les 3/5 distaux de la soie. La paroi de la région distale mesure les 2/5 du diamètre (Pl.XX,F), et le 1/4 dans la région proximale. Les rainures sont profondes de 60 nm et larges de 8-20 nm; le diamètre des canaux radiaires est de 15-30 nm; ces derniers sont remplis par la lymphe de la cavité lymphatique interne, celle-ci ne pénétrant pas dans la rainure. Par endroits, les sinus de la cavité lymphatique externe communiquent entre eux.

Ces sensilles sont innervés par 3 neurones dont les dendrites ne se ramifient pas (Pl.XIII,A). Les 3 dendrites atteignent l'extrémité distale de dII,6; 2 atteignent l'extrémité de dII,5, alors que le troisième se termine au niveau de la base de la soie.

3.2.2.3 Sensilles_à_pore_terminal (sensilles tp) (fig.3)

Il s'agit de sensilles chaétiques à innervation double. Le pore terminal, ou sub-terminal, visible en coupes fines, débouche dans la cavité lymphatique interne.

Deux types différents de sensilles tp existent sur le tarse I d'I.ricinus.

3.2.2.3.1 Sensilles_tp_A (fig.12)

Il s'agit des sensilles dIV,3 (A), dIV,4 (A), dIV,9 (A) et dIV, 10 implantés perpendiculairement sur la face dorsale du tarse des tiques adultes, et de aI,2 (A), pI,2 (A), pI,5 (A,N,L), et vI,6 (A,N) orientés contre l'avant en faisant un angle de quelque 60° avec la surface des autres faces du tarse.

Ces soies mesurent 60-80 μm (A), 30-40 μm (N), 25-30 μm (L). Leur diamètre diminue régulièrement de la base, dont la section est ovale (A:3-5 $\mu\text{m}/2,5-4 \mu\text{m}$; N:2,5/2; L:2 μm) à l'apex (Pl.XXI,E).

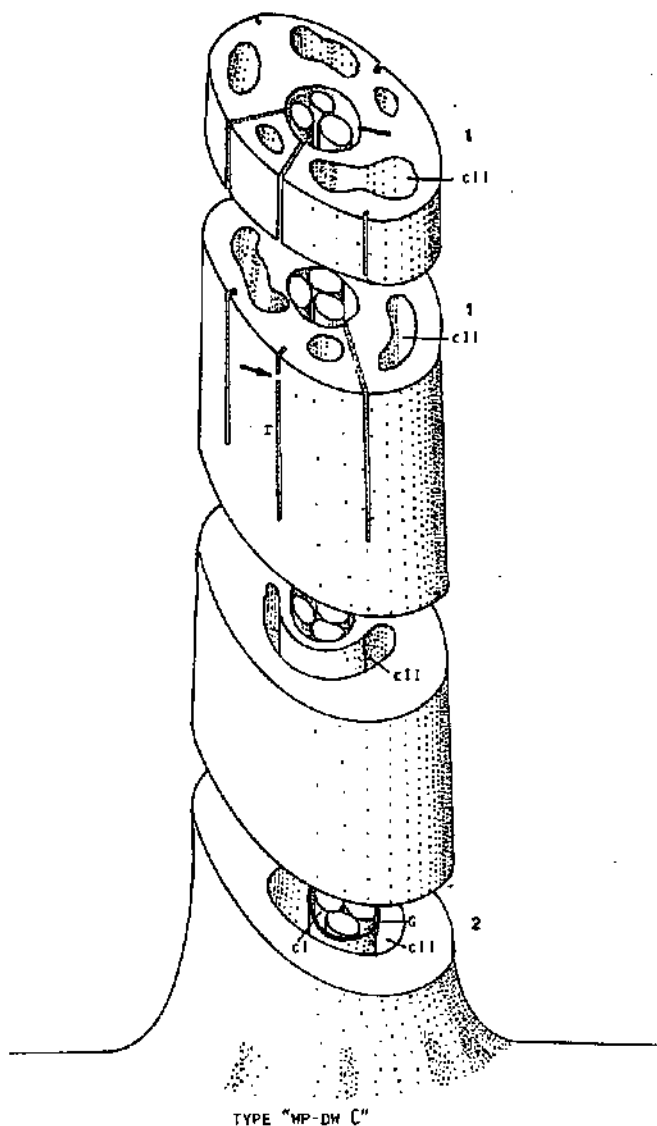


Fig. 10. Schéma d'un sensille basiconique de type wp-dw C (dII,5 et dII,6).

- 1 = coupe au niveau de la région distale du segment externe des dendrites. Les rainures longitudinales (r) sont discontinues (flèche); les sinus de la cavité lymphatique externe (cII) se réunissent par endroits.
- 2 = coupe au niveau de la région médiane du segment externe des dendrites. Les sinus de la cavité lymphatique externe sont confondus (cII). La cavité lymphatique interne (cI) est contenue dans une gaine (G).

L'extrémité distale forme une pointe distincte de 1-2 μm , moins marquée pour les sensilles du groupe dIV (Pl.XXI,F) à la base de laquelle se trouve un pore, profond de 100 nm et de 10 nm de diamètre (Pl.XXII,A). Ce pore débouche dans le canal de la cavité lymphatique interne, dont le diamètre à ce niveau est de 300 nm. La cavité lymphatique externe occupe un second canal, parallèle. Ces 2 canaux s'élargissent; lorsque le diamètre de la soie est de 2 μm , ils se confondent, la cavité lymphatique interne est alors isolée de la cavité lymphatique externe par une gaine (Pl.XXI,A). Cette lumière est excentrée; en coupe, elle occupe le 1/4 de la surface.

Les corps tubulaires des sensilles dIV,3 et dIV,9 sont à la base de la face postérieure de la soie; ceux de dIV,4 et dIV,10, à la base de la face antérieure; ceux de aI,2, pI,2, pI,5, vI,6 sont à la base de la face dorsale.

Les cellules enveloppantes ont le même aspect que celles des soies wp-dw A.

Les sensilles de la face dorsale sont innervés par 4 ou 5 neurones sensoriels, dont les dendrites ne se ramifient pas. Trois prolongements ciliaires atteignent l'extrémité distale de la soie.

aI,2, pI,2 et vI,6 sont innervés par 3 neurones sensoriels dont les dendrites ne se ramifient pas. Les 3 prolongements ciliaires atteignent l'extrémité de la soie (Pl.VI,E).

pI,5 est innervé par 4 neurones sensoriels. L'une des 4 dendrites se divise en 2 prolongements ciliaires. Trois prolongements atteignent l'extrémité distale de la soie.

3.2.2.3.2 Sensilles tp_B (fig. 13)

Il s'agit des sensilles aI,1 et pI,1, les deux sensilles de l'extrémité distale du tarse, proches du pulvillus (Pl.VI,C). Ils mesurent 70 μm (A), 40 μm (N), 30 μm (L). La soie présente une torsion d'environ 90° vers l'extérieur; l'extrémité est arrondie; la section à la base est circulaire, le diamètre est de 5 μm (A), 3 μm (N), 2,5 μm (L), puis ovale, sans que le diamètre diminue beaucoup. La lumière de cette soie est excentrée, son diamètre correspond environ à la moitié du grand axe de la section. La cavité lymphatique interne est contenue dans une gaine qui se soude par endroits à la cuticule de la soie (Pl.XXII,D) avec laquelle elle se confond à l'extrémité distale. A ce niveau, un pore minuscule, latéral, fait communiquer

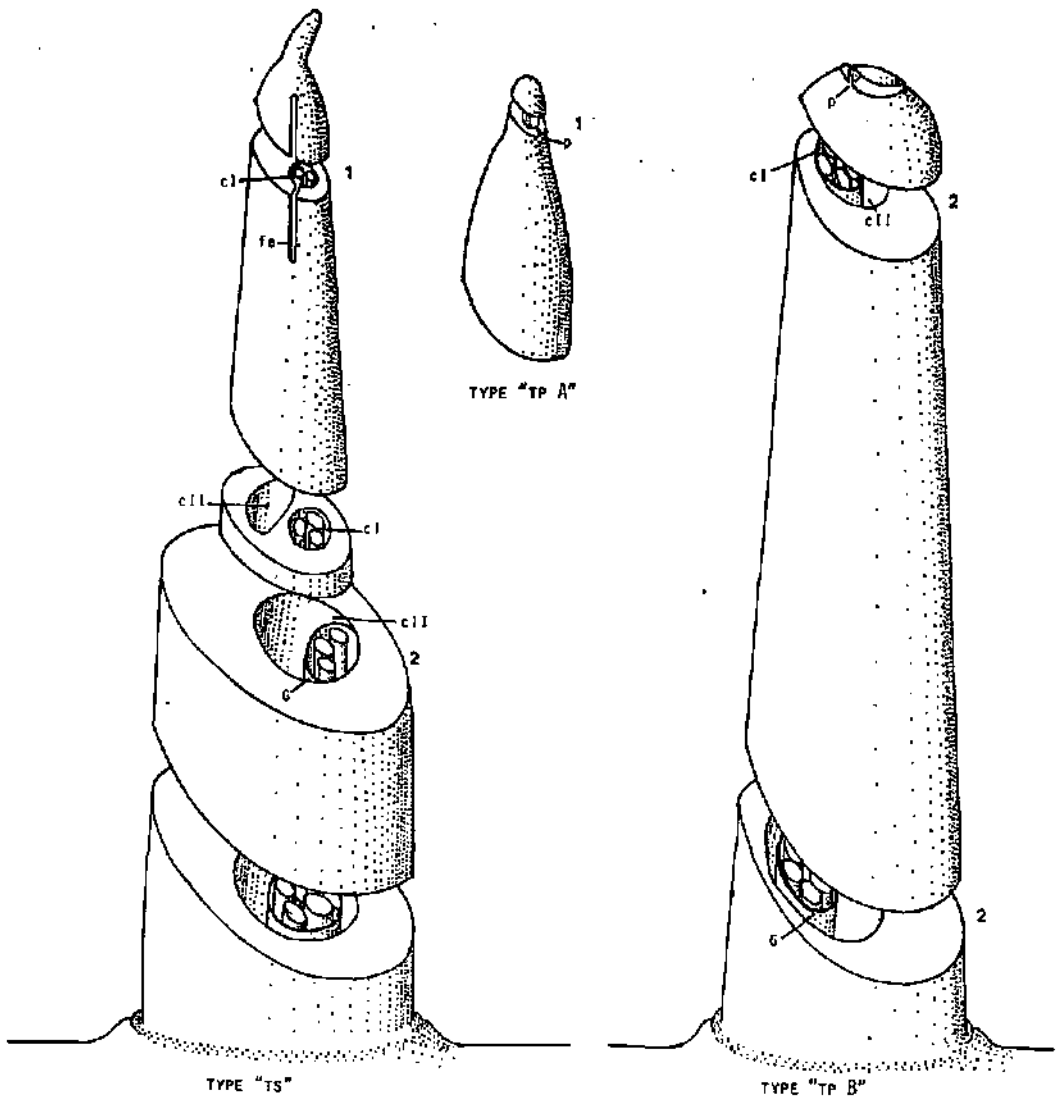


Fig. 11. Schéma d'un sensille chaétique de type ts (dIII,1) (la soie a été sectionnée et la région intermédiaire éliminée).

1) La région distale de la soie est parcourue par 2 canaux longitudinaux parallèles : l'un contenant la cavité lymphatique externe (cII), l'autre la cavité lymphatique interne (cI) en contact avec l'extérieur par une fente (fe).
2) Les deux canaux sont réunis, la lumière est unique. La cavité lymphatique interne est entourée d'une gaine (G).

Fig. 12. Schéma d'un sensille chaétique de type tp A (dIV,3, dIV,4, dIV,9, dIV,10, aI,2, pI,2, pI,5, vI,6). La structure de ce type de sensille est identique à celle du type ts, si ce n'est le format de l'ouverture distale qui se présente sous la forme d'un pore (p).

Fig. 13. Schéma d'un sensille chaétique de type tp B (aI,1, pI,1). Un pore minuscule (p) met en contact le contenu de la cavité lymphatique interne (cI) avec l'extérieur. La soie ne contient qu'une lumière sur toute sa longueur.
2) La cavité lymphatique interne est contenue dans une gaine (G).

la cavité lymphatique interne avec l'extérieur (Pl.XXII,B). Des canalicules transversaux, remplis d'une substance opaque, parcourent toute la cuticule de la soie; ils sont particulièrement nombreux et visibles à l'extrémité apicale (Pl.XXII,C).

Les corps tubulaires sont situés à la base de la face dorsale de la soie. Ces sensilles sont innervés par 4 neurones sensoriels dont les dendrites ne se ramifient pas, et qui atteignent presque l'extrémité distale.

La disposition des 4 cellules enveloppantes diffère de celle des cas précédents. Les cellules 1 et 2 (cellule thécogène) sont inchangées. La cellule 3 pourrait être une cellule trichogène, car son pôle apical est riche en microvillosités (Pl.XXII,F), celles-ci se trouvant dans une substance dense; les cellules 4 et 4' n'ont pas de microvillosités et finissent avant les cellules 3, 5 et 5' (Pl.XXII,G), ces 2 dernières étant certainement des cellules tormogènes. Aucune de ces cellules ne contient beaucoup de microtubules.

3.2.2.4 Sensilles à fente sub-terminale (sensille ts) (fig.11)

Un seul type de sensille ts existe sur le tarse I d'I.ricinus et n'est représenté que par la soie dIII,1 (fig.11). Il s'agit de la soie la plus antérieure et la plus grande du groupe dIII (Pl.III, B). Elle mesure 60-70 μm (A), 45 μm (N), 35 μm (L). Le diamètre de la soie diminue régulièrement de la base, dont la section est ovale (A:4 μm /3 μm ; N:3/2,5; L:2,5), à l'apex. L'extrémité forme une pointe de 1-2 μm . A 4 μm de l'extrémité distale, la face postérieure de la soie est pourvue d'une fente longitudinale de 2-3 μm , profonde de 100 nm (Pl.XXI,C) et qui débouche dans la cavité lymphatique interne (Pl.XXI,B). La structure de ce type de sensille est, outre le format de l'ouverture distale, identique à celle du type tp A.

L'innervation de ce sensille est double (Pl.XXI,D). Deux corps tubulaires se trouvent à la base de la face postérieure de la soie. Quatre neurones sensoriels innervent la soie; l'une des 4 dendrites se divise en 2 prolongements ciliaires (Pl.XXI,D); 3 prolongements ciliaires atteignent la fente, puis se terminent l'un après l'autre; les 2 autres finissent près de la base de la soie.

Les cellules enveloppantes ont le même aspect que celles des soies wp-dw A.

3.2.2.5 Sensilles sans pore (sensilles np).

Le seul point commun de ces sensilles est l'absence de pore qui permettrait un contact des dendrites avec l'extérieur.

Cinq types différents de sensilles np existent sur le tarse I.

3.2.2.5.1 Sensilles np_A.

Il s'agit de tous les sensilles chaétiques de la face ventrale, sauf vI,6, ainsi que de aI,3 et pI,3. Ils mesurent 70-110 μm (A), 30-50 μm (N), 20-40 μm (L), les plus longs étant ceux de l'extrémité proximale du tarse. Ils sont légèrement arqués en direction de la surface du tarse, avec lequel leur base forme un angle d'environ 45° . Le diamètre à la base est 2,5-3 μm (A), 2 μm (N), 1,5 μm (L), et diminue régulièrement (Pl. XXIII, A). La surface est parcourue de cannelures longitudinales distantes de 100-200 nm (Pl. XXIII, B, D). Au milieu de la soie, la section est ovale à triangulaire, l'angle le plus marqué étant dirigé contre le tarse; la lumière est réduite ou inexistante.

Les deux corps tubulaires sont situés à la base de la face dorsale de la soie (voir Pl. XXIII, E).

3.2.2.5.2 Sensilles np_B.

Il s'agit des sensilles chaétiques du groupe dorsal dIV, autres que ceux de type tp A, des sensilles des faces latérales aII et pII, et du sensille vI,6 (L) (Pl. XXIII, C). Ils mesurent 25-60 μm (A), 25-30 μm (N), 15-25 μm (L), les plus courts étant ceux qui sont proches de l'extrémité proximale du tarse. Les soies de la face dorsale sont implantées perpendiculairement à la surface; celles des faces latérales sont orientées vers l'avant et forment un angle de 60° avec la surface du tarse. Le diamètre à la base est de 1,5-3 μm selon le stade évolutif, puis il diminue régulièrement. La surface est parcourue de cannelures longitudinales, plus marquées sur les soies des faces latérales que sur celles de la face dorsale. La section est circulaire à ovale, la lumière réduite ou inexistante.

Ces soies sont innervées par 2 cellules sensorielles se terminant en corps tubulaires. Ceux-ci se trouvent à la base de la face dorsale des soies de aII, pII et de vI,6 (Pl. XXIII, E), à la base de la face antérieure des soies dIV,2, dIV,6, dIV,8, dIV,12, et à la

base de la face postérieure des soies dIV,1, dIV,5, dIV,7 et dIV,11.

Les cellules accessoires de vI,6 de la larve, qui sont au nombre de 2 et non pas de 3, comme c'est le cas des autres sensilles de ce type, sont accompagnées d'un faisceau de 3 cellules, dont une centrale, au hyaloplasme clair et contenant des microtubules (Pl. XXIII,F).

3.2.2.5.3 Sensilles np_C (fig. 14)

Il s'agit des sensilles chaétiques dI,3 (A,N,L) (Pl. XXIV,A) et dI,4 (A,N), du groupe dorsal dI. Ils mesurent 40 μ m (A), 25 μ m (N), 18 μ m (L). Ils sont implantés perpendiculairement à la surface du tarse (Pl. II,C); leurs extrémités semblent s'appuyer à dI,1 et dI,2. Le diamètre de la soie diminue régulièrement de la base (2-3,5 μ m selon le stade) à l'apex; la section est ovale. L'extrémité forme une pointe. Les cavités lymphatiques externe et interne occupe chacune un canal distinct (Pl. XXIV, B) sur quelques microns, puis les 2 canaux se confondent; la cavité lymphatique interne est isolée de la cavité lymphatique externe par une gaine (Pl. XXIV,C) qui est partiellement accolée à la paroi irrégulière de la lumière. Celle-ci est excentrée et ne mesure pas plus du 1/3 du diamètre de la soie.

L'innervation de ces sensilles est double. Deux corps tubulaires se trouvent à la base de la face postérieure de dI,3, et à la base de la face antérieure de dI,4. dI,3 est innervé en outre par 1 neurone sensoriel, et dI,4 par 1 neurone chez les nymphes, et 2 neurones chez les adultes. Les dendrites ne se ramifient pas, un prolongement ciliaire atteint l'extrémité distale de chaque soie; le second prolongement ciliaire de dI,4 s'arrête près de la base. Les dendrites remplissent exactement la cavité lymphatique interne, dont le diamètre est de 100-200 nm, de telle sorte qu'il y a très peu de lymphe.

Le volume des cellules enveloppantes de ces sensilles (Pl. XVIII) et celui des cavités lymphatiques interne et externe (Pl. X,C) sont peu importants.

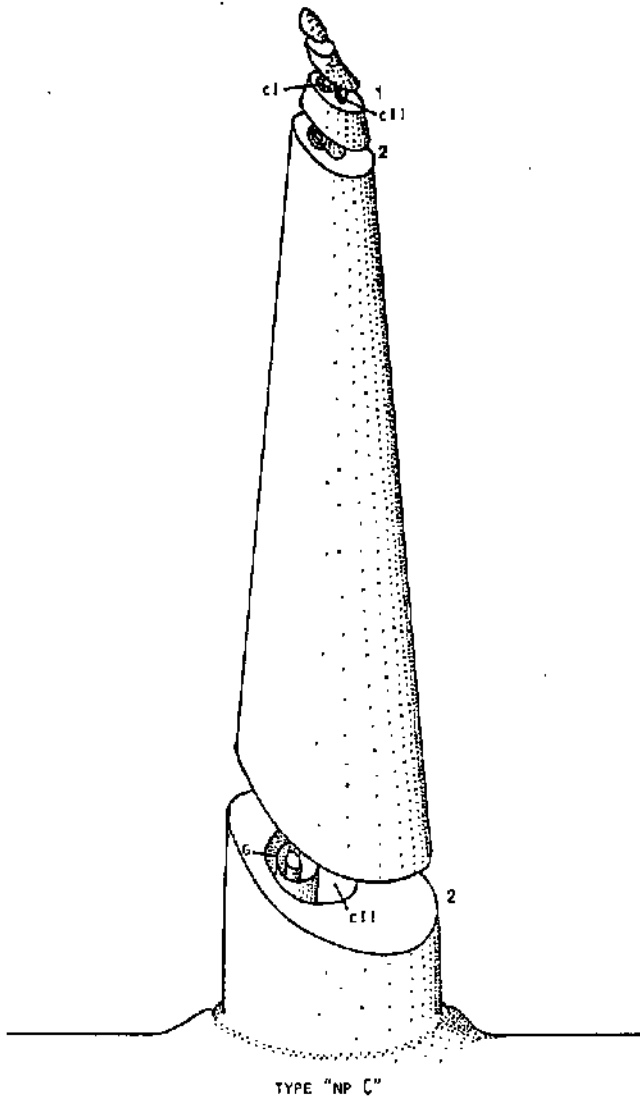


Fig. 14. Schéma d'un sensille chaétique de type np C (dI,3 et dI,4).

1) La région distale de la soie est parcourue sur quelques microns par 2 canaux longitudinaux parallèles, l'un contenant la cavité lymphatique externe (cII), l'autre la cavité lymphatique interne (cI).

2) Les 2 canaux sont réunis, la lumière est unique. La cavité lymphatique externe (cII) contient la gaine (G) enveloppant la cavité lymphatique interne.

3.2.2.5.4 Sensilles_nq_0 (fig. 15)

Il s'agit du sensille basiconique dII,3 situé dans la cuvette de l'organe de Haller (dII), proche de la paroi postérieure. Il mesure 10 μm (A), 6 μm (N), 5 μm (L) (Pl.II,B). Son diamètre diminue peu de la base (A:3,5 μm ; N:2 μm ; L:1,5 μm) à la moitié de la longueur, puis diminue rapidement. Les canalicules sont rares. La cavité lymphatique interne atteint l'extrémité distale de la soie; la cavité lymphatique externe s'arrête aux 2/3 de la longueur. Ces 2 cavités sont séparées l'une de l'autre par la gaine cuticulaire qui est remplacée vers la moitié de la longueur par un tube cuticulaire doublé des couches L4, L5 et L6, qui se confondra avec la paroi lorsque la cavité lymphatique externe s'arrêtera. La face interne de la paroi est irrégulière; son épaisseur moyenne dans la région basale de la soie est de 250 nm (A), 200 nm (N), 150 nm (L)(Pl.XXV,C).

Ce sensille est innervé par 2 neurones sensoriels. L'une des 2 dendrites se divise en 2 prolongements ciliaires provenant de corps basaux distincts (Pl.XXV, A). Les 3 prolongements ciliaires occupent tout l'espace de la cavité lymphatique interne. La région apicale des cellules trichogènes, et dans une moindre mesure des cellules tormogènes, se modifie, non pas en microvillosités, mais en de nombreuses lamelles (Pl.XXIV,E;XXV,B). Ces lamelles occupent le volume de la cavité lymphatique externe jusque dans la soie (Pl.XXIV,D), la lymphe est réduite.

3.2.2.5.5 Sensilles_nq_E (fig. 16)

Il s'agit des sensilles basiconiques dII,2 et dII,3, situés dans la cuvette de l'organe de Haller. Ils mesurent 6-10 μm (A), 5-8 μm (N), 4-6 μm (L) (Pl.II,B), dII,4 étant la plus petite soie du tarse.

Le diamètre à la base est de 1-2,5 μm , selon le stade évolutif, et diminue rapidement dès l'apparition de cannelures longitudinales profondes de 40 nm, au 1/3 de la longueur. Les canalicules dans la cuticule sont rares.

La cavité lymphatique interne, enveloppée d'une gaine sur toute sa longueur, atteint l'extrémité distale de la soie (Pl.XXV,D). La cavité lymphatique externe s'arrête à environ 2 μm en-dessus de la

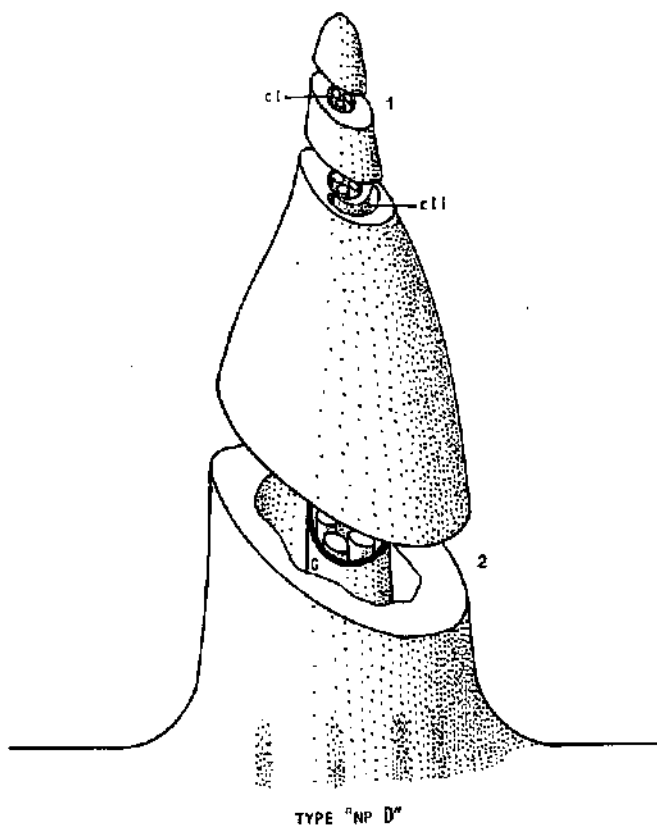
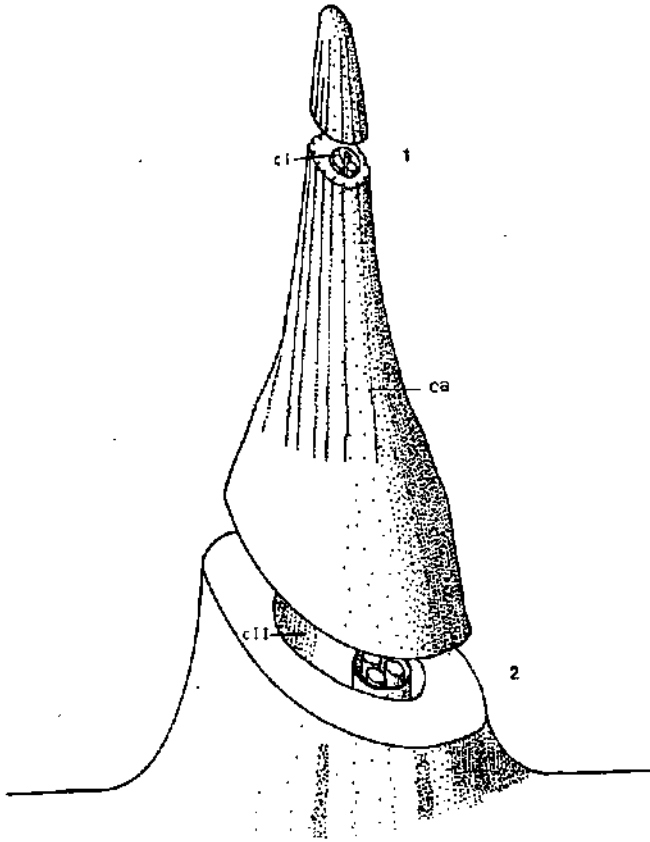


Fig. 15. Schéma d'un sensille basiconique de type np D (dII,3).

- 1) La région distale de la soie est parcourue par un canal longitudinal unique contenant la cavité lymphatique interne (cl).
- 2) La cavité lymphatique externe (cII) contient la gaine (G) enveloppant la cavité lymphatique interne (cl).



TYPE "NP E"

Fig. 16. Schéma d'un sensille basiconique de type np E (dII,2 et dII,4).
Les 2/3 distaux sont parcourus de cannelures longitudinales (ca).

1) La région distale de la soie est parcourue par un canal longitudinal unique contenant la cavité lymphatique interne (ci).

2) La cavité lymphatique externe (cii) contient la gaine (G) enveloppant la cavité lymphatique interne (ci).

Tableau récapitulatif des types de sensilles présentes sur le tarse I des 3 stades évolutifs d'*I. ricinus* et de leur innervation.

type de sensille	LARVE			NYMPHE			ADULTE				
	nb sens.	nb neur.	nb mec.	nb sens.	nb neur.	DIFF. N-L	nb sens.	nb neur.	DIFF. A-N	nb mec.	diff. A-N
wp-sw A	1	6	0	1	6	0	1	6	0	0	0
B	3	14	0	6	24-25*	10-11	6	25-28*	1-3	0	0
C	1	6	0	2	17	11	2	17	0	0	0
D	1	4	0	1	4	0	1	4	0	0	0
wp-dw A	2	4	0	4	6	2	4	6	0	0	0
B	4	18	8	4	18	0	4	18	0	8	0
C	1	3	0	2	6	3	2	6	0	0	0
tp A	1	4	2	2	7	3	2	8	24	16	12
B	2	8	4	2	8	0	2	11	0	4	22
ts	1	4	2	1	4	0	1	4	0	2	0
np A	6	0	12	9	0	0	6	21-25**	0	42-50	24-32
B	4	0	8	8	0	0	8	18-22**	0	36-44	78-94
np C	1	1	0	2	2	1	2	2	1	4	0
D	1	2	0	1	2	0	1	5	0	0	4
E	2	6	0	2	6	0	2	6	0	4	0
total	31	80	38	47	110-111	30-31	18	75-83	25-27	112-128	56-72

Abréviations.

nb sens. = nombre de sensilles. nb neur. = nombre de cellules sensorielles autres que mécanosensibles.
 nb mec. = nombre de cellules sensorielles mécanosensibles. DIFF. = différence entre le nombre de neurones autres que mécanosensibles des 2 stades consécutifs. diff. = différence entre le nombre de neurones mécanosensibles des 2 stades consécutifs.

A = adulte. N = nymphe. L = larve.

* = nombre variable de neurones. ** = nombre variable de sensilles. Les nombres minimum et maximum sont indiqués.

Tableau 2.

type	sensilles	type morph.	longueur (µm)			diamètre base (µm)			lame art.	c.t.	cell. sens.	ramif. dendr.	dist./sens. (±)	cul./diam. (±)	dist. (nm)	pores (nm)	dist. pores (nm)	nb. rain.	larg. rain. (nm)	can. rad. (nm)	can. long. (nm)
			A	N	L	A	N	L													
wp-sw A	d11	B	25	15	12	3	2	1,5	+	-	6	90	10-25	100	90	300-500					
B	C2-C7	B	25-30	15-25		2,5-3	1,5-2,5	1,5	+	-	3-5	67	6-10	100-150	100	200-500					
C	d11-d12	C	110	65	45	7	4,5	3,5	+	-	5/6-5	80	20-25	70-110	70	600					
Ø	Cl	B	35	25		3,5	2,5	1,5	-	-	4	67	10-20	100-150	100	300-500					
wp-sw A	d112,4,5,6	C	25-60	16-40	16-25	3-4,5	2-3	2,5	+	-	1-2	0	35-40	100-250					70-170	140-250	
B	d113; a14; 5; p14	C	90-70	30-40	20-35	2,5-4	2,5	2,5	+	+	3-5	0	30-40	80-150					70-100	70-120	
C	d115,6	B	10-15	8-9	7	2,5	1,5	1,3	+	-	3	0	40	60					15-30		
tp A	d119,4,9,10;	C	40-80	30-40	25-30	3-5	2	2	+	+	3-5	0	exc.	90-100	10						
	a12; p12,5; v16																				
B	a11; p11	C	70	40	30	5	3	2,5	+	+	4	0	30-50	200	10						
ts	d1111	C	50-70	45	35	4	2,5	2,5	+	+	4	0	exc.	90-120	4-10						
np A	v11-5; v11-14;	C	70-110	30-50	20-40	2-3,5	1,5-2	1,5	+	+	0										
	a13; p13																				
B	a111-7; p111-7;	C	25-60	25-30	15-25	2,5-3	1,5-2	1,5	+	+	0										
C	d11,4	C	40	25	18	3,5	2	1,5	+	+	1-2	0	10	exc.							
Ø	d113	B	10	6	5	3,5	1,5	1,5	+	-	2	0									
C	d112,4	B	6-10	5-8	5-6	2,5	1	1	+	-	3	0									

Tableau 3. Les principales caractéristiques des sensilles de chaque type fonctionnel.

Abréviations :

type morph. = type morphologique. B = s. basiconique. C = s. chaëtique.

lame art. = lame articulaire. + = présence. - = absence.

c.t. = corps tubulaire. + = présence. - = absence.

cell. sens. = nombre de cellules sensorielles autres que mécanosensibles.

ramif. dendr. = nombre de ramifications par dendrite.

dist./sens. = longueur de la région distale du segment externe de la plus longue dendrite par rapport à la longueur de la soie.

cul./diam. = épaisseur de la cuticule à la hauteur de la région distale du segment externe par rapport au diamètre.

exc. = lumière excentrée.

dist. = distance du bouchon à l'extérieur (type wp-sw), ou profondeur des rainures (type wp-dw), ou profondeur du pore (types ty, ts).

pore = diamètre des pores.

dist. pores = distance d'un pore à l'autre.

nb rain. = nombre de rainures longitudinales.

larg. rain. = largeur des rainures longitudinales.

can. rad. = diamètre des canaux radiaux.

can. long. = largeur des canaux longitudinaux.

A = adulte.

N = nymphe.

L = larve.

base de la soie; jusque là, la gaine cuticulaire sépare les 2 cavités, puis elle est en continuité avec une couche interne dense, elle-même recouverte des couches L4, L5 et L6. L'épaisseur de la paroi dans la région basale est de 500 nm (A), 350 nm (N), 250 nm (L).

Ces 2 sensilles sont innervés par 3 neurones sensoriels. Les dendrites, dont 2 atteignent l'extrémité distale de la soie, et la troisième les 4/5 de la longueur, occupent toute la lumière de la cavité lymphatique interne.

Les cellules enveloppantes sont modifiées dans le même sens que celles des sensilles np D; les lamelles sont cependant moins nombreuses (Pl. XXV, E) et l'on trouve quelques microvillosités; elles occupent également le volume de la cavité lymphatique externe jusque dans la soie; l'espace occupé par la lymphe est aussi réduit.

3.2.2.6 Résumé, (tableaux 2 et 3)

Les sensilles du tarse I des 3 stades évolutifs d'I. ricinus sont de 15 types différents. Leur distribution, leur innervation et leur nombre sont en général constants d'un individu à un autre. Chez les adultes on peut trouver une variation de plus ou moins 2 sensilles dans le groupe dIV et dans le groupe VII, de plus ou moins un pour les groupes aII et pII.

- a) Sensilles de type wp-sw. Ils sont caractérisés par une paroi cuticulaire simple percée de pores occupés par un bouchon cuticulaire.
- 1) wp-sw A (Pl. XII, E). Il s'agit d'une sensille basiconique à paroi d'épaisseur irrégulière et innervé par 6 neurones dont les dendrites se ramifient. Une lame articulaire et de la cuticule fibreuse relie la base de la soie à la cuticule de la patte (dII,1).
 - 2) wp-sw B (Pl. XIV, C). Il s'agit de sensilles basiconiques à paroi mince, innervés par 3-5 neurones, selon leur position sur la patte, dont les dendrites se ramifient (C2-C7).
 - 3) wp-sw C (Pl. XVII, B). Il s'agit de sensilles chaétiques à paroi épaisse et régulière. Ils sont innervés par un faisceau de 6 neurones, ou par 2 faisceaux, l'un de 6 et l'autre de 5 neurones, selon leur situation sur la patte. Les dendrites ne se ramifient pas (dI,1 et dI,2).

4) wp-sw D (Pl. XIX, B). Il s'agit d'un sensille basiconique à paroi d'épaisseur irrégulière. Ce type ressemble au type wp-sw A. Cependant la section n'est pas circulaire tout le long de la soie et la cuticule de cette dernière est en continuité avec celle de la patte (ni lame articulaire, ni cuticule fibreuse). Il est innervé par 4 neurones dont les dendrites se ramifient (CI).

b) Sensilles de type wp-dw. Ils sont caractérisés par des rainures longitudinales au fond desquelles se trouvent des pores débouchant dans des canaux radiaires conduisant à la cavité lymphatique interne, et par une paroi cuticulaire contenant des prolongements de la cavité lymphatique externe. Leurs dendrites ne se ramifient pas.

5) wp-dw A (Pl. VI, C). Il s'agit de sensilles chaétiques dont la paroi mesure le 1/3 du diamètre total. L'extrémité distale des canaux radiaires débouche dans un canal longitudinal prolongeant les rainures. Ils sont innervés par 1 ou 2 neurones, selon leur situation sur le tarse; les dendrites atteignent l'extrémité distale de la soie (dIII,2, dIII,4, dIII,5, dIII,6).

6) wp-dw B (Pl. XX, E). Il s'agit de sensilles chaétiques extérieurement identiques à ceux du type wp-dw A. La paroi mesure le 1/3 du diamètre total; le diamètre du canal longitudinal est moins important que dans le cas précédent. Ces sensilles sont innervés par 2 corps tubulaires et par 3 ou 5 neurones, selon leur situation sur le tarse, dont 3 dendrites atteignent l'extrémité distale de la soie (dIII,3, aI,4, pI,4, aI,5).

7) wp-dw C (Pl. XX, F). Il s'agit de sensilles basiconiques dont les rainures longitudinales sont discontinues. La paroi mesure les 2/5 du diamètre total. Les prolongements de la cavité lymphatique externe communiquent entre eux par endroits. Les canaux longitudinaux sont très discrets. Ces sensilles sont innervés par 3 neurones. Deux ou 3 dendrites, selon la situation de la soie sur le tarse, atteignent l'extrémité distale du sensille (dII,5 et dII,6).

c) Sensilles de types tp et ts. Ils sont caractérisés par une seule ouverture distale débouchant dans la cavité lymphatique interne.

8) tp A (Pl. XXII, A). Il s'agit de sensilles chaétiques possédant un pore subterminal. Les cavités lymphatiques interne et externe occupent chacune un canal de la soie. Ces sensilles sont innervés par 2 corps tubulaires, et par 3,4 ou 5 neurones, selon leur situation

sur le tarse. Dans un cas, l'un des 4 neurones possède 2 segments dendritiques externes; 3 prolongements ciliaires atteignent l'extrémité distale de chaque soie (dIV,3; dIV,4; dIV,9; dIV,10; aI,2; pI,2; pI,5; vI,6).

9) tp B (Pl.XXII,B). Il s'agit de sensilles chaétiques possédant un pore terminal minuscule. Celui-ci débouche dans la cavité lymphatique interne contenue dans une gaine qui l'isole de la cavité lymphatique externe. La soie ne contient qu'un seul canal. Ces sensilles sont innervées par 2 corps tubulaires et par 4 neurones dont les dendrites, non ramifiées, atteignent l'extrémité distale de la soie (aI,1; pI,1).

10) ts (Pl.XXI,B). Il s'agit de sensilles chaétiques dont la structure est identique à celle du type tp A, si ce n'est l'importance de l'ouverture qui se présente sous la forme d'une fente subterminale de 2-3 um. Ils sont innervés par 2 corps tubulaires et par 4 autres neurones sensoriels, dont l'un possède 2 segments dendritiques externes. Trois dendrites atteignent la fente (dIII,1).

d) Sensilles de type np. Le seul point commun de ces sensilles est l'absence d'ouverture entre la cavité lymphatique interne et l'extérieur.

11) np A (Pl.XXIII,D). Il s'agit de sensilles chaétiques élançés et arqués, à lumière réduite ou inexistante. Ils sont innervés par 2 corps tubulaires (vI, sauf vI,6; VII; aI,3; pI,3) (Pl.XXII,A).

12) np B (Pl.XXIII,C). Il s'agit de sensilles chaétiques plus trapus et plus raides que les sensilles np A. La lumière est réduite ou inexistante. Ils sont innervés par 2 corps tubulaires (sensilles du groupe dIV, autres que les sensilles de type tp A, et aII, pII, vI,6 (larve)).

13) np C (Pl.XXIV,B). Il s'agit de sensilles chaétiques. Les premiers microns distaux de la soie sont parcourus par 2 canaux distincts, dont l'un contient la cavité lymphatique interne, au diamètre correspondant à celui de la dendrite, et l'autre la cavité lymphatique externe. Plus bas, la première est isolée par une gaine. Ces sensilles sont innervées par 2 corps tubulaires, et par 1 ou 2 autres cellules sensorielles. 1 dendrite atteint l'extrémité distale de la soie (dI,3; dI,4).

14) np D (Pl.XXIV,D). Il s'agit d'une sensille basiconique. La moitié distale contient un canal correspondant à la cavité lymphatique interne, isolée plus bas de la cavité lymphatique externe par une gaine cuticulaire. L'espace de cette dernière cavité est occupé par des la-

nelles des cellules trichogènes et tormogènes. Ce sensille est innervé par 2 neurones, dont l'un possède 2 segments dendritiques externes. Les 3 dendrites, étroitement contenues dans la cavité lymphatique interne, atteignent l'extrémité de la soie (dII,3).

15) np E (Pl.XXV,D). Il s'agit de sensilles basiconiques. La cavité lymphatique interne, enveloppée d'une gaine sur toute sa longueur et renfermant étroitement les dendrites, atteint l'extrémité distale de la soie. La cavité lymphatique externe, dont l'espace est occupé par des lamelles et des microvillosités des cellules trichogènes et tormogènes, s'arrête peu au-dessus du niveau de la base de la soie. Ces sensilles sont innervés par 3 neurones sensoriels, dont 2 dendrites atteignent l'extrémité distale de la soie, la 3^e s'arrêtant peu avant (dII,2; dII,4).

3.2.3 Observations annexes au sujet des sensilles et groupes de sensilles.

a) Le volume de la saillie sur laquelle se trouvent les sensilles du groupe dI est occupé en grande partie par les cellules trichogènes de dI,1 et dI,2 qui mesurent, chez les adultes, au moins 50 microns. La partie basale de ces cellules, contenant de nombreuses inclusions, est séparée de la cavité générale de la patte par la lame basale. Les autres cellules enveloppantes, de même que celles de dI,3 et dI,4 n'occupent que peu de place (Pl.XVII,A).

Une observation faite au niveau de la région du segment interne des dendrites montre que le faisceau des 6 dendrites de dI,1 est localisé plus près de la face postérieure du tarse que les 2 faisceaux de dI,2; les faisceaux dI,3 et dI,4 restant respectivement près des faces antérieure et postérieure (Pl.XVIII).

b) Les sensilles des groupes dII, dIII et dIV sont implantés perpendiculairement à la surface du tarse. Les régions ciliaires des dendrites, accompagnées des cellules enveloppantes, forment un angle dans l'hypoderme en-dessous de la soie.

c) Les faisceaux des segments internes des dendrites des sensilles du groupe dII, tels qu'on les voit en coupe transversale sous la capsule, se répartissent de part et d'autre de la cavité générale du tarse : les faisceaux dII,1, dII,2 et dII,6 suivent la face latérale antérieure, et les 3 autres faisceaux la face latérale postérieure (Pl.XXVI,A).

- d) Les faisceaux des cellules des sensilles du groupe dIII se confondent par contre rapidement aux cellules hypodermiques et sont de ce fait difficiles à suivre.
- e) Les faisceaux des segments internes des dendrites des sensilles de la capsule sont encore reconnaissables sous les soies dIII,1 - dIII,3.
- f) On observe chez les larves à différents endroits du tarse des structures dendritiques, accompagnées de cellules, constituées d'un segment dendritique interne et d'une région ciliaire, le segment externe et toute structure cuticulaire faisant défaut.

Ces dendrites se trouvent par paires, symétriquement de part et d'autre du tarse, dans l'hypoderme de la face dorsale, distal au groupe dI; dans l'hypoderme de la face ventrale, proximal aux sensilles du groupe VII, et dans celui de la face dorsale, proximal aux sensilles du groupe dIV.

Dans le même ordre d'idée, on trouve 3 de ces structures dans l'hypoderme se trouvant sous le groupe dII (Pl.XXV,F).

Ce dernier fait permet d'émettre l'hypothèse que ces structures représentent des ébauches des dendrites que l'on trouvera chez la nymphe, en particulier celles du sensille dI,5, innervé par 3 neurones, dont la soie est absente chez la larve; les structures paires pourraient alors représenter des ébauches de dendrites à fonction tactile.

Dans l'hypoderme se trouvant sous le groupe dI des larves il existe 2 masses de cellules bordées de microvillosités, localisées du côté de la face antérieure du tarse (Pl.XXVI,B), qui ne se confondent pas avec les cellules du sensille dI,1. Comme remarqué plus haut, les dendrites et les cellules enveloppantes de dI,1 se trouvent du côté de la face postérieure du tarse (Pl.XVIII); ces 2 masses pourraient représenter des ébauches des cellules enveloppantes de dI,2 du stade évolutif suivant.

3.2.4 Innervation du pulvillus.

Deux péricaryons, entourés d'autres cellules, se trouvent en-dehors de l'hypoderme, dans la cavité générale du tarse, au bas de la face latérale antérieure. Les régions ciliaires des dendrites sont localisées à la hauteur de l'espace séparant les groupes VI et VII.

La structure des dendrites est conventionnelle : segment interne, court, région ciliaire et segment externe (long, atteignant le pulvillus); le diamètre du segment externe des 2 dendrites est différent : le plus étroit contient davantage de microtubules que le plus large, où seuls quelques uns sont visibles dans une substance diffuse (Pl. XXVI, B). Il s'agit peut-être d'artéfacts de fixation.

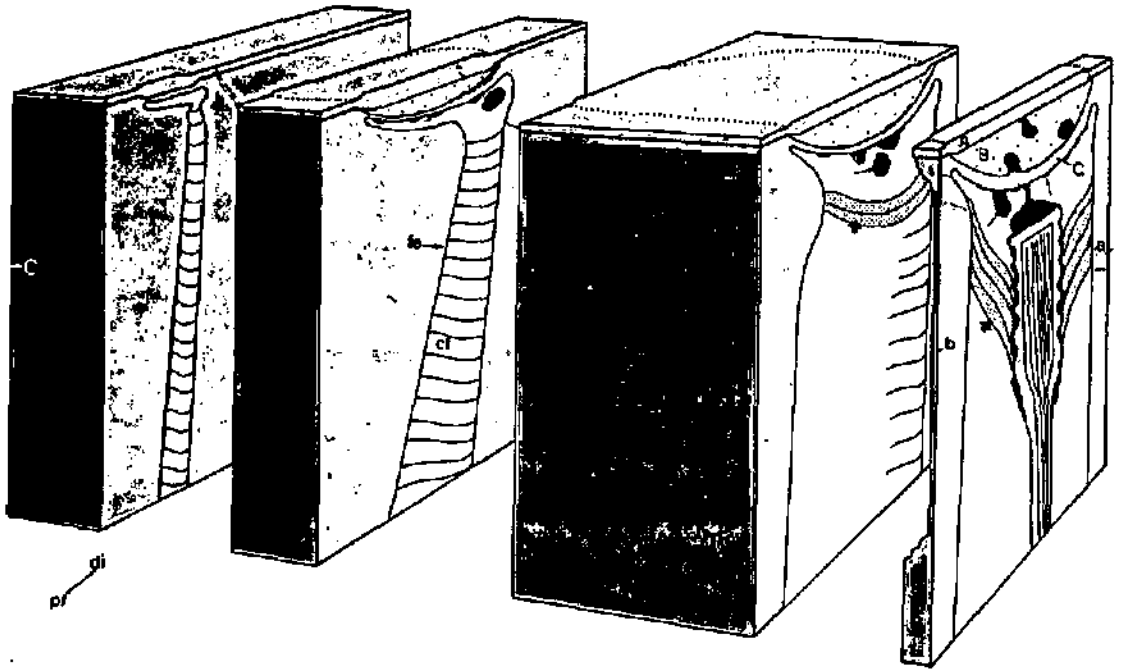
La région ciliaire et le segment externe des dendrites sont entourés d'une lymphe granulaire et d'une gaine. Une cellule thécogène, riche en microtubules, et une cellule externe, au hyaloplasme très clair, enveloppent les dendrites, puis la gaine avant de se terminer (Pl. XXVII, A). La gaine est libre dans la cavité de la glande tarsale, qu'elle longe jusque dans la cavité du pulvillus (Pl. XXVII, C). Les observations n'ont pas été poussées plus loin.

3.2.5 Organes sensoriels intracuticulaires.

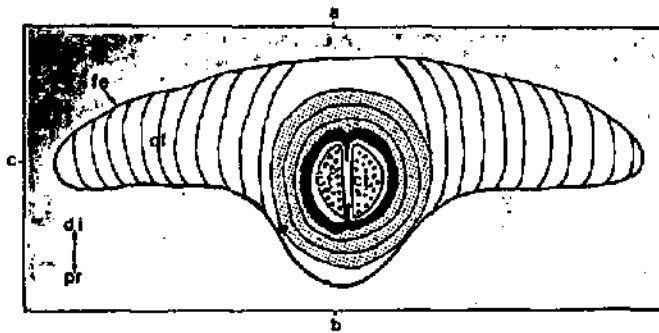
De tels organes sont localisés l'un dans la cuticule de l'extrémité proximale de la face dorsale du tarse des adultes et des nymphes (Pl. I, A, B), l'autre dans la cuticule de l'extrémité proximale de la face ventrale du tarse des 3 stades évolutifs (Pl. IV, A, C).

Une fente (fig. 17), dont l'axe est perpendiculaire à l'axe du tarse, traverse toute l'épaisseur de la cuticule de ces régions; elle mesure environ 2 microns de large, sauf en son milieu où la paroi proximale s'incurve sur environ 2 microns pour permettre la formation d'un canal de 4 microns de diamètre (Pl. XXVIII, A, B). Elle est recouverte d'épicuticule modifiée (Pl. XXVIII, C). Une couche d'aspect hyalin ou dense, homogène ou contenant des structures sphériques, selon la qualité de la fixation, est enfermée dans l'épicuticule; la face externe de cette couche est plane ou légèrement concave, la face interne est nettement bombée; son épaisseur est maximale (1 μ m) en face de l'extrémité distale du canal. La couche interne de l'épicuticule est bordée d'une fine zone en continuité avec la procuticule, qui supporte les projections irrégulières de substances denses, inhomogènes (Pl. XXVIII, D), associées, au niveau du canal, à l'extrémité distale aplatie de la gaine (Pl. XXVIII, C).

La fente, à l'exclusion du canal, est remplie de cuticule fibreuse, semblable à celle que l'on voit dans l'articulation tarse/



(a)



(b)

Fig. 17. Schémas d'une fente sensorielle.

a) Vue cavalière et explosée de la moitié de l'une d'elles. L'axe de la fente (fe) est perpendiculaire à l'axe proximal-distal (pr - di) de la patte. La fente est remplie de cuticule fibreuse (cf), sauf en son milieu où elle s'élargit pour former un canal qui contient les 2 dendrites tactiles, enveloppées d'une gaine, elle-même suspendue par une lame cuticulaire (grosse flèche). La couche extérieure, ou épicuticule, est scindée en 2 : la couche externe (A), plus épaisse que celle recouvrant la patte, et la couche interne (C), fine. Entre elles, une couche B qui contient des projections denses. D'autres projections relient la couche C à la gaine. abc = plan de coupe de la fig. 17 b.

b) Coupe longitudinale selon le plan abc de la fig. 17a. La paroi proximale de la fente (fe), remplie de cuticule fibreuse (cf), s'incurve en son milieu pour former un canal qui contient les corps tubulaires entourés de la gaine et de la lame articulaire.

métatarse (Pl.XXVIII,A).

Deux corps tubulaires (A : long. = 4 μm ; larg. = 1-1,5 μm), dont les régions ciliaires sont situées dans l'hypoderme, sont contenus dans la gaine se trouvant à l'intérieur du canal (Pl.XXIX,A); ils sont placés côte à côte dans l'axe de la fente. La gaine est tenue près de son extrémité distale par une lame cuticulaire fibreuse et concave, d'environ 1 μm , fixée à la procuticule (Pl.XXVIII,D,C) où sont ancrées quelques fibres.

a) Face dorsale.

Lorsque l'articulation tarse/métatarse (Pl.I,A,B) est pliée, elle découvre une dépression peu profonde au fond de laquelle une région en forme de demi-lune, visible en MEB, se distingue par sa cuticule d'aspect plus fin (Pl.XXIX,B). Cette région recouvre la fente dorsale (Pl.XXIX,C) qui mesure 25 μm chez les adultes. Cette fente est orientée vers l'arrière du tarse, son axe formant un angle d'environ 45° avec la surface du tarse (Pl.XXIX,C).

b) Face ventrale.

En MEB (Pl.IV et V) la fente est localisée par une gouttière de 2 μm de large, qui suit les dessins de la cuticule (Pl.XXX,A), de part et d'autre du tarse, sur la moitié de la hauteur (Pl.XXVII,D); chez les adultes, cela représente une fente de 150 μm . Elle est orientée vers l'arrière du tarse, son axe formant un angle de 45° avec la surface (Pl.XXX,B).

3.3 PETITE CONTRIBUTION A L'ETUDE DE LA CHAETOTAXIE DU TARSE I DE QUELQUES ESPECES DU GENRE IXODES.

A partir de matériel non prévu à cet effet, mais aimablement mis à disposition par F. Gigon, une approche de la chaétotaxie de quelques espèces a été tentée. Le matériel était conservé dans de l'alcool 70° depuis plusieurs mois. Les tiques entières sont deshydratées et traitées comme indiqué dans "Matériel et méthodes" en vue de leur examen au SEM.

Les 5 espèces considérées, I.arboricola, I.hexagonus, I.canisuga, I.lividus et I.trianguliceps sont représentées chacune par un tarse I d'une femelle, sauf I.trianguliceps pour laquelle il a été possible d'examiner un tarse de larve.

Il ressort de cette étude que tous les groupes de soies topographiquement distincts tels que décrits chez I.ricinus se retrouvent aux mêmes localisations pour chaque espèce (Pl.XXXI-XXXIV); des variations interviennent dans le nombre et la disposition des soies; leur taille relative au sein d'un groupe correspond à celle d'I.ricinus. Dans certains cas, la qualité de la conservation du matériel est suffisante pour laisser voir des pores ou des rainures longitudinales à la surface des soies. La nomenclature utilisée est celle d'I.ricinus.

dI : ce groupe est constitué de 2 paires de soies chaétiques. Les 2 soies les plus longues sont situées distalement par rapport aux 2 autres et ont des pores (visibles chez I.lividus, I.canisuga, I.arboricola et la larve d'I.trianguliceps (chez cette dernière, ce groupe est formé de 2 soies)). Ce groupe est flanqué de part et d'autre de soies correspondant à a1,5 et p1,5 (Pl.XXXI,A,B).

dII : ce groupe est constitué de 6 soies basiconiques de silhouettes différentes (Pl.XXXII,A; XXXIV,A) (5 chez la larve d'I.trianguliceps) et dont la disposition diffère quelque peu de celle d'I.ricinus (Pl.II,A). Ce nombre n'a pu être vérifié chez I.canisuga.

C : il a été possible de voir 4 soies à pores à l'intérieur de la capsule de la larve d'I.trianguliceps (Pl.XXXIV,A). Le contenu des capsules des autres individus n'est pas accessible.

dIII : ce groupe est formé de 5 (I.arboricola, Pl.XXXIII,A; I.lividus,

Pl.XXXII,A; I.canisuga, Pl.XXXI,D) ou 6 (I.hexagonus, Pl.XXXI,A; I.trianguliceps, Pl.XXXIV,C) soies chaétiques, dont la disposition diffère de celle d'I.ricinus; cependant les 2 soies les plus longues sont disposées l'une sur le bord latéral postérieur du groupe, et l'autre sur le bord latéral antérieur. La première possède des rainures longitudinales, visibles chez I.lividus, I.hexagonus, I.trianguliceps, alors qu'aucune n'est discernable sur la deuxième. Les 3 ou 4 autres soies ont des rainures longitudinales que l'on voit chez I.lividus (Pl.XXXII,A), I.hexagonus et I.trianguliceps.

dIV : ce groupe pourrait compter 2 paires de soies chaétiques chez I.arboricola, 3 chez I.canisuga, I.lividus, I.trianguliceps, et 4 chez I.hexagonus.

aI et pI : en comparant les vues des faces latérales antérieures et dorsales, et en admettant que la chaétotaxie des faces latérales antérieures et postérieures est symétrique, comme c'est le cas chez I.ricinus, on peut dire que les groupes aI et pI sont constitués de 5 soies chaétiques aux mêmes emplacements que celles d'I.ricinus, chez I.hexagonus, I.trianguliceps, et I.canisuga, et d'au moins 4 soies chez I.arboricola et I.lividus, un doute subsistant quant à la présence de aI,2 ou aI,3 et pI,2 ou pI,3.

aII et pII : ces groupes pourraient être constitués de 3 soies chaétiques chez I.arboricola, I.trianguliceps, 4 chez I.canisuga, I.lividus, et 6 chez I.hexagonus.

vI et vII : ces groupes n'ont pas été examinés, mais d'après ce que l'on voit sur les prises de vue des faces latérales, ils ne semblent pas très différents de ceux d'I.ricinus. vI compterait 3 paires de soies chez ces 5 espèces; vII 4 paires chez I.lividus, I.trianguliceps, 5 paires chez I.canisuga, I.arboricola, et 6 paires chez I.hexagonus.

4. DISCUSSION

4.1 STRUCTURE ET FONCTION DES UNITES SENSORIELLES DU TARSE I

D'I.RICINUS.

L'inventaire des sensilles répartis le long du tarse I des 3 stades évolutifs d'I.ricinus révèle 15 types de soies structurellement différents et 1 type de fente sensorielle. Il a en outre été trouvé 2 dendrites longeant la glande tarsale et, chez la larve, des paires et un triplet de dendrites dépourvues de segment externe.

L'accent sera mis sur ce qui fait l'originalité des sensilles d'I.ricinus par rapport à ceux des autres Arthropodes.

4.1.1 Les soies sensorielles.

4.1.1.1 Les cellules enveloppantes, justification de leurs nomenclatures.

Les cellules enveloppantes sont nommées d'après leurs fonctions morphogénétiques : cellules trichogène, tormogène et thécogène. A défaut de ces connaissances, leur succession autour du faisceau de dendrites et leurs rapports avec l'espace lymphatique extracellulaire servent de critères. Chez les tiques, des études morphogénétiques n'existant pas, il est possible, pour nommer les cellules des sensilles du tarse I d'I.ricinus, de faire des hypothèses qui s'appuient sur les faits suivants.

a) Fonctions morphogénétiques.

La comparaison des Pl.XI,C et XXIII,F avec la figure 18, tirée d'une étude morphogénétique de Haupt et Coineau (1978), montre qu'une analogie certaine existe entre les cellules enveloppante d'un sensille tactile de l'Acarien Microcaeculus et celles de sensilles tactiles npA, npB, en particulier du sensille vl,6 de la larve d'I.ricinus.

On pourrait admettre que les cellules 1' et 2' de Microcaeculus (cellules thécogènes), responsables réciproquement de la sécrétion de la gaine et d'un dépôt de matériel supplémentaire autour de celle-ci, pourraient être analogues aux 2 cellules accompagnant les dendrites

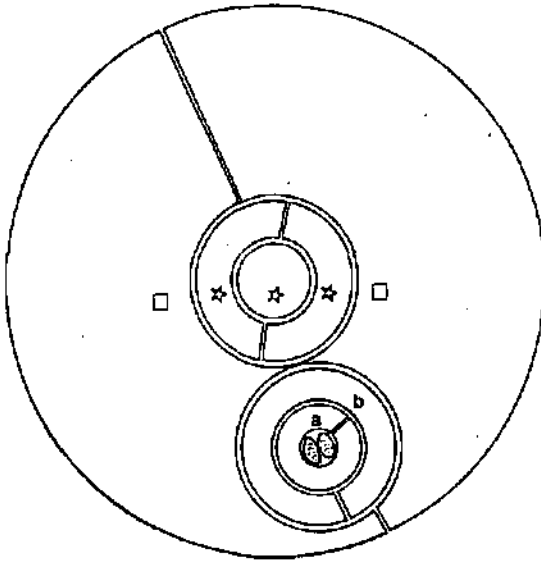


Fig. 18. Organisation des cellules enveloppantes dans un sensille tactile de la mite Microcaeculus. Coupe transversale au niveau de la région ciliaire des dendrites.

a et b : cellules participant à la formation de la gaine.

☆ : cellules trichogènes. Leur nombre est variable.

□ : cellules tormogènes, toujours au nombre de 2.

(modifié d'après Haupt et Coineau, 1978)

à fonction mécanoréceptrice d'I.ricinus, les cellules t et u.

La cellule v pourrait, étant donné sa localisation (comparaison des planches XI,C et XXIII,F), être analogue aux 3 cellules trichogènes de Microcaeculus, et les cellules w et w' aux cellules tormogènes.

Si l'on prolonge la comparaison aux sensilles des autres types, c'est-à-dire aux sensilles qui, outre un éventuel faisceau de dendrites tactiles, possèdent au moins un faisceau de dendrites non tactiles, on admettra que les cellules 2 (Pl.VIII,A) et a (Pl.XXI,D) sont des cellules thécogènes, et également les cellules 3 et b, bien que la gaine du faisceau non tactile soit moins épaisse que celle des corps tubulaires, et ouverte à son extrémité distale.

Le rôle des cellules 4 et 4', 5 et 5' est moins facile à cerner.

Les cellules 4 et 4', formant chacune un demi-cercle autour du faisceau de dendrites, pourraient être considérées, par comparaison avec Microcaeculus, comme des cellules tormogènes. Dans ce cas, quelle cellule jouerait-elle le rôle de la cellule trichogène? La cellule 3? C'est peu vraisemblable, d'autant plus que Stampfli (en préparation) a pressenti l'action de deux cellules dans la formation d'une soie wp-dw d'A.variegatum.

Si l'on considère que les cellules 4 et 4' sont des cellules trichogènes, on pourrait admettre que les cellules 5 et 5' ont alors fonctionné en tant que cellules tormogènes dans la formation de la partie proximale des soies.

Quant à la cellule i, aucune cellule analogue n'est visible chez Microcaeculus.

b) Intermue.

L'importance des cellules trichogènes et tormogènes des Insectes pendant l'intermue réside dans les échanges de substances qui peuvent avoir lieu entre l'hémolymphe et la lymphe de la cavité des sensilles, et dans le maintien d'un potentiel transépithélial.

La morphologie des cellules trichogènes (cellules 4 et 4') d'I.ricinus est comparable à celle des cellules trichogènes et tormogènes des Insectes : présence de microvillosités apicales, de réticulum endoplasmique, de mitochondries, de vésicules, ce qui permet de supposer qu'il existe aussi des échanges importants; en outre, le transport de K^+ de la cellule dans la cavité lymphatique n'est pas exclu. Cependant

la structure des cellules tormogènes (cellules 5 et 5') n'est pas comparable à celle des Insectes : les microvillosités sont absentes, et le contenu cellulaire est plus pauvre, ce qui indiquerait que son activité métabolique est plus faible. Cependant, cette cellule par des contacts étroits avec la cuticule pourrait au moins servir à isoler la cavité lymphatique de l'espace sous-cuticulaire.

Les cellules trichogènes (cellules v) et tormogènes (cellules w et w') des sensilles tactiles n'ont pas de microvillosités ou de très rares (Pl.XI,D) et leur cytoplasme est pauvre. Leurs fonctions sont inconnues pendant cette période.

Les fonctions connues des cellules thécogènes des Insectes, sécrétion de la gaine pendant la période morphogénétique, et vraisemblablement sécrétion de la lymphe de la cavité lymphatique interne pendant la période intermue, ne se retrouvent pas telles quelles chez L.ricinus où 3 cellules entrent en ligne de compte.

Les cellules 2 et 3 seraient des cellules thécogènes, à fonction indéterminée pendant la période intermue; la sécrétion de la lymphe pourrait alors être le fait de la cellule 1, ou cellule interne à microvillosités, qui constitue le fond de la cavité lymphatique interne. La structure de cette cellule est comparable à celle des cellules 4 : microvillosités, mêmes types d'organelles, bien que moins nombreuses.

Le rôle des cellules thécogènes a, b et t, u des dendrites mécanosensibles est inconnu; leur cytoplasme est pauvre, il n'y a pas de microvillosités; cela ne parle pas en faveur d'un métabolisme élevé.

c) Résumé.

On admettra donc pour le moment que les dendrites sont accompagnées des cellules suivantes :

- dendrites autres que mécanosensibles :
 - . cellule accessoire 1 = cellule interne à microvillosités.
 - . cellules enveloppantes 2 et 3 = cellules thécogènes.
 - . cellules enveloppantes 4 et 4' = cellules trichogènes.
 - . cellules enveloppantes 5 et 5' = cellules tormogènes.
- dendrites mécanosensibles des sensilles à fonction bi-ou multimodale :
 - . cellules enveloppantes a et b = cellules thécogènes.

- dendrites mécanosensibles des sensilles à fonction unimodale :
 - . cellules enveloppantes t et u = cellules thécogènes.
 - . cellule accessoire v = cellule trichogène.
 - . cellules enveloppantes w et w' = cellules tormogènes.

Les cellules a et b n'interviendraient donc pas dans la morphogénèse des soies à fonction bi-ou multimodale. Le faisceau composé des dendrites mécanosensibles et des cellules enveloppantes est indépendant de l'autre faisceau, ce qui pourrait faire penser que les cellules-mères sont distinctes.

La cuticule des soies d'I. ricinus serait déposée par les 2 cellules trichogènes 4 et 4', et celle de la base par les 2 cellules tormogènes 5 et 5'.

d) Nombre de cellules enveloppantes.

Parmi les Mandibulates, les Myriapodes Chilopodes possèdent 3 cellules enveloppantes à mêmes fonctions que celles des Insectes (Ernst, 1979, 1981, 1983; Keil, 1976). Les cellules accessoires des sensilles des Crustacés sont plus nombreuses et encore mal connues; ces enveloppes peuvent être constituées de 2 cellules accolées sur l'une de leurs faces (Crouau, 1978; Guse, 1978), ou de plusieurs couches de cellules concentriques (Guse, 1978, 1979; Rieder et Spaniol, 1980). Il n'est pas mentionné de microvillosités ou de cavité lymphatique externe.

La répartition des fonctions (secrétion des gaines par 1 ou 2 cellules distinctes par faisceau, et limitation de la cavité lymphatique interne par une cellule interne à microvillosités) telle qu'on la trouve chez I. ricinus n'est pas habituelle chez les Mandibulates. Par contre il semble que chez Polyxenus lagurus, Diplopode, la gaine soit formée par la cellule enveloppante II distincte de la cellule à microvillosités (Nguyen Duy-Jacquemin, 1981). Cette répartition serait fréquente, peut-être est-ce la règle, chez les Chélicérates.

Chez Limulus polyphemus (Hayes, 1971) il existe 1-3 cellules internes à microvillosités qui secréteraient la lymphe baignant les dendrites; la gaine pourrait être formée par l'une des 2 cellules concentriques suivantes.

Des sensilles d'Arachnides, tels que Araneus, Lycosa (Foelix et Chu Wang, 1973ab), sont accompagnés de 3 cellules enveloppantes dont

la fonction n'est pas décrite. Cependant pour l'un des sensilles de l'organe tarsal d'A. diadematus (Foelix et Chu Wang, 1973b), il semble, au vu des photographies 25a, 26ab, qu'il pourrait y avoir une cellule interne à microvillosités distincte de la cellule suivante (cellule thécogène?). Chez Ciniflo (Harris et Mill, 1973), il existe 4 cellules enveloppantes, dont une cellule interne à microvillosités et une cellule thécogène. Cette dernière description est reprise pour des Scorpions par Foelix et Schabronath (1983). Toutes les dendrites du sensille, qu'il s'agisse de dendrites mécano-et (ou) chémosensibles, se trouvent dans un seul faisceau.

Mais chez Gluvia dorsalis (Solifugae) (Haupt, 1982), les dendrites mécanosensibles forment un faisceau distinct de celui des dendrites chémosensibles. Celui-là est entouré de 2 cellules thécogènes concentriques, et celui-ci d'une cellule thécogène et de plusieurs cellules trichogènes et tormogènes non concentriques; une cellule interne à microvillosités n'est pas mentionnée.

Il faut s'attendre à ce que la succession des cellules enveloppantes, telle que décrite ici pour les sensilles du tarse I. d'I. ricinus, ne soit pas valable pour des sensilles d'autres localisations ou pour d'autres espèces de tiques. En effet, ce schéma ne correspond pas à celui des sensilles à fonctions bi-ou multimodales d'A. americanum (Foelix et Chu Wang, 1972; Chu Wang et Axtell, 1973), où 2 cellules, non concentriques, sont communes aux 2 faisceaux, et où le nombre des autres cellules est différent. La même remarque est aussi valable pour l'orientation des corps tubulaires; dans l'exemple ci-dessus, leur orientation diffère de 1/4 tour de celle d'I. ricinus.

La présence de deux faisceaux distincts, ou plus, innervant un sensille, se trouve dans 2 situations différentes. Il s'agit soit de faisceaux de dendrites non mécanosensibles, chacun d'eux étant accompagné par la cellule thécogène habituelle et par une cellule trichogène, le tout enveloppé par une cellule tormogène commune; la cavité lymphatique externe est aussi commune (Steinbrecht et Müller, 1976); Chu Wang et Axtell, 1971; Nguyen Duy-Jacquemin, 1981); un phénomène comparable existe pour le sensille dI,2 d'I. ricinus, innervé par 2 faisceaux de dendrites, chacun accompagné des cellules trichogènes et thécogènes habituelles, et le tout enveloppé des 2 cellules tormogènes. Soit il s'agit alors de 2 faisceaux de dendrites de modalités diffé-

rentes, dont l'un est mécanosensible. Chacun des faisceaux est accompagné des cellules thécogènes habituelles, et le faisceau non tactile des cellules trichogènes et tormogènes, tel que cela existe chez I. ricinus et G.dorsalis (Haupt,1982).

Avec la présence de 2 faisceaux, ou plus, le nombre de cellules formatives de la soie (trichogènes) est élevé; ce nombre augmenté de cellules trichogènes est-il justifié par une morphogenèse différente de la soie?

Il n'y a pourtant pas d'évidence que la soie d1,1 soit différente de la soie d1,2. Ou cela peut-il avoir un rapport avec les échanges de substances qui ont lieu entre l'hémolymphe et la lymphe de la cavité du sensille. L'absence de cellule trichogène autour des dendrites tactiles indique-t-elle que ces dendrites ne fonctionnent pas d'après le même modèle que les autres dendrites?

4.1.1.2 Les dendrites.

La structure des cellules sensorielles des tiques est une structure classique d'Arthropodes (Hess et Vlimant,1982), ainsi en est-il pour I.ricinus.

Chaque cellule ne se modifie qu'en un cil, sauf une dendrite (sur les 2 ou 4 présentes) de 3 sensilles de types différents : pI,5, dIII,1 et dII,3, qui se divise en 2 régions ciliaires. Ce fait est fréquent chez les Crustacés et les Myriapodes, où, selon les cas, une, plusieurs ou la totalité des dendrites d'un sensille se modifient en 2 cils (Altner et Thies,1976; Crouau,1978; Guse,1979; Ernst, 1981,1983; Haupt,1970; Nguyen Duy-Jacquemin,1981); il est exceptionnel chez les Insectes, - quoique chez Carausius morosus 1-3 neurones, sur les 3 ou 4 présents, possèdent 2 cils (Altner et al,1978) - sauf chez les Collembolés (Altner et al,1983; Altner et Thies,1973,1976) et les Diploures (Juberthie-Jupeau et Bareth,1980). De tels faits n'ont pas été mentionnés chez les Chélicérates, sauf esquissés par Hess et Vlimant (1983,a).

L'apparition des corps basaux, ainsi que la transformation des dendrites en cils modifiés coïncident pour toutes les dendrites du sensille, y compris les corps tubulaires qui occupent pourtant un faisceau de cellules différent. Le nombre de microtubules de la base du cil modifié n'est jamais fortement augmenté par rapport au nombre de microtubules de la région ciliaire. Il n'existe en fait

pas de différence frappante d'un cil à l'autre, quelles que soient leurs modalités, si ce n'est leur longueur; certains cils se terminent à la base de la soie, d'autres le long de la soie ou à son extrémité distale. Les corps tubulaires forment une autre catégorie.

La structure des corps tubulaires a été décrite par Foelix et Axtell (1972), Foelix et Chu Wang (1972), Roshdy et al (1972), et Chu Wang et Axtell (1973). Ils sont toujours par paires, qu'il s'agisse de soies à fonction uni-ou multimodale, et leur orientation est constante d'un sensille à l'autre. L'extrémité distale de la gaine, plane, s'appuie à la base de la soie : du côté dorsal de toutes les soies des faces latérales et ventrales, du côté postérieur des soies de la face dorsale antérieure, et du côté antérieur des soies de la face dorsale postérieure. Il semble ainsi que toutes les soies d'une face où tous les corps tubulaires sont orientés de la même façon, devraient être sensibles à des stimuli de même direction.

4.1.1.3 L'épicuticule.

La morphologie des couches épicuticulaires (L1, L2 et L3) telle que décrite par Steinbrecht et Müller (1976) pour Cimex lectularius se retrouve pour les soies de mêmes types d'I. ricinus, où leur fonction est probablement identique, c'est-à-dire conduire les molécules stimulantes de leur lieu d'impact sur la soie à l'ouverture des pores. Les couches L4, L5 et L6, bordant la cavité lymphatique interne, existent aussi chez I. ricinus, mais leur fonction n'est pas définie.

4.1.1.4 Les différents types de soies, leur structure et leurs fonctions.

Le résumé de la structure des 15 types de soies fait l'objet du chapitre 3.2.2.6 et du tableau 3.

Il s'agit maintenant de caractériser chacun de ces types pour les comparer avec ceux des autres Arthropodes (en particulier les Insectes), en considérant les éléments nécessaires à la conduction (l'appareil cuticulaire) et à la transduction (les dendrites, les cellules enveloppantes et les cavités lymphatiques). L'accent, en général, est mis sur les 2 premiers éléments, les cellules enveloppantes et les cavités lymphatiques étant moins considérées. Il semble pourtant que les différences qui existent dans la structure de ces cellules (leur volume, le contenu en organelles, la présence

ou l'absence de microvillosités, le volume des cavités lymphatiques) puissent être un reflet de leurs activités (Hallberg, 1979), en particulier de leurs échanges de substances, et que cela pourrait se faire remarquer dans le fonctionnement.

Les fonctions de ces soies, telles que démontrées électrophysiologiquement ou présumées, d'après leurs structures, à l'exception des soies de types wp-sw C, wp-sw D et ts, ont déjà été discutées par Hess et Vlimant (1982, 1983ab, 1986), et seront reprises ici pour mémoire.

Types wp-sw.

a) Structure. Les sensilles wp-sw sont caractérisés par la présence de pores obturés par un bouchon, caractéristique commune aux Acariens (Hess et Vlimant, 1982) et par une augmentation du volume, par rapport aux autres sensilles, des cellules trichogènes (une remarque semblable est due à Altner et Thies (1972), pour un Collembole), et des cavités lymphatiques externes et internes (également remarquée par Blaney (1977) pour Locusta migratoria), particulièrement frappantes pour les sensilles dl,1, dl,2 et C,7.

Le nombre de pores par unité de surface ne semble pas différer de ce que l'on trouve chez les Insectes (5-100 pores / μm^2); par contre leur diamètre est plus important : 100 nm, plutôt que 10 nm (Ernst, 1969; Meinecke, 1975; Steinbrecht et Müller, 1976) chez de nombreux Insectes et Admetus pumilio (Amblypigi) (Beck et al., 1974).

Les bouchons, au-dessous desquels se trouve le diaphragme d'où partent les pore-tubules, sont à une distance estimée à 100 nm de la surface de la soie. La structure des pores de toutes les soies wp-sw est la même. Il n'a pas été possible de mettre en évidence avec certitude une différence de profondeur et de diamètre des pores, ou de taille des bouchons, comme chez A.variegatum (Hess et Vlimant, 1982).

L'épaisseur de la paroi, la longueur des canaux radiaires et le volume des pores ne seraient pas des structures spécifiques de la modalité de la soie. Les pores sont de volume identique pour toutes les soies wp-sw, et la longueur des canaux radiaires dépend de l'épaisseur de la paroi. Celle-ci, de même que la présence ou l'absence d'un socle flexible et d'une membrane articulaire pourraient être dépendants de la situation de la soie sur le tarse.

Les soies dI,1 et dI,2, les plus apparentes, sont probablement les plus exposées aux chocs, et seraient protégées par une cuticule épaisse et un socle flexible; la soie dII,1 est probablement moins exposée, une membrane articulaire, et une cuticule d'épaisseur irrégulière suffisent pour la protéger. La soie C,1, à cuticule irrégulière, est plus exposée que les soies C,2 - C,7 à cuticule fine, protégées par la capsule.

L'innervation des soies wp-sw par plus d'un faisceau de dendrites, comme la soie dI,2, se retrouve chez des Insectes (Chu Wang et al, 1975; Harbach et Larsen, 1976; Steinbrecht et Müller, 1976) et chez des tiques Metastriata (Hess et Vlimant, 1982). Ce type d'innervation multiple ne se retrouve apparemment pas pour d'autres types de sensilles. Chez les tiques, on expliquerait ceci par la combinaison, au cours de l'évolution, de plusieurs soies (Hess et Vlimant, 1986). Chez I. ricinus, une explication semblable ne peut être apportée, car on ne connaît pas encore la structure des soies d'autres tiques du groupe des Prostriata.

b) Fonction. Il s'agit de sensilles à fonction essentiellement olfactive (en particulier pour les alcools à chaîne courte, Altner et al (1977)), et probablement thermosensibles (Altner et Prillinger, 1980; Altner et al, 1983). Aucun critère morphologique ne permet de distinguer dans une soie une dendrite d'une autre, alors qu'elles ont certainement des modalités différentes.

1) wp-sw_A. Chez A. variegatum les sensilles de ce type répondent aux acides carboxyliques à courte chaîne et aux aldéhydes correspondants, au 2,6-dichlorophénol et à des extraits de phéromones (Hess et Vlimant, 1980; Waladde, 1982; Schöni et al, 1984). Chez A. americanum et Rhipicephalus appendiculatus ce type de sensilles répond au 2,6-DCP (Haggart et Davis, 1981; Waladde, 1982).

2) wp-sw_B. Les sensilles de ce type se trouvent dans la capsule. Malgré l'accessibilité réduite, il a été possible de mettre en évidence au moins 1 cellule sensible aux vapeurs de méthyl-salicylate et une cellule thermo-hygro sensible (sensible au chaud) chez A. variegatum (Blendermann, en prép.); Sinitzina (1974), chez Hyalomma asiaticum, a montré une sensibilité de ces sensilles à des odeurs de souris blanches, de respiration humaine.

On peut cependant se demander quelle est la modalité des soies

C,2, C,3 et C,4, étant donné que des prolongements des cellules enveloppantes forment une couche cytoplasmique contre la face interne de la cuticule obturant les pores; il n'y a pas d'évidence que les pore-tubules ne soient pas contenus dans ces cellules. Cela se trouve aussi chez A.variegatum (Hess et Vlimant,1982).

3) wp-sw_C. Dans ce travail, on a montré que dans un sensille de ce type, un neurone ou un groupe de neurones sont sensibles au 2,6-OCP. En outre, ce type de sensilles semble présenter une certaine sensibilité pour les aldéhydes carboxyliques.

4) wp-sw_0. Aucun réactif n'a encore été testé sur ce type de sensilles.

Il semble donc que les sensilles de type wp-sw de tiques, au moins d'Ixodidae, soient sensibles à des substances entrant dans la composition de phéromones et à la chaleur.

Types wp-dw.

a) Structure. La structure de l'appareil cuticulaire des sensilles wp-dw C est comparable à celle que l'on trouve le plus communément chez les Insectes (Lambin,1973; Chu Wang et al(1975); Harbach et Larsen, 1976; Steinbrecht et Müller,1976) avec la différence que les rainures longitudinales sont interrompues par endroits. Les sensilles d'insectes sont innervés par 2-5 neurones, dont les dendrites, non ramifiées, atteignent l'extrémité distale de la soie; les sensilles wp-dw C d'I.ricinus sont innervés chacun par 3 neurones; les 3 dendrites de dII,6 et 2 de dII,5 en atteignent l'extrémité distale, la 3^e de dII,5 ne dépassant pas la base de la soie. Les cellules enveloppantes n'ont rien de particulier.

Extérieurement, les sensilles wp-dw A et wp-dw B ne se distinguent pas les uns des autres. La structure de l'appareil cuticulaire et le nombre de dendrites permettent une nette distinction : en coupe transversale la section des canaux longitudinaux (groove-canal) est de 140-250 nm chez les premiers, et de 80-120 nm chez les seconds; le diamètre des canaux radiaux est respectivement de 70-170 nm, et de 70-100 nm. Les premiers sont innervés par 1 ou 2 dendrites, les seconds par 3 ou 5 et 2 corps tubulaires. Ces 2 types n'ont apparemment pas d'équivalent chez les Insectes. Ils se distinguent du type habituel par un nombre réduit de rainures (2-5, plutôt que 10-25), par l'absence de communication entre les sinus de la cavité lymphati-

que externe de la soie, par l'importance des canaux longitudinaux (20 nm chez les Insectes), le diamètre des canaux radiaux (20 nm chez les Insectes) et le diamètre de la lumière de la cavité lymphatique interne de la soie (environ 1/3 du diamètre de la soie, 1/4 à 1/5 chez les Insectes) dans laquelle les dendrites sont aussi moins serrées. Celles-ci atteignent l'extrémité distale de la soie sauf pour les soies innervées par 5 neurones, où 2 d'entre elles s'arrêtent au-dessus de la base de la soie.

L'innervation de sensilles wp-dw par des corps tubulaires est inconnue chez les Insectes.

Les volumes occupés par les cellules enveloppantes et par la cavité lymphatique externe sont moins importants que ceux des sensilles wp-dw C; la cellule enveloppante 3 est plus développée au niveau de la région ciliaire, et son cytoplasme est pauvre.

b) Fonction. Il s'agit soit de sensilles à fonction uniquement olfactive, sensibles en particulier aux acides gras à courte chaîne, soit olfactive et thermosensible (une cellule est sensible à la baisse de la température) (Altner et al, 1981).

5) wp-dw_A. Chez R. sanguineus (Haggart et Davis, 1980), une sensille de ce type répond à des vapeurs de NH_3 , et probablement aussi à la chaleur, et est insensible au 2,6-DCP.

6) wp-dw_B. Les sensilles de ce type possèdent 2 corps tubulaires; ils ont certainement de ce fait, en plus des fonctions présumées, une activité de mécanorécepteurs.

7) wp-dw_C. Chez R. sanguineus (Haggart et Davis, 1980), les sensilles de ce type répondent à des vapeurs de NH_3 .

Types tp et ts.

a) Structure. Les sensilles à fonction bi-ou multimodale, à ouverture (sub)-terminale, innervées par 4-12 neurones dont les dendrites non ramifiées atteignent le plus souvent l'extrémité de la soie, se retrouvent chez de nombreux Arthropodes (Insectes, Crustacés, Myriapodes, Arachnides). Le type tp A et le type ts (associé au premier, étant donné leur grande ressemblance), dont les lumières sont divisées en 2 canaux, appartiennent à la variante la plus courante (voir Gaffal, 1979; Foelix et Schabronath, 1983). Des sensilles semblables à ceux

de type tp B, où la gaine, contenue dans la cavité lymphatique externe ne se confond à la cuticule de la soie qu'à l'extrémité distale, sont moins fréquents (Hallberg, 1979; Klein, 1981).

Les sensilles de type tp A sont innervés, outre par les 2 corps tubulaires, par 3 - 5 neurones selon leur situation sur le tarse, et les sensilles de type ts par 4 neurones. Les dendrites ne sont pas ramifiées, et dans chaque cas, 3 d'entre elles atteignent l'extrémité distale de la soie, les autres s'arrêtant bien plus bas. Les sensilles pl,5 de type np A, dlII,1, de type ts, sont innervés par 4 neurones, dont l'un se divise en 2 structures ciliaires, rétablissant ainsi le nombre de 5 dendrites. Si ce n'est la structure de l'appareil cuticulaire de la région distale du segment externe, les sensilles de type np A et ts sont identiques aux sensilles wp-dw A : même nombre de dendrites (3 ou 5), dont 3 atteignent l'extrémité distale, cellules enveloppantes présentant les mêmes caractéristiques. Peut-être ont-ils des fonctions communes?

Les sensilles tp B sont innervés par 2 corps tubulaires et 4 dendrites non ramifiées atteignant l'extrémité distale de la soie dotée d'un pore minuscule. Le fin réseau de canalicules parcourant la cuticule de la soie est particulièrement dense, surtout à l'extrémité distale. Ce type de soie se distingue aussi des autres par la succession des cellules enveloppantes 1, 2, 3, 4 et 5 qui ne se retrouve pas telle quelle. Les cellules 1 et 2 sont présentes. Les villosités bordant l'apex de la cellule 3 laissent supposer que son rôle est différent de celui des autres sensilles, de même que les cellules 4 et 4' dépourvues de microvillosités et qui s'arrêtent avant la cellule 3.

b) Fonction.

B,9) Sensilles tp A et ts. Ils ont une fonction présumée de chémorécepteur de contact (Altner et Prillinger, 1980). Des sensilles tp A de R. appendiculatus sont probablement sensibles aux baisses de température (Waladde et al, 1981); chez H. asiaticum, ils sont sensibles au NaCl et à l'eau (Balashov et al, 1976). Aucun réactif n'a été testé sur des sensilles ts.

La similarité de structure des sensilles wp-dw A, wp-dw B, et tp A et ts est remarquable. Les sensilles wp-dw A sont innervés par 1 ou 2 dendrites qui atteignent l'extrémité distale de la soie

et sont apparemment de même structure. S'il s'agit de soies unimodales, c'est-à-dire ici à fonction de chémorécepteur, on pourrait envisager que les 3 dendrites des sensilles wp-dw B, atteignant l'extrémité distale de la soie, et indiscernables les unes des autres, auraient aussi une fonction de chémorécepteur (olfactif). Par analogie et à plus forte raison, les 3 dendrites atteignant l'extrémité, donc les pores, des soies tp A et ts seraient des chémorécepteurs (de contact). Les autres dendrites, plus courtes, des soies à 4 ou 5 neurones, auraient une autre fonction (par exemple de thermorécepteurs).

10) tp B. Ces sensilles ont probablement aussi une fonction de mécanorécepteur, étant donné la présence des corps tubulaires; la fonction des 4 autres neurones est inconnue.

Types np.

Il faut considérer les soies, dont la lumière réduite est dépourvue de dendrites (types np A et np B) et les soies dont la lumière contient des dendrites (types np C, np D et np E).

11, 12) Sensilles np A et np B. Ces soies, au socle flexible et innervé par 2 corps tubulaires, sont des soies tactiles dont la structure externe n'offre rien de particulier; les soies np B ne sont pas discernables des soies tp A.

L'innervation multiple des soies tactiles, tous les corps tubulaires étant contenus dans une gaine unique, semble être une caractéristique des Arachnides, de même que le point d'appui de la gaine sous la base de la soie, plutôt que latéralement, comme chez les Insectes.

L'innervation double se trouve chez des Acari, tels Microcaeculus (Haupt et Coineau, 1975), A. variegatum (Hess et Vlimant, 1983b) et autres tiques. Une innervation triple et une quadruple sont mentionnées pour des Araignées (Foelix et Chu Wang, 1973a) et septuple chez des Scorpions (Foelix et Schabronath, 1983).

Un cas extrême est celui des trichobothries d'un Myriapode Scutigera immaculata (Haupt, 1970) dans lesquelles 16 cellules sensorielles sont disposées en cercle autour d'une cavité lymphatique externe, chaque cellule se divisant en 2 corps tubulaires contenus dans une gaine.

La succession des cellules enveloppantes, telle que discutée au

chapitre 4.1.1.1 est différente de celle que l'on trouve pour tous les autres types de sensilles, alors que chez les Insectes, les cellules enveloppantes des soies tactiles ne diffèrent pas de celles des autres types. On remarque en particulier l'absence des microvillosités et des cavités lymphatiques habituelles. Cela a probablement une incidence sur le fonctionnement des cellules sensorielles.

13, 14, 15) np_C, np_D et np_E. Le point commun à ces 3 types de soies est le contact étroit qu'il existe entre la ou les régions distales du segment externe des dendrites et la paroi de la cavité lymphatique interne.

Certaines caractéristiques de la structure de l'appareil cuticulaire et des dendrites des types np D et np E sont comparables à celles des Insectes (Altner et al, 1981, 1983; Steinbrecht et Müller, 1976)

- Petite taille, inférieure à 10 μ m.
- Socle inflexible (la présence d'une lame articulaire pourrait conférer une certaine souplesse aux soies, comme protection contre les atteintes mécaniques).
- Dans certains cas, la gaine est en continu avec la couche interne dense de la lumière (np E).
- ces sensilles sont innervés par 2-4 neurones, dont 2 dendrites occupent la lumière jusqu'au bout, et les autres s'arrêtant à la base et pouvant être modifiées (les 3 dendrites innervant les sensilles np D et np E occupent la lumière jusqu'au bout, sauf 1 dendrite des np E qui s'arrête au niveau du rétrécissement de la soie).
- La lumière de la soie est entièrement remplie par les dendrites (un petit espace est visible entre les dendrites des sensilles np D et np E).
- Au niveau ciliaire, les cavités lymphatiques externes et internes ont une taille normale (la cavité lymphatique des soies np D et np E est inexistante, car l'espace est occupé par les lamelles des cellules enveloppantes).
- Les cellules enveloppantes, en particulier la cellule thécogène, forment parfois des replis (pour les soies np D et np E, il s'agit vraisemblablement des cellules trichogènes et tormogènes).

Une particularité des sensilles np de Collemboles (Altner et al, 1983) se retrouve pour le sensille np D : une des deux cellules sensorielles possède 2 segments dendritiques externes.

Le type np des Insectes est un type fondamental adapté à l'hygro-thermoréception, où les dendrites occupant la lumière seraient des hygrorécepteurs antagonistes (humide/sec), et l'une des dendrites de la base répondrait aux baisses de température. Comme aucun réactif n'a été testé sur les sensilles np D et np E, on peut seulement supposer qu'il s'agit d'hygrorécepteurs (il n'y aurait pas de thermorécepteurs, étant donné l'absence de dendrites à la base de la soie).

L'absence de microvillosités et de cavité lymphatique externe pourrait avoir une incidence sur le fonctionnement des cellules sensorielles.

Les sensilles np C semblent ne pas se retrouver chez d'autres groupes d'Arthropodes. Ils diffèrent des précédents par leur taille, nettement supérieure à 10 µm, et la présence de mécanorécepteurs, et par l'aspect habituel, bien que réduit, des cellules enveloppantes à microvillosités et de la cavité lymphatique externe.

Ces sensilles sont innervés par 1 ou 2 dendrites; l'une d'elles atteint l'extrémité distale de la soie avec laquelle elle est en contact étroit; la seconde, lorsqu'elle est présente, s'arrête peu au-dessus de la base de la soie. Hess et Loftus (1984) ont montré qu'il s'agit de thermorécepteurs antagonistes.

4.1.1.5 Résumé.

Les sensilles d'I. ricinus ont des caractéristiques communes à différents Arthropodes.

- 1) Les sensilles des types wp-dw C, tp A, tp B, ts. np A, np B, np D et np E, et les pore-tubules des sensilles wp-sw sont caractéristiques des Arthropodes, en particulier des Insectes, qui est la classe la mieux étudiée.
- 2) L'innervation multiple des sensilles à fonction tactile uni-ou multimodale, la localisation de la gaine des corps tubulaires par rapport à la base de la soie, la présence d'une cellule interne à microvillosités distincte de la cellule thécogène et la distinction du faisceau de dendrites mécanosensibles du faisceau non mécanosensible sont des caractéristiques propres aux Chélicérates.
- 3) Le diamètre des pores et les bouchons des sensilles wp-sw, les cellules enveloppantes des sensilles tactiles, les neurones mécanosensibles étant toujours pas paires sont des caractéristiques propres aux Acariens.

4) Les sensilles wp-dw A, wp-dw B et np C semblent n'appartenir qu'aux Ixodidae.

5) Les points suivants n'ont, semble-t-il, pas été mentionnés ailleurs :

- Les types de sensilles wp-sw C, wp-sw D et ts.
- Les différences de structure entre les sensilles wp-dw A et wp-dw B.
- La succession des cellules enveloppantes des sensilles à fonction multimodale.

4.1.2 Les fentes sensorielles.

La définition de Barth (1981) présente d'une manière générale la structure des détecteurs de tension dans l'exosquelette comme étant "des trous dans la cuticule recouverts d'une fine membrane à laquelle est attachée la dendrite d'une cellule sensorielle". Cette définition s'applique aux 2 fentes sensorielles du tarse I d'I. ricinus.

La structure de ces 2 sensilles a des points communs avec celle des sensilles campaniformes des Insectes, et surtout avec celle des fentes sensorielles des Arachnides (Barth, 1976, 1981) :

- La longueur de la fente qui peut atteindre 200 μm , pour une largeur de 1-2 μm .
- La couverture de la fente par une membrane épicuticulaire, à courbure concave.
- Le segment externe des dendrites contenu dans une gaine et se terminant par un corps tubulaire.

Il y a également des différences :

- Chez I. ricinus toute l'épaisseur de la cuticule de la patte est fendue sur toute la longueur de la fente, et non pas seulement l'exocuticule. La fente est élargie au niveau du segment externe des dendrites pour former un canal, alors que chez les araignées une cavité en forme de cloche existe dans la mésocuticule et l'endocuticule à cet endroit.
- Chez I. ricinus la membrane de couverture contient un coussin de substance plus ou moins homogène, plus épais à l'extrémité distale du canal.
- L'extrémité distale de la gaine des corps tubulaires est plate et seule celle-ci est en contact avec la cuticule par l'intermédiaire de

projections denses; le septum lamellé relie la cuticule de la fente à la gaine des dendrites. Chez les araignées, l'extrémité distale de la gaine est arrondie et est en contact sur une longueur de 1 μm environ avec la membrane de couverture et les couches cuticulaires voisines.

- Les fentes sensorielles d'I. ricinus, comme toutes ses sensilles tactiles, sont innervées par 2 dendrites.

Aux analogies de structure pourraient correspondre des analogies de fonctionnement. Ainsi le principe de la conduction du stimulus, soit la transmission de la déformation de la cuticule de la fente à la membrane de couverture et aux dendrites serait applicable. (Barth, 1981).

La fonction de ces fentes serait semblable à celle des fentes sensorielles des Arachnides, c'est-à-dire la mesure de tensions d'origines différentes agissant sur la cuticule, telles celles produites par l'activité musculaire, la pression de l'hémolymphe, les vibrations du substrat, la position des segments des pattes. Leur localisation ferait penser qu'elles transmettent des informations sur les pressions exercées dans la cuticule par la position de l'articulation tarse/métatarse. Barth (1976, 1981) a montré que la déformation de la fente est maximale lorsque la contrainte est appliquée perpendiculairement à son axe, et que la compression de la fente est le stimulus conduisant à une réponse nerveuse. Dans ce cas, on pourrait admettre que l'organe de la face dorsale répondrait à l'extension de la patte, et celui de la face ventrale à sa flexion, chaque mouvement comprimant l'une ou l'autre de ces fentes.

Des structures semblables à celles décrites ici ont été découvertes peu après par Hess et Vlimant (1984) chez A. variegatum.

4.1.3 Les dendrites de la glande tarsale.

La première description partielle de la glande tarsale et de la fibre nerveuse qu'elle contient est due à Foelix et Axtell (1972) qui décrivent une relation entre la glande et l'organe de Haller. Leonovich (1976) montre qu'elle en est indépendante et que les structures collaires qu'elle contient sont caractéristiques d'organes sensoriels.

Cette paire de dendrites, dont les segments externes sont contenus dans une gaine, longe la lumière de la glande tarsale pour atteindre la cavité du pulvillus. Ni la région distale de leur segment externe, ni les éventuelles structures cuticulaires associées n'ayant été observées, la modalité de ces structures nerveuses reste hypothétique. Cependant Zolotarev et Elizarov (1964), lors d'expériences sur le comportement d'I.persulcatus en présence de substances repoussantes, suspectent qu'une fonction de chémorécepteur de contact est localisée au pulvillus. Il ne serait alors pas invraisemblable que ces dendrites soient liées à cette fonction. Cependant, si l'on considère les cellules enveloppantes, on ne voit pas de ressemblance avec celles des sensilles tp et ts, car il y a absence de cavité lymphatique externe, présence de 2 cellules enveloppantes seulement, la cellule interne étant la cellule thécogène, et présence d'une cavité lymphatique interne réduite. On voit donc davantage de ressemblance avec les cellules enveloppantes des corps tubulaires des soies multi-modales. Il pourrait peut-être s'agir de mécanorécepteurs?

4.1.4 Remarques au sujet du développement des cellules nerveuses et accessoires du stade larvaire au stade nymphal.

Aux observations faisant partie du chapitre 3.2.3 il faut ajouter celle concernant la transformation du sensille vi,6, de type npA chez la larve, en sensille tp A chez la nymphe. Cette observation montre que les cellules accessoires accompagnant cette soie au stade larvaire, non typiques des sensilles tactiles, devraient permettre la transformation de la soie larvaire en une soie tp A typique.

Les observations du chapitre 3.2.3 révèlent qu'une partie au moins des cellules sensorielles et enveloppantes de soies non présentes chez la larve, mais présentes chez la nymphe (dII,5 et dI,2, ainsi que probablement quelques sensilles tp), sont préexistantes au stade larvaire.

4.2 EVOLUTION DE LA CHAETOTAXIE ET DE L'INNERVATION DES SENSILLES
DU TARSE I D'I. RICINUS.

D'un individu à l'autre, le nombre des soies et celui des neurones les innervant sont presque constants. Les seules variations que l'on constate sont celles du nombre de soies np A et np B des groupes proximaux dIV, all, pII et vII des adultes (+ 2 soies) et celle du nombre total des neurones innervant l'ensemble des wp-sw B des nymphes (+ 1 neurone) et des adultes (+ 2 neurones). Le tableau suivant, qui met en évidence l'augmentation du nombre de soies et de neurones d'un stade à l'autre, est tiré du tableau 1.

Tableau 4. Types de sensilles touchés par une augmentation du nombre de neurones et, ou, du nombre de soies lors du développement.

type de soie	nymphe		n	s
	n	s		
wp-sw B	10-11	3	1-4	0
wp-sw C	11	1		
wp-dw A	2	2		
wp-dw C	3	1		
tp A	3*	1	24*	6
np A	6	3	24-32	12-16
np B	8	4	20-28	10-14
np C	1*	1	1	0

n = nombre de neurones supplémentaires par rapport au stade précédent.

s = nombre de soies supplémentaires par rapport au stade précédent.

* = non compris les 2 neurones tactiles de chaque soie.

Bien qu'aucun groupe topographique ne possède encore le lot complet de soies, les 15 types sont déjà représentés au stade larvaire. Un certain nombre ne verront pas leur effectif augmenté aux stades suivants : types wp-sw A, wp-sw D, wp-dw B, tp B, ts, npD, npE. Le passage au stade nymphal est caractérisé par une augmentation de tous les autres types, en particulier des soies à fonction olfactive wp-sw et wp-dw, dont le nombre de neurones atteint les 74% du nombre total de neurones non mécanosensibles. Les groupes dII et dIII sont complets; il manque 1 neurone dans le groupe dI (seconde cellule sensorielle de dI,4) et 1-4 neurones parmi les sensilles wp-sw B de la

Tableau 5 : Les types de soies innervant le tarse I de 6 espèces de tiques (adultes).
 (tous les chiffres, sauf ceux concernant I.ricinus, sont tirés de Hess et Vilmant, 1986)

types de soies	<u>I.ricinus</u>			<u>A.variegatum</u> <u>A.nuttalli</u>			<u>D.marginatus</u>			<u>B.microplus</u>			<u>D.moubata</u>		
	s	n	%	s	n	%	s	n	%	s	n	%	s	n	%
wp-sw	10	52-55	39	9	40-54	28-31	7	40-54	29-31	6	41-55	30-33	8	34	27-36
wp-dw *	10	30	22	10	28-40	21-22	10	28-40	22	8	26-38	21	5	11-13	10-12
tp - ts	11	43	31	15	47-86	37-45	12	48-78	37-42	12	48-78	39-43	10	40-72	42-56
npC,D,E*	5	11	8	5	13	7-10	5	13	7-10	5	8-12	7	4	9	7-9
npA, B	39-47	78-94**	52-56***	35	70**	47***	30	60**	47***	25	50**	45***	3	6**	10***

s = nombre de soies.

n = nombre de neurones non tactiles.

% = nombre de neurones non tactiles, en %, par rapport au total de neurones non tactiles du tarse.

* = non compris les neurones tactiles.

** = neurones tactiles.

*** = % de sensilles np A et np B par rapport au nombre total de soies.

--- = valeurs extrêmes distinguant I.ricinus des 5 autres espèces.

=== = autres valeurs extrêmes.

capsule. Le passage au stade adulte est, en plus, marqué par une nette augmentation des sensilles tpA, mais surtout des sensilles npA et npB, dont la proportion finale passe de 36% à 54% du nombre total des soies.

La larve d'A.variegatum (les chiffres concernant cette espèce sont tirés de Hess et Vlimant, 1983,1986) possède le même nombre de soies de chaque type que la larve d'I.ricinus, plus 1 soie wp-dw C de dII. La proportion des neurones des sensilles à fonction olfactive (wp-sw et wp-dw) par rapport au nombre total des neurones non mécanosensibles est identique chez les 2 espèces (69%), avec cependant des proportions différentes pour chaque type : A.variegatum possède 26-38 neurones wp-dw, I.ricinus en a 25. Cette similitude n'est pas inattendue, puisque mise en évidence par Hess et Vlimant (1986) pour d'autres espèces.

Après le passage par le stade intermédiaire de la nymphe, ces proportions sont différentes chez les adultes. La comparaison des chiffres d'I.ricinus avec ceux des espèces étudiées par Hess et Vlimant (1986) montre les faits suivants (tableau 5).

I.ricinus est mieux équipée que les 5 autres espèces en soies tactiles et en sensilles olfactifs wp-sw, et moins bien en sensilles gustatifs tp, ts, ce qui, de toute manière, confirme une partie des conclusions de Hess et Vlimant (1986).

On constate encore que le nombre de soies npA et npB est apparemment moins stable chez I.ricinus; par contre, chez cette dernière, le nombre total de neurones innervant les autres types de sensilles est plus stable. Cela signifierait-il qu'I.ricinus est une espèce n'évoluant pas? Ou cela viendrait-il de ce que tous les individus utilisés sont issus d'un même élevage et ne seraient pas tout à fait représentatifs des autres populations moins homogènes?

En outre, en comparant les données de Hess et Vlimant (1982,1983 ab) avec celles d'I.ricinus, on remarque que quelques sensilles de même type et de localisation semblable, sont identiques au point de vue du nombre de leurs neurones (tableau 6). Il existe encore un certain nombre d'autres sensilles de même type (outre les sensilles npA et npB), dont le nombre de neurones n'est pas précisé chez A.variegatum, qui occupent des localisations semblables à ceux d'I.ricinus (tableau 7).

Tableau 6 : Sensilles dont les nombres de neurones et les types (autres que np A et np B) sont identiques chez I.ricinus et A.variegatum.

Localisation		stade évolutif	type
<u>I.ricinus</u>	<u>A.variegatum</u>		
dI,3	1aI,1	L,N	np E
dI,4	dI,2	A	np C
dII,1	dII,1	L,N,A	wp-sw A
dII,2,4	dII,2,3	L,N,A	np E
dII,3	dII,4	L,N,A	np D
dII,5	dII,5	N,A	wp-dw C
dII,6	dII,6	L,N,A	wp-dw C
C,2-4	C,1-4	L	wp-sw B
C,2-7	C,1-7	N,A	wp-sw D
dIII,2	dIV,1	L,N,A	wp-dw A
dIII,4	dIV,3	N,A	wp-dw A
dIII,5	dIV,2	L,N,A	wp-dw A
dIII,6	dIV,4	N,A	wp-dw A
aI,1	vI,1	L,N,A	tp B
pI,1	vI,2	L,N,A	tp B
vI,6	vIII,3	L	np A

Tableau 7 : Sensilles dont les types sont identiques chez I.ricinus et A.variegatum, mais aux nombres de neurones différents.

Localisation		stade évolutif	type
<u>I.ricinus</u>	<u>A.variegatum</u>		
dI,3	1aI,1	A	np C
dI,4	dI,2	N	np C
dIII,1	dIII,1	L,N,A	ts, tp A
dIII,3	dIII,2	L,N,A	wp-dw B
dIV,3,4	dV,1,2	A	tp A
aI,4	1aII,1	L,N,A	wp-dw B
aI,5	vIII,4	L,N,A	wp-dw B
aI,2	vI,3	A	tp A
pI,2	vI,4	A	tp A
pI,4	1pII,1	L,N,A	tp A
pI,5	vIII,1	L,N,A	wp-dw B
vI,6	vIII,3	N,A	tp A

dorsal	lateral posterior	ventral	lateral anterior	
		v I 2,1... 4,1... 6,5...		distal
d I 1,2....	lp I	v II 2,1..	la I 1... ..	
d II 1..... 2,3,4. 5,6....				
proximal segmental groups				
d I 1,2..... 3,4,5.... 6,7.....	lp II 1..	v III 4,3,2,1...	la II 1..	
d III 1,2..		v IV 2,1..		
d IV 1,2... 3,4....	2..	v V 1..... 2..... 3..... 4..... 5.....	2..	
d V 1,2....		6..... 7..... 8..... 9..... 10.....		
d VI 1..... 2..... 3..... 4..... 5..... 6..... 7..... 8..... 9.....	3.. 4.. 5.. 6.. 7.. 8.. 9..		3.. 4.. 5.. 6.. 7.. 8..	

Tableau 8. Chaëtotaxie du tarse I droit de Amblyomma variegatum adulte.

Les symboles utilisés sont les mêmes que ceux du tableau 1. Ces 2 tableaux, ainsi que les tableaux 6 et 7 permettent de se rendre compte des ressemblances et différences de la chaëtotaxie de ces 2 espèces.

(tiré de Hess et Vlimant, 1983b)

Les sensilles d'I.ricinus non mentionnés dans les tableaux 6 et 7, outre les sensilles np A et np B, sont soit les sensilles dont les types correspondants n'existent pas chez A.variegatum (wp-sw C, wp-sw D), soit dont un sensille homologue ne se trouve pas chez A.variegatum (dIV,9 et dIV,10, de type tp A).

Le contenu des groupes topographiquement distincts d'I.ricinus n'est donc pas identique à celui des groupes d'A.variegatum. La notion de "groupe topographiquement distinct" est peut-être trop restrictive; il semble évident, par exemple, que les soies vI,1 - vI,6 d'A.variegatum correspondent aux soies aI,1 - aI,3 et pI,1 - pI,3 d'I.ricinus. Peut-être faut-il élargir, en vue de comparaisons interspécifiques, cette notion de groupe, restreinte, à une notion de surface plus vaste, susceptible de contenir des soies de types donnés.

En outre le principe de numérotation des sensilles utilisé par Hess et Vlimant (1982,1983ab,1986) doit rester souple; une interprétation trop rigide amène à des confusions. Par exemple, le sensille dI,2 d'I.ricinus est de type wp-sw, alors que chez A.variegatum, il s'agit d'un sensille np C.

Ainsi, la notion de "type de soie sensorielle" devrait primer celle de "groupe".

Il est difficile de s'empêcher de penser que des soies de mêmes types et de distribution proche, n'ont pas des fonctions comparables, et qu'il n'est pas impossible de retrouver ces mêmes soies chez d'autres espèces, en particulier chez d'autres Prostriata.

4.3 LE TARSE I D'AUTRES PROSTRIATA.

De très rares travaux traitent de la structure fine des sensilles de Prostriata. Le travail de Leonovich (1977) montre succinctement quelques aspects des soies de dI, dII, C et dIII d'I.persulcatus, dont certains ne sont pas confirmés par ceux d'I.ricinus. Un schéma révèle en particulier la présence de corps tubulaires à la base d'une longue soie à paroi épaisse contenant 6 dendrites dans un groupe susceptible d'être dI; la présence de 2 neurones innervant un sensille de dII dont la silhouette correspond à celle d'un sensille np E; l'absence de contact entre les sinus des soies wp-dw C. Les corps cellulaires des neurones de dII d'I.ricinus ne sont pas localisés juste sous la cuvette dII, mais probablement proximal à la capsule. Il y a cependant plusieurs ressemblances : présence de 6 soies dans dII dont les types correspondent à ceux d'I.ricinus; la lumière du sensille np D de dII contient 3 dendrites, et la cavité lymphatique externe est occupée par du matériel (cellulaire?); la lumière du second sensille np E contient 3 dendrites, de même que celle d'un sensille wp-dw C; la paroi du sensille wp-sw A est irrégulière, et celle des sensilles wp-sw B est régulière; l'importance de la cavité lymphatique externe de ces 2 types semble avoir été remarquée.

Des études de systématique en MEB, basées surtout sur l'organe de Haller et le groupe distal dI, à partir de matériel rendu souvent difficile à analyser par la présence de nombreux dépôts (Homsher et Sonenshine, 1975, 1977, 1979; Honzakova et al, 1975; Balashov et Leonovich, 1978; Spielman et al, 1979) permettent une petite approche de la chaétotaxie du tarse I des tiques de la sous-famille des Ixodinae. La numérotation des groupes et des soies employée ici est fondée sur celle d'I.ricinus.

Les schémas et les photographies des auteurs ci-dessus représentant les groupes correspondants à dI, dII et C des adultes montrent que leur chaétotaxie correspond la plupart du temps à celle d'I.ricinus. Cependant le groupe dI peut-être formé de 6 soies en 3 paires (I.caledonicus, I.signatus : Balashov et Leonovich, 1978), ou 4 grandes et 2 petites (I.rothschildi : Homsher et Sonenshine, 1979), ou 5 soies en 2 paires et 1 soie proximale (I.frontalis, I.brunneus : Homsher et Sonenshine, 1977), ou 3 soies : 2 grandes et 1 petite

(I.luciae : Homsher et Sonenshine, 1975), ou de 2 soies (I.uriae, I.capromydis : Balashov et Leonovich, 1978). Il existe parfois des soies distales à ce groupe : 6 chez I.caledonicus, 3 chez I.signatus (Balashov et Leonovich, 1978), 4 chez I.kohlsi, 1 chez I.percavatus (Homsher et Sonenshine, 1979).

Le nombre de soies de dII est régulièrement de 6, sauf chez I.uriae (Balashov et Leonovich, 1978) qui a une soie à pores supplémentaire (cette soie n'existe pas chez la larve, qui, comme les autres, en possède 5).

Lorsque le contenu de la capsule est bien visible, en particulier dans les espèces où ce n'est pas une cavité fermée, on compte 7 soies, avec l'exception d'I.vespertilionis qui en a 5 (Balashov et Leonovich, 1978).

Parmi les groupes voisins, seules les soies dont les positions correspondent à pI,5 et aI,5 sont parfois visibles sur les photographies (Homsher et Sonenshine, 1975, 1979; Honzakova et al, 1975). La première, et surtout la seconde sont mal reconnaissables dans les espèces dont le groupe dI possède, outre un plus grand nombre de soies qu'I.ricinus, des soies distales supplémentaires (I.rothschildi, I.percavatus, I.kohlsi : Homsher et Sonenshine, 1979).

Pour les femelles des espèces suivantes, la chaëtotaxie des groupes du tarse I (sauf la capsule) est visible ou interprétable (tableau 9) : I.arboricola, I.hexagonus, I.canisuga, I.lividus, I.trianguliceps (Pl. XXXI-XXXIV); chez I.dammini (Spielman et al, 1979), la capsule et la face postérieure du tarse sont invisibles. Pour toutes ces espèces, les groupes dI, dII, vI, et probablement aI et pI, comptent les mêmes nombres de soies, et dans une disposition semblable, qu'I.ricinus; le groupe dIII est constitué de 5 ou 6 soies, les 2 soies correspondant à dIII,1 et dIII,3 sont apparemment présentes. Le nombre de soies des groupes proximaux dIV, aII, pII et vII est variable, semble-t-il en fonction de la taille du tarse, comme c'est le cas chez les Metastriata (Hess et Vlimant, 1986).

Il est remarquable que l'emplacement de chaque soie recensée au tableau 6, soies dont l'innervation et le type sont identiques, et l'emplacement semblable chez I.ricinus et A.variegatum, est aussi occupé chez les espèces mentionnées ci-dessus (avec un doute pour les soies wp-dw A chez les espèces où dIII compte 5 soies).

Tableau 9 : Chaetotaxie du tarse I de quelques espèces de Prostriata.

espèces	taille du tarse (mm)	nombre de soies de chaque groupe										Sources	
		DI	DII	C	DIII	DIV	AI	AII	PI	PII	VI		VII
a. Larves													
<u>I. ricinus</u>		2	5	4	4	2	3	1	3	1	4	2	Ce travail
<u>I. trianguliceps</u>		2	5	4	4	2	3	1	3	1	4	2	Pl. XXXI-XXXIV
<u>I. dammini</u>		2	5		4	2	3	1	3	1	4	2	Spielman et al, 1979
b. Femelles													
<u>I. ricinus</u>	0,8	4	6	7	6	12	5	6	5	6	6	14	Ce travail
<u>I. hexagonus</u>	0,63	4	6		6	8	5	6	5	6	6	12	Pl. XXXI-XXXIV
<u>I. canisuga</u>	0,6	4	6		5	6?	5	3-4	5	3-4	6	8-10	"
<u>I. lividus</u>	0,48	4	6		5	6	4-5	3-4	4-5	3-4	6	8	"
<u>I. arboricola</u>	0,45	4	6		5	4-6	4-5	3	4-5	3	6	8-10	"
<u>I. trianguliceps</u>	0,38	4	6		6	6	5	3	5	3	6	6-8	"
<u>I. dammini</u>	0,8	4	6		5-6	5-6	5	5-6			6	14-16	Spielman et al, 1979

Les tarse 1 des larves d'I. ricinus et I. trianguliceps possèdent le même nombre de soies. Il en est de même pour la larve d'I. dammini, pour autant que la capsule, non décrite, contienne 4 soies (Spielman et al, 1979). La larve d'I. laguri possède au moins les groupes dI et dII identiques, et les soies aI,5 et pI,5 (Konzakova et al, 1975).

Du moment que les soies mentionnées pour A. variegatum au tableau 6 se retrouvent telles quelles chez I. ricinus, mais parfois dans des dispositions différentes, il n'est pas impensable qu'elles se retrouvent aussi dans les 6 espèces mentionnées ci-dessus, ce qui semble au moins partiellement étayé par le travail de Leonovich (1977) sur la structure fine de quelques soies de l'organe de Haller d'I. persulcatus, même si apparemment il présente quelques imprécisions. Comme les différents groupes de soies de ces 6 espèces sont identiques à ceux d'I. ricinus (sauf dans les groupes proximaux et dIII), il se pourrait que leur innervation et leur structure fine soient identiques. Cette proposition pourrait servir, le cas échéant, à interpréter les modifications que l'on constate hors des groupes proximaux : modifications dans l'emplacement, du nombre de soies et de leur type, du nombre de neurones.

Dans les exemples cités précédemment, peut-on expliquer la présence de soies supplémentaires distales à dI? Si l'on connaît leur type, leur innervation et la chaétotaxie des groupes voisins (aI et pI), on pourrait se rendre compte s'il s'agit ou non de soies surnuméraires, donc probablement d'une augmentation des neurones sensoriels, ou s'il s'agit de soies qui auraient "glissé" des faces latérales à la face dorsale. Dans le même ordre d'idée, la soie à pores supplémentaire dans dII d'I. uriae (Balashov et Leonovich, 1978) est-elle celle qui manque dans dI? Le nombre total de neurones de la capsule d'I. vespertilionis, qui contient 5 soies, est-il diminué proportionnellement, ou y a-t-il une fusion de soies qui s'exprime par la présence de plus d'un faisceau de dendrites par sensille (Hess et Vlímant, 1986)? Les 3 grandes soies de dI d'I. caledonicus et d'I. signatus (Balashov et Leonovich, 1978) sont-elles innervées chacune par 1 faisceau de dendrites, ce qui conserverait le nombre total de neurones?

En résumé, il ne serait pas étonnant que la chaétotaxie et la modalité des soies du tarse I (mais peut-être pas leur spécificité et leur sensibilité) soient homogènes chez les Ixodinae. Les différences que l'on constate pouvant peut-être être corrélées à la taille du tarse, à la fusion ou à la disjonction de soies, au "glissement" de certaines autres.

5. RESUME ET CONCLUSION

Ce travail se situe à un carrefour de plusieurs orientations dans l'étude des tiques : structure fine et physiologie des organes sensoriels, comportement, systématique.

Le premier but de ce travail, à savoir l'inventaire et la description des sensilles du tarse I d'Ixodes ricinus aux trois stades évolutifs est atteint. On a pu se rendre compte que la chaëtotaxie décrite chez I. ricinus est proche, et même parfois identique, à celle d'autres Ixodidae; les variations présentes seraient davantage dépendantes de la longueur du tarse, ou de son évolution, que de l'écologie ou du comportement.

Quinze types de soies ont été mis en évidence. Certains d'entre eux ont des caractéristiques propres à l'ensemble des Arthropodes ou surtout des Insectes, d'autres à l'ensemble ou à une partie des Chélicérates, ou aux Acariens, ou encore aux Ixodidae; finalement, les types wp-sw C, wp-sw D et ts, ainsi que la succession des cellules enveloppantes n'ont été décrits qu'ici. Outre les soies sensorielles, il existe encore deux fentes sensorielles situées à l'extrémité proximale du tarse; deux dendrites, dont les péricaryons se trouvent dans l'hypoderme, qui traversent la glande tarsale jusque dans la cavité du pulvillus; et, chez les larves, des segments dendritiques externes ne dépendant d'aucune structure cuticulaire.

La fonction de la plupart de ces sensilles est déduite de leur structure, par analogie avec ce que l'on connaît chez d'autres Arthropodes.

La morphologie des sensilles du tarse I a ainsi été détaillée et un premier pas dans l'étude de leur physiologie a été fait; peut-être cela permettra-t-il à d'autres d'approfondir cet intéressant domaine.

6. ANNEXE

6.1 REPONSES DU SENSILLE DI,1 A QUELQUES SUBSTANCES VOLATILES.

6.1.1 Physiologie des sensilles d'insectes.

L'ensemble des phénomènes, en particulier les phénomènes électriques, sont encore mal connus. Les différentes étapes que franchit un message sensoriel jusqu'au système nerveux central peuvent être résumées ainsi :

- environnement	stimulus
- filtres non spécifiques (appareil cuticulaire, lymphe)	} conduction
- filtres spécifiques (récepteurs membranaires)	
- segment dendritique externe	transduction
- segment dendritique interne	génération des potentiels d'action
- péricaryon, axone	transmission au SNC.

6.1.1.2 Conduction du stimulus. Exemple des sensilles à fonction olfactive (Hansen,1978; Kaissling,1975; Steinbrecht,1973).

Les molécules du stimulus sont adsorbées et concentrées selon leurs affinités dans les couches lipophiles L1 et L2 de l'épicuticule, d'où elles diffusent passivement, par les pores, les pore-tubules et la lymphe, jusqu'aux molécules réceptrices de la membrane du segment externe de la dendrite qu'elles atteignent en 2 ms. Ces molécules réceptrices, dont dépendraient la spécificité et la sensibilité de la cellule sensorielle, seraient des protéines auxquelles se lieraient les molécules du stimulus, selon le modèle enzyme-substrat; les molécules n'entrant pas dans la réaction seraient éliminées par un processus d'inactivation précoce. La liaison des molécules aux récepteurs provoque une diminution de la résistance de la membrane qui se traduit par un potentiel récepteur localisé aux segments internes des dendrites. Le courant dépolarisant atteint le segment interne où sont générés les potentiels d'action. Leur fréquence est proportionnelle au potentiel récepteur. Ce potentiel retrouve alors sa valeur de repos en 1 s. environ, temps qui peut être prolongé lors d'une forte stimulation.

Le spectre des odeurs reconnues par une cellule sensorielle peut être plus ou moins large (Boeck, 1984). Il est très étroit lorsque la cellule répond fortement à une seule odeur et faiblement à 1 ou 2 odeurs dont la structure moléculaire est proche; on parle de cellule "spécialiste". C'est le cas de nombreuses cellules sensibles aux phéromones. Le spectre d'une cellule est large lorsqu'elle répond à différentes substances avec une intensité variable; on parle de cellule "généraliste". Une odeur est codée par un ensemble de fréquences lorsqu'elle entre dans le spectre de plusieurs cellules qui répondent aux mêmes substances avec des intensités différentes.

6.1.2 Expériences d'électrophysiologie sur dl,1.

6.1.2.1 Matériel.

Très peu de travaux d'électrophysiologie ont été effectués sur des sensilles olfactifs de *Metastriata* (Haggart et Davis, 1979, 1980, 1981; Schöni *et al.*, 1984; Waladde, 1982), et encore aucun sur des sensilles de *Prostriata*.

Pour illustrer la fonction olfactive de sensilles wp-sw et appliquer les techniques d'électrophysiologie nouvellement introduites à l'Institut, quelques expériences ont été tentées.

Le sensille considéré porte le symbole dl,1; il a été choisi pour son accessibilité sur le tarse et son nombre de neurones relativement bas (6). Le choix des femelles est motivé par leur taille qui est légèrement plus grande que celle des mâles.

Les expériences sont effectuées sur des femelles âgées de 1 à 4 mois. Avant les essais, elles auront séjourné au moins une semaine dans le local d'expérimentation dans une enceinte humide. Chaque individu n'est utilisé qu'une fois.

Pour chaque expérience, une femelle est immobilisée par une bande de Parafilm sur un morceau de bois de balsa collé à un support en plexiglas. Le trochanter I est au préalable légèrement écrasé par une pince, afin de bloquer des efférences musculaires. La patte I est alors fixée dans une position favorable par des agrafes de tungstène. Le support de plexiglas est vissé à une rotule qui permet d'orienter convenablement la préparation sur la table d'expérimentation.

Les électrodes de tungstène, indifférente et active, affûtées électrolytiquement, sont montées chacune à un porte-électrode relié à un micromanipulateur Leitz. La première est fixée profondément dans la partie postérieure de l'abdomen ou dans l'articulation tarse-métatarse. La seconde, dont le diamètre de la pointe mesure environ 1 micron, est insérée délicatement au travers de la lame articulaire à la base du sensille dans l'espace extracellulaire (Pl.II,C; XVII,C) jusqu'à ce que des spikes se différencient du bruit de fond. La qualité des réponses aux stimulations est stable pendant 2-3 heures.

6.1.2.2 Enregistrement.

La préparation est éclairée par une lampe à halogène à fibres de verre. Toutes les opérations sont suivies par l'intermédiaire d'une loupe stéréoscopique Wild M5A agrandissant jusqu'à 125 fois.

L'appareillage d'amplification et d'enregistrement est un appareillage classique d'électrophysiologie.

L'électrode indifférente est reliée à la terre. Les potentiels d'action détectés sont amplifiés par un modulateur d'impédance, ou suiveur de cathode, à facteur d'amplification de 20 fois, relié à un amplificateur différentiel (type Tectronix 5A26), utilisé en mode unimodal, relié à un oscilloscope (Tectronix 5112). Les signaux filtrés (bande 200-2000 Hz) sont dirigés sur un haut-parleur et l'oscilloscope, où ils sont filmés par une caméra Nihon Kohden Kogyo, modèle PC-3A, sur film papier Oscilloscript 2 (Agfa-Gevaert) et révélé avec du D 19, et défilant à la vitesse de 5 ou 10 cm/s.

6.1.2.3 Stimulation.

Le principe de l'appareillage de stimulation est celui de l'olfactomètre à seringue (Kafka, 1970).

L'air environnant la préparation est continuellement aspiré par l'intermédiaire d'un circuit d'air conditionné.

Les résultats rapportés ici sont ceux présentant un certain intérêt. Les réactifs utilisés, dissous dans de l'huile de paraffine, sont le 2,6-dichlorophénol aux concentrations M^{-2} à M^{-5} et les aldéhydes aliphatiques saturés de 3 - 9 atomes de C, à la concentration M^{-1} (il s'agit des aldéhydes propionique, butyrique, valérique, caproïque, oenanthylique, caprylique et pèlargonique).

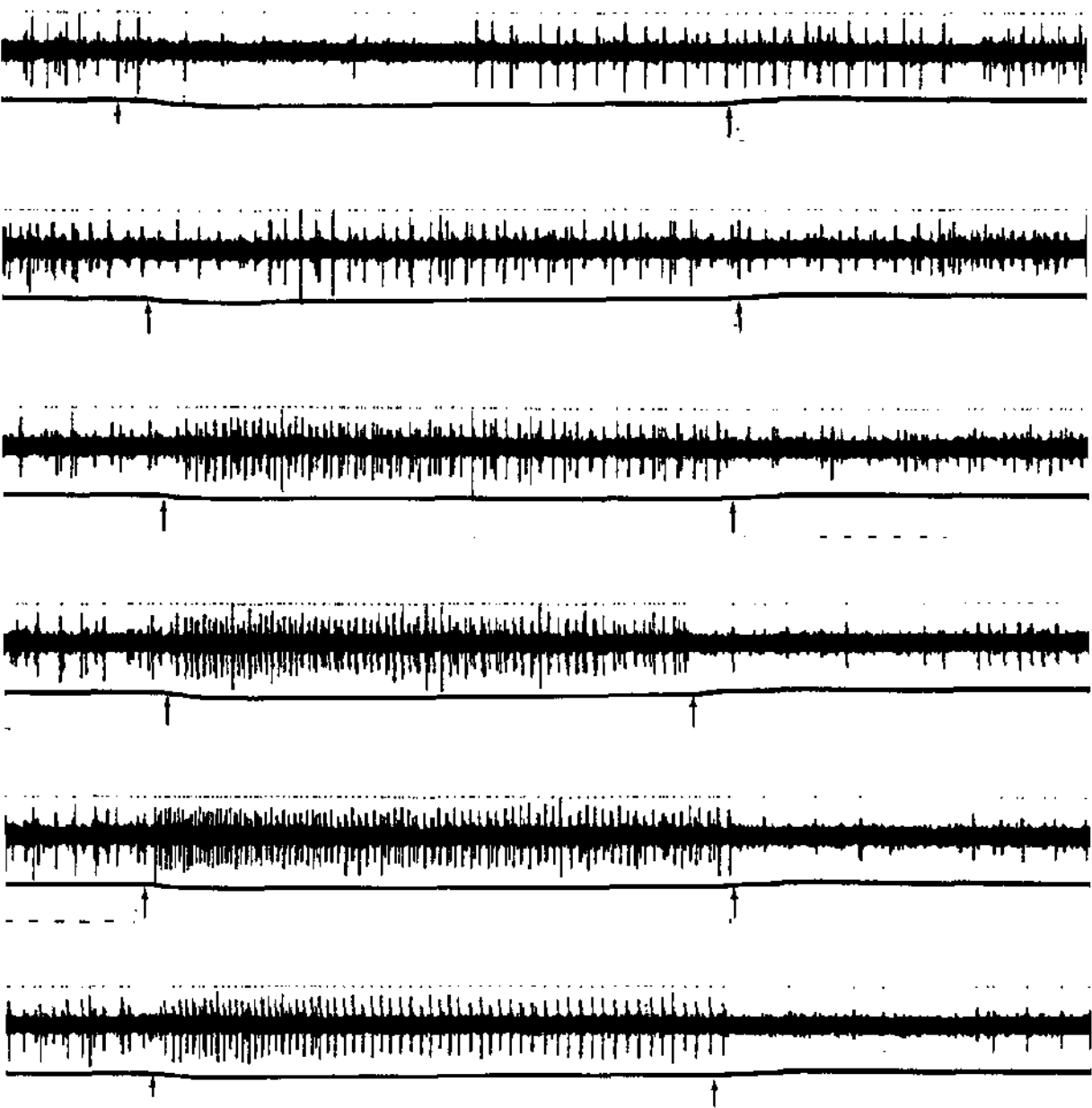


Fig. 19. Stimulation de dI,1 avec les aldéhydes aliphatiques saturés à respectivement 3, 4, 5, 6, 7 et 8 atomes de C, à la concentration 0,1 M. La fréquence des spikes augmente avec le nombre d'atomes de C, pour atteindre un maximum à 7 C.

Trace inférieure = trace du thermistor.

Flèches = début et fin de la stimulation.

1 s.

Pour la stimulation, 10 gouttes de chacune de ces solutions sont déposées dans des tubes en verre de 14 ml contenus dans les seringues de 30 ml. Le piston en est partiellement retiré 1 heure avant la stimulation, afin que l'air qui y est contenu se sature par les vapeurs des substances. L'embout de la seringue est situé à 0,5 cm du sensille. Les 16 ml d'air qui seront expulsés atteindront simultanément le sensille et le thermistor voisin. Ce dernier, relié à l'oscilloscope, permet de vérifier la durée de la stimulation. Un délai de 2 minutes est prévu entre chaque stimulation.

6.1.2.4 Résultats.

Ces résultats sont à prendre avec précaution, ils nécessiteraient d'autres développements; il n'est pas possible de leur donner une signification définitive.

a) réponses aux aldéhydes. La stimulation provoque une inhibition presque totale des petits spikes (fig. 19); la fréquence des grands va en augmentant avec le nombre d'atomes de C de la molécule pour atteindre un maximum (60 impulsions / s.) pour les aldéhydes à 6, 7 et 8 C (tableau 10). A la fin de la stimulation, l'activité spontanée reprend peu à peu.

Il ressort de ces enregistrements une tendance à une réponse phasi-tonique des grands spikes, en particulier pour les aldéhydes à 5, 6 et 7 C (tableau 10). Ces réponses étant peu reproductibles, il a été tenu compte, pour l'établissement de la fig. 20, des enregistrements les plus représentatifs, c'est-à-dire ceux qui permettent d'établir un spectre d'activité. En effet, l'analyse des réponses aux aldéhydes semble esquisser la relation qui existe entre la longueur de la chaîne carbonée et la variation de la fréquence des potentiels d'action; le maximum d'activité étant situé entre 5 et 7 C. Mais il y a peu de chance que ces aldéhydes constituent les stimuli spécifiques de ces neurones, étant donné la grande concentration nécessaire (0,1 M) pour obtenir une réponse. Cependant, l'aldéhyde salicylique, présent dans des phéromones d'Ixodidae, est constitué de 7 C (dont 6 forment un cycle benzénique). (tableau 11)

Tableau 10. Valeurs des fréquences des spikes pendant les 200 (F 200), 400 (F 400) et 1000 (F 1000) ms suivant le début de la stimulation avec les aldéhydes de 3 à 10 atomes de C à la concentration 0,1 M.

nb C	F 200	F 400	F 1000	n
3	8,25 ± 4,6	7,5 ± 3,5	6,5 ± 2,4	2
4	9,17 ± 7,2	10 ± 6,9	9,6 ± 6,5	3
5	28,4 ± 7	28,2 ± 8,5	24,4 ± 8,6	3
6	40,9 ± 3,4	39,2 ± 3,7	33,8 ± 4,9	5
7	52,5 ± 17,7	51,9 ± 11,5	43,3 ± 6,7	2
8	37,7 ± 7,5	35,7 ± 7,6	28,9 ± 5,9	3
9	32,2 ± 4,3	31,5 ± 4,1	28,7 ± 2,0	3
10	21,1 ± 1,9	20,7 ± 1,7	20,7 ± 1,0	3

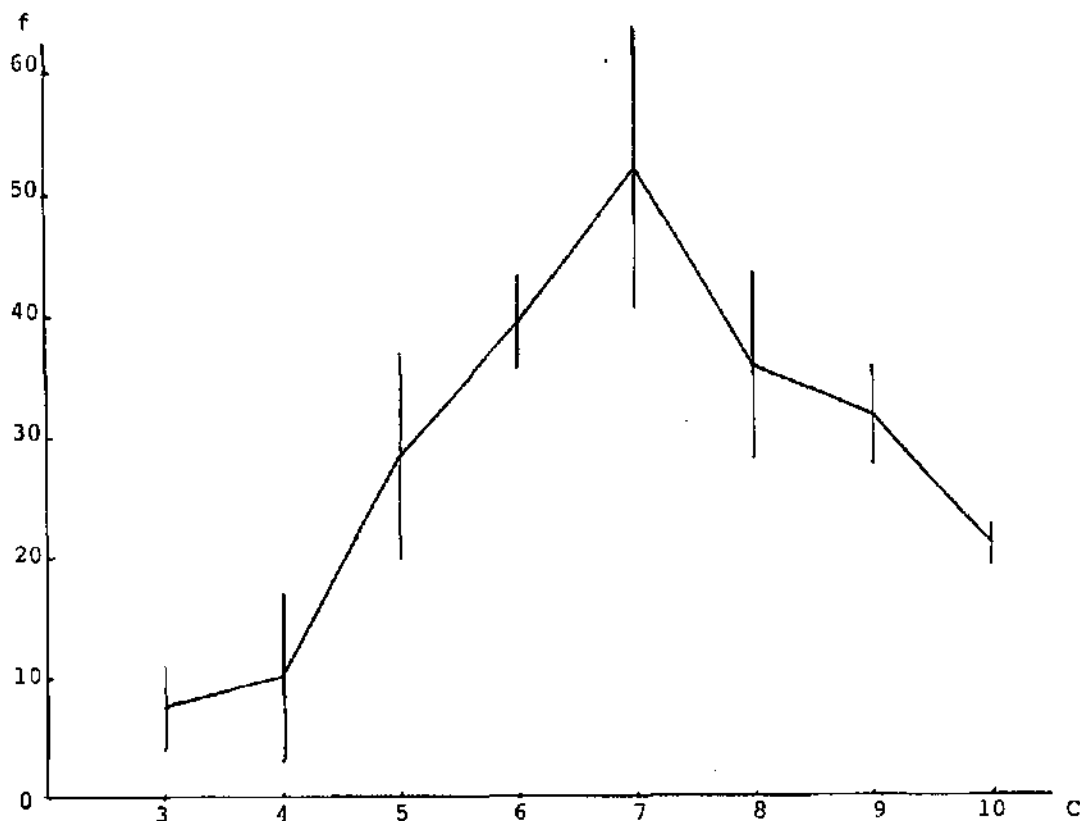


Fig. 20. Spectre d'activité de dl,1 stimulé par les aldéhydes saturés de 3 à 10 C à la concentration 0,1 M.

Trait vertical = écart-type.

f = fréquence des spikes calculée à partir des 400 premières ms. de la réponse.

C = nombre d'atomes de C.

Tableau II. Fréquence des spikes à décharge régulière aux différentes concentrations en 2,6-DCP et droite de régression.

Concentration	M^{-5}		M^{-4}		M^{-3}		M^{-2}		droite de régression		pente maximale b	
	$f \pm \sigma n^{-1}$	n	$f \pm \sigma n^{-1}$	n	$f \pm \sigma n^{-1}$	n	$f \pm \sigma n^{-1}$	n	b	r		
F 100	7,8±9,6	3	37,5±2,2	3	110±15	3	119,2±32,6	3	40,6	0,92	12	72,5
F 200	7,2±7,0	3	33,8±4,3	3	105±7,5	3	116,3±24,7	3	39,9	0,94	12	71,2
F 300	6,3±6,0	3	30,7±5,9	3	99,5±10,8	3	107,3±19,1	3	37,2	0,93	12	68,8
F 500	6,2±6,3	3	31,2±6,5	3	92,7±8,1	3	96,3±13,5	3	33,2	0,94	12	61,5
F 1000	4,8±4,4	3	29,3±5,5	3	79,3±3,2	2	81,7±11,3	2	28,4	0,95	10	49,9

Abréviations : f = fréquence des spikes par seconde.

σn^{-1} = écart-type.

b = pente

r = coefficient de corrélation.

n = nombre.

Pente maximale = pente de la droite passant par les points M^{-3} et M^{-4} , région où la sensibilité est maximale.

b) Réponses au 2,6-DCP. Le sensille est stimulé par chacune des 4 concentrations. 5 séries de stimulations, obtenues à partir de 3 individus distincts, donnent des résultats convenables (fig. 21) : des spikes de fréquence régulière et d'amplitude moyenne et grande, auxquels se mêlent d'autres spikes, se distinguant nettement de l'activité spontanée.

Le tableau 11 et une droite de régression correspondante (fig. 22) sont les résumés des résultats.

La relation presque linéaire existant entre la concentration de cette substance et la fréquence des potentiels d'action exprimée par un coefficient de corrélation de 0,90 - 0,95 (tableau 10), l'allure phasi-tonique des réponses (fig.23), laissent penser que la réponse de dI,1 au 2,6-DCP n'est pas fortuite, qu'il s'agirait bien d'une réponse à un stimulus olfactif, et non pas une autre modification de la membrane, sans que l'on puisse dire si 1 ou plusieurs cellules sont concernées.

La droite de régression ne représente pas au mieux les résultats obtenus, tel que l'on peut le constater sur la fig.22. La fréquence des spikes n'est pas proportionnelle à l'intensité des stimuli utilisés, l'allure de la courbe étant sigmoïde. Le seuil de sensibilité devrait se situer vers M^{-5} , à cette concentration, la stimulation provoque une inhibition ou une forte diminution du nombre de spikes, si l'on compare avec l'activité spontanée. La saturation interviendrait vers M^{-2} ; à cette concentration, la régularité des décharges diminue beaucoup. Comme le montre la fig. 23, la zone de plus grande sensibilité est localisée entre les concentrations M^{-3} et M^{-4} ; la pente calculée entre ces 2 points est maximale (72,5) lors des 100 premières ms. de la stimulation, en ne comptant que les spikes à fréquence régulière, puis diminue lors de stimulations plus longues; elle est de 49,9 pour une stimulation de 1 sec. Cette diminution de la pente avec la durée du stimulus montre que la sensibilité décroît avec le temps.

A nouveau, il est peu vraisemblable que le 2,6-DCP soit un stimulus spécifique de dI,1, le seuil étant élevé (situé entre M^{-5} et M^{-4}), si l'on compare à celui de sensilles wp-sw B de la capsule d'A.variegatum (Blenderman, en prép.) sensibles au méthyl-salicylate (autre substance présente dans les phéromones d'Ixodidae), situé vers M^{-6} . Cependant cette réponse, même atténuée, existe, sans que l'on sache quelle signification elle a pour la tique.

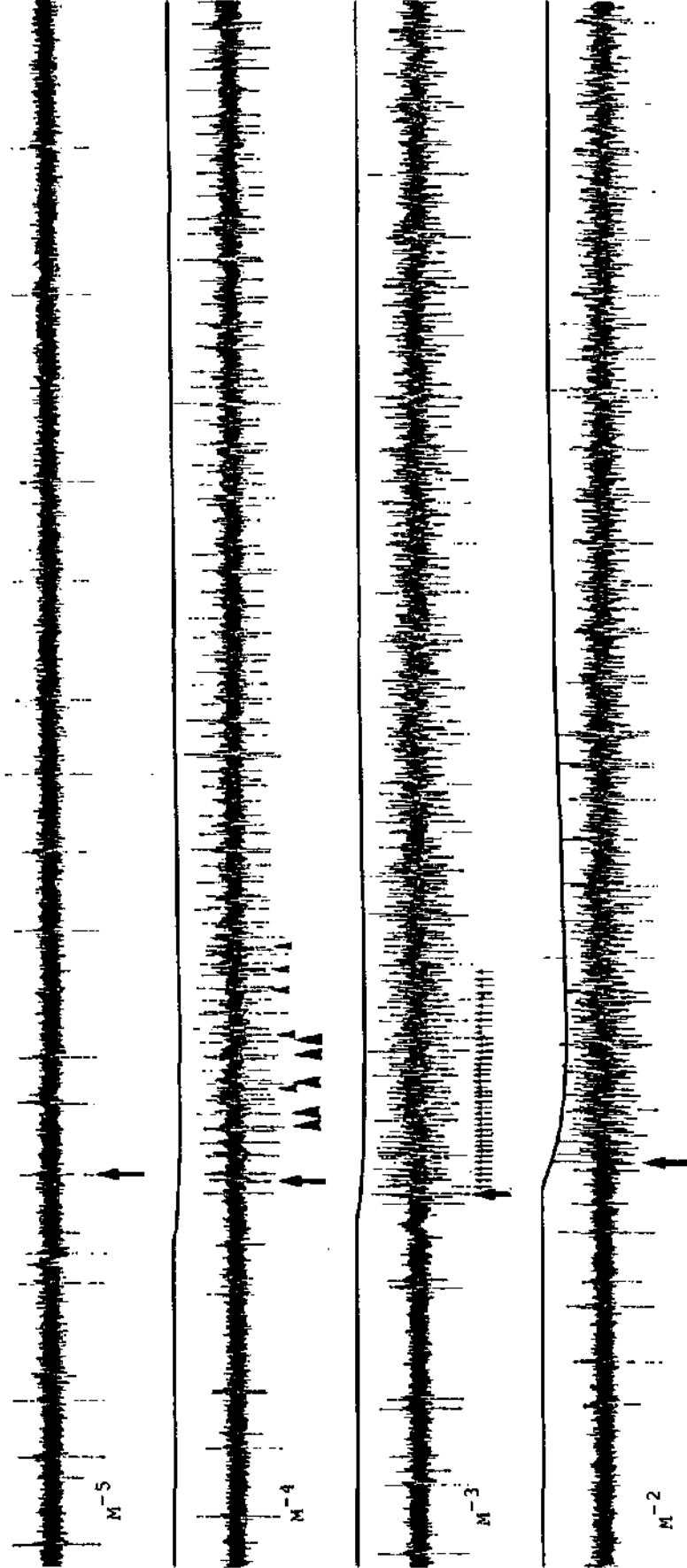


Fig. 21. Stimulation de DI,1 avec 1 μ g 2,6-DiCP aux concentrations M-5, M-4, M-3 et M-2. La stimulation à la concentration M-5 provoque une inhibition partielle des spikes. La stimulation avec la concentration M-4 provoque une augmentation de la fréquence des grands spikes (grosses têtes de flèche) parmi lesquels apparaissent des spikes d'amplitude moyenne (petites têtes de flèche); la fréquence de ces derniers augmente aux concentrations M-3 et M-2, et leurs séquences sont régulières pendant environ 500 ms.

500 ms

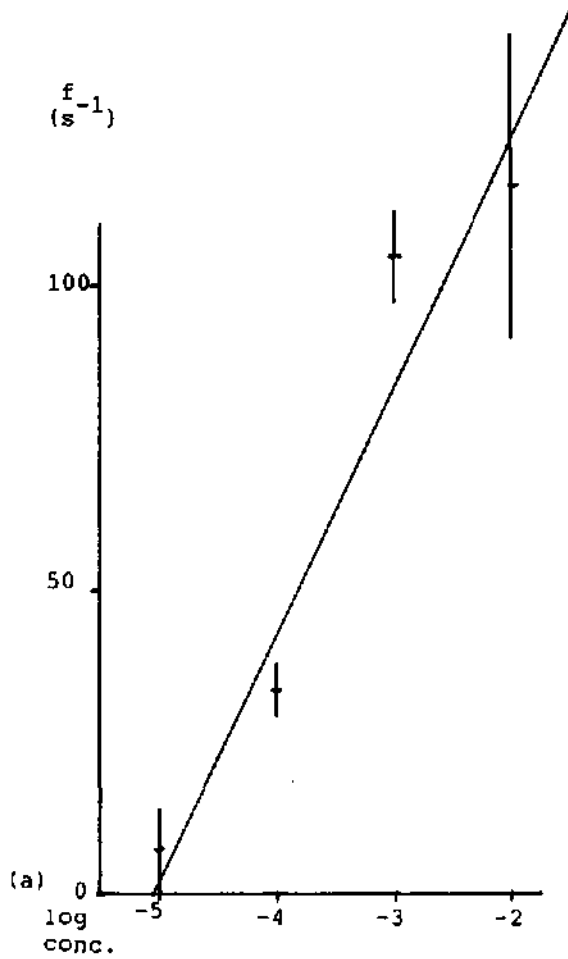


Fig. 22. Droite de régression pour F 200.

Trait vertical = écart-type.

La ligne passant par les points moyens est une sigmoïde.

f = fréquence.

log conc. = log de la concentration en 2,6-DCP.

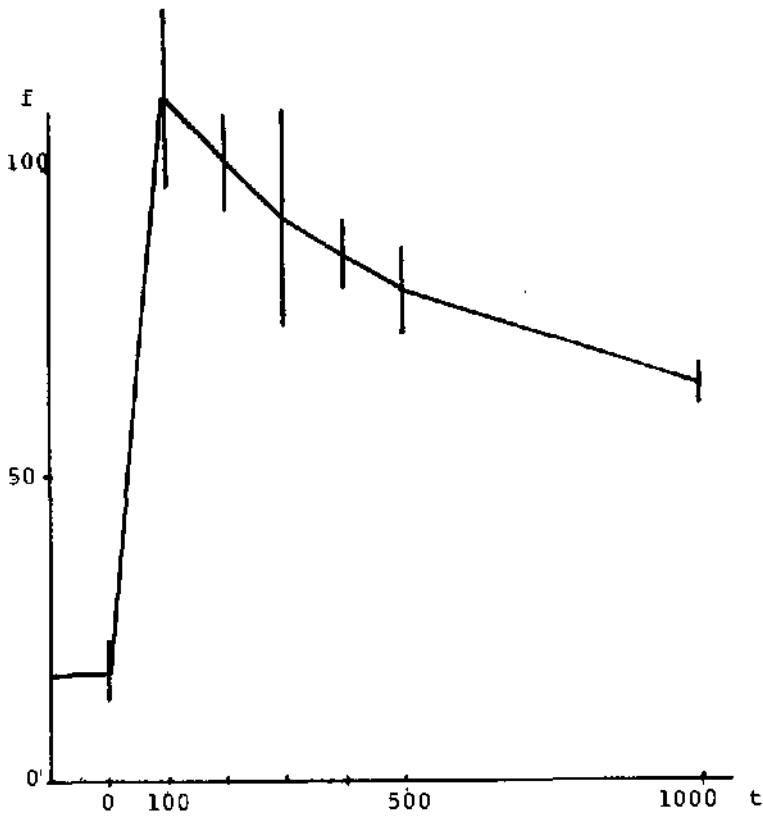


Fig. 23. Courbe phasi-tonique. Stimulation avec 2,6-DCP 0,001 M. La fréquence moyenne des spikes est celle des spikes comptés de 100 ms. en 100 ms. pendant les 500 premières ms., puis des 500 ms. suivantes.
Trait vertical = écart-type (n = 4 - 6).
f = fréquence
t = temps en ms.
A t = 0, la fréquence est celle de l'activité spontanée.

7. REMERCIEMENTS

A la fin de cet exposé, je tiens à remercier chaleureusement Monsieur le Professeur Aeschlimann, directeur de l'Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel, qui, après m'avoir proposé ce sujet, m'a accueillie dans son Institut et intégrée au groupe de "Physiologie sensorielle" nouvellement créé. Je remercie également M. le Dr Hess de m'avoir acceptée dans son groupe.

Que MM les Professeurs Hecker, de l'Institut tropical de Bâle, Diehl et Guerin de l'Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel, qui ont accepté de juger cette thèse, trouvent ici l'expression de ma gratitude.

Je tiens aussi à remercier tous les membres de mon entourage qui ont su créer et entretenir une atmosphère amicale tout au long de ce travail.

Ce travail a été soutenu financièrement par la fondation Stanley Johnson, que je remercie de sa générosité.

BIBLIOGRAPHIE

- AESCHLIMANN, A. (1967) Biologie et écologie des tiques (Ixodoidea) de Côte d'Ivoire.
Acta trop. 24 : 281-405.
- (1972) Ixodes ricinus L., essai préliminaire de synthèse sur la biologie de cette espèce en Suisse.
Acta trop. 29 : 321-340.
- (1977) Les tiques, leur biologie et les maladies qu'elles transmettent.
Annales 1975-1976. Université de Neuchâtel, Neuchâtel, Suisse. 27 pp.
- AESCHLIMANN, A.; BURGDORFER, W.; MATILE, H.; PETER, O.; WYLER, R., (1979) Aspects nouveaux du rôle de vecteur joué par Ixodes ricinus L. en Suisse. Note préliminaire.
Acta trop. 36 : 181 - 191.
- AESCHLIMANN, A.; CHAMOT, E.; GIGON, F.; JEANNERET, J.-P.; KESSELER, D.; WALTHER, C. (1986) B. burgdorferi in Switzerland.
Zbl. Bakt. Hyg. A 263 : 450-458.
- ALTNER, H. (1977a) Insect sensillum specificity and structure : an approach to a new typology.
"Olfaction and taste", VI, Paris : 295-303.
- (1977b) Insektensensillen : Bau- und Funktionsprinzipien.
Verh. Dtsch. Zool. Ges., 1977 : 139-153.
- ALTNER, H.; ERNST, K.D. (1974) Struktureigentümlichkeiten antennaler Sensillen bodenlebender Collembola.
Pedobiologia, 14 : 118-122.
- ALTNER, H.; PRILLINGER, L. (1980) Ultrastructure of Invertebrate chemo-, thermo-, and hygroreceptors and its functional significance.
Inter. Rev. Cytol. 67 : 69-139.
- ALTNER, H.; STETTER, H. (1982) The sensory system of the maxillary palps in the cockroach Periplaneta americana.
Verh. Dtsch. Zool. Ges.
- ALTNER, H.; THIES, G. (1972) Reizleitende Strukturen und Ablauf der Häutung an Sensillen einer euedaphischen Collembolenart.
Z. Zellforsch. 129 : 196-216.
- (1973) A functional unit consisting of an eversible gland with neurosecretory innervation and a proprioceptor derived from a complex sensillum in an insect.
Z. Zellforsch. 145 : 503-519.
- (1976) The postantennal organ : a specialized unicellular sensory input to the protocerebrum in apterygotan insects (Collembola).
Cell Tiss. Res. 167 : 97-110.
- ALTNER, H.; RDUJIL, C.; LOFTUS, R. (1981) The structure of bimodal chemo-, thermo-, and hygroreceptive sensilla on the antenna of Locusta migratoria.
Cell Tiss. Res. 215 : 289-308.

- ALTNER, H.; SASS, H.; ALTNER, I. (1977) Relationship between structure and function of antennal chemo-, hygro-, and thermoreceptive sensilla in Periplaneta americana.
Cell Tiss. Res. 176 : 389-405.
- ALTNER, H.; TICHY, H.; ALTNER, I. (1978) Lamellated outer dendrite segments of a sensory cell within a poreless thermo- and hygro-receptive sensillum of the insect Carausius morosus.
Cell Tiss. Res., 191 : 287-304.
- ALTNER, H.; SCHALLER-SELZER, L.; STETTER, H.; WOHLRAB, I. (1983) Poreless sensilla with inflexible socket.
Cell Tiss. Res., 234 : 279-307.
- AXTELL, R.C.; CHU WANG, I.; ROSHOY, M.A. (1974) Comparative studies of Haller's organ and associated sensory receptors in ticks.
Proc. 3. internat. Congr. Parasit. (Munich, August 1974) 2 : 955-956 (abstract).
- BALASHOV, Y.S.; LEONOVICH, S.A. (1978) External ultrastructure of Haller's organ in the ticks of subfamily Ixodinae (Acarina, Ixodoidea) in connection with the systematics of group.
Academy of sciences of USSR. Proc. of the zoological Institute 77 : 29-36.
- BALASHOV, Y.S.; IVANOV, V.P.; IGNATIEV, A.M. (1976) Fine structure and function of the palpal receptor organ in ixodid ticks (Acarina, Ixodoidea). (russian)
Russk. zool. Zh. LV (9) : 1308-1316.
- BARBOUR, A.G.; BURGDORFER, W.; HAYES, S.F.; PETER, O.; AESCHLIMANN, A. (1983) Isolation of a cultivable spirochete from Ixodes ricinus ticks of Switzerland.
Curr. Microbiol., 8 : 123-126.
- BARTH, F.G. (1969) Die Feinstruktur des Spinneninteguments. I. Die Cuticula des Laufbeins adulter häutungsferner Tiere (Cupiennius salei Keys).
Z. Zellforsch., 97 : 137-159.
- (1976) Sensory information from strains in the exoskeleton. The Insect integument : 445-473. Ed. H.R. Hepburn. Elsevier Scientific Publishing Company.
 - (1981) Strain detection in the arthropod exoskeleton. In : Laverack, M.S.; Cosens, O.J. (ed) Sense organs. Glasgow and London, Blackie, pp 112-141.
- BECK, L.; FOELIX, R.; GODEKE, E.; KAISER, R. (1974) Über die Haarsensillen der Geißelspinne Admetus pumilio (Arach. Amblypigi).
Die Naturwissen., 61 (7) : 327-328.
- BERGER, R.S. (1972) 2,6-dichlorophenol, sex pheromone of the lone star tick.
Science, 177 (4050) : 704-705.
- BLANEY, W.M. (1977) The ultrastructure of an olfactory sensillum on the maxillary palps of Locusta migratoria (L.).
Cell Tiss. Res., 184 : 397-409.
- BLANEY, W.M.; CHAPMAN, R.F.; COOK, A.G. (1971) The structure of the terminal sensilla on the maxillary palps of Locusta migratoria (L.) and changes associated with moulting.
Z. Zellforsch., 121 : 48-68.
- BOECK, J. (1984) Neurophysiological aspects of insect olfaction. In: Insect communication. c. Royal Entomological Soc. London : 83-104.

- BURGDORFER, W.; BARBOUR, A.G.; HAYES, S.F.; BENACH, E.; GRUNDWALT, E.; DAVIS, J.P. (1982) Lyme disease - a tickborne spirochetosis? *Science*, 216 : 1317-1319.
- CHU WANG, I.W.; AXTELL, R.C. (1971) Fine structure of the dorsal organ of the house fly larva, Musca domestica L.
Z. Zellforsch., 117 : 17-34.
- (1973) Comparative fine structure of the claw sensilla of a soft tick, Argas (Persicargas) arboreus Kaiser, Hoogstraal and Kohls, and a hard tick, Amblyomma americanum (L.).
J. Parasitol., 59 : 545-555.
 - (1974) Fine structure of ventral and lateral tarsal sensilla of the hard tick, Amblyomma americanum.
Ann. entomol. Soc. Amer., 67 : 453-457.
- CHU WANG, I.W.; AXTELL, R.C.; KLINE, D.L. (1975) Antennal and palpal sensilla of the sand fly Culicoides furens (Poey) (Diptera : Ceratopogonidae).
Int. J. Insect Morphol. Embryol., 4 (2) : 131-149.
- CROUAV, Y. (1978) Organes sensoriels d'un Mysidacé souterrain anophtalme, Antromysis juberthiei : étude ultrastructurale des aesthetascs. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 3^e sér., 513, mars-avril, *Zoologie* 352 : 165-175.
- ERNST, K.D. (1969) Die Feinstruktur von Riechsensillen auf der Antenne des Aaskäfers Necrophorus (Coleoptera).
Z. Zellforsch., 94 : 72-102.
- (1972) Die Ontogenie der basiconischen Riechsensillen auf der Antenne von Necrophorus (Coleoptera).
Z. Zellforsch., 129 : 217-236.
- ERNST, A. (1979) Die Ultrastruktur der Sinneshaare auf den Antennen von Geophilus longicornis Leach (Myriapoda, Chilopoda). II. Die Sensilla basiconica.
Zool. Jb. Anat., 102 : 510-532.
- (1981) Die Ultrastruktur der Sinneshaare auf den Antennen von Geophilus longicornis Leach (Myriapoda, Chilopoda). III. Die Sensilla brachyconica.
Zool. Jb. Anat., 106 : 375-399.
 - (1983) Die Ultrastruktur der Sinneshaare auf den Antennen von Geophilus longicornis Leach (Myriapoda, Chilopoda). IV. Die Sensilla microtrichoidea.
Zool. Jb. Anat., 109 : 521-546.
- ERNST, K.D. (1969) Die Feinstruktur von Riechsensillen auf der Antenne des Aaskäfers Necrophorus (Coleoptera).
Z. Zellforsch., 94 : 72-102.
- (1972) Die Ontogenie der basiconischen Riechsensillen auf der Antenne von Necrophorus (Coleoptera).
Z. Zellforsch., 129 : 217-236.
- FOELIX, K.F.; AXTELL, R.C. (1971) Fine structure of tarsal sensilla in the tick Amblyomma americanum.
Z. Zellforsch., 114 : 22-37.
- (1972) Ultrastructure of Haller's organ in the tick Amblyomma americanum L.
Z. Zellforsch., 124 : 275-292.

- FOELIX, K.F.; CHU WANG, I.W. (1972) Fine structural analysis of palpal receptors in the tick Amblyomma americanum (L.).
Z. Zellforsch., 129 : 548-560.
- (1973a) The morphology of spider sensilla. I. Mechanoreceptors.
Tissue and Cell, 5 : 451-460.
 - (1973b) The morphology of spider sensilla. II. Chemoreceptors.
Tissue and Cell, 5 : 461-478.
- FOELIX, K.F.; SCHABRONATH, J. (1983) The fine structure of scorpion sensory organs. I. Tarsal sensilla.
Bull. Br. arachnol. Soc., 6 (2) : 53-67.
- GAFFAL, K.P. (1979) An ultrastructural study of the tips of four classical bimodal sensilla with one mechanosensitive and several chemosensitive receptor cells.
Zoomorphol., 92 : 273-291.
- GERN, L. (1984) Contribution à la connaissance de l'épidémiologie des babésioses de micromammifères et de bovins en Suisse.
Thèse de doctorat ès sciences, Université de Neuchâtel, Suisse.
- GEYER, G. (1973). Ultrahistochemie.
Ed. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- GIGON, F. (1985) Biologie d'Ixodes ricinus L. sur le Plateau Suisse "Une contribution à l'écologie de ce vecteur".
Thèse de doctorat ès sciences, Université de Neuchâtel, Suisse.
- GRAF, J.F. (1975) Ecologie et éthologie d'Ixodes ricinus L. en Suisse (Ixodoidea, Ixodidae). Cinquième note : mise en évidence d'une phéromone sexuelle chez Ixodes ricinus.
Acarologia, 17(3) : 436-441.
- (1978) Copulation, nutrition et ponte chez Ixodes ricinus L. (Ixodoidea : Ixodidae). Troisième partie.
Bull. Soc. Ent. Suisse, 51 : 343-360.
- GUSE, G.W. (1978) Antennal sensilla of Neomysis integer (Leach).
Protoplasma, 95 : 145-161.
- (1979) Feinstruktur der Aesthetasken von Neomysis integer (Leach) (Crustacea, Mysidacea).
Zool. Anz., Jena, 203 (3/4) : 170-176.
- HAGGART, D.A.; DAVIS, D.E. (1979) Electrophysiological responses of two types of ammonia-sensitive receptors on the first tarsi of ticks.
In : Recent advances in acarology, vol. I, ed. J.C. Rodriguez, pp 421-426.
- (1980) Ammonia-sensitive neurones on the first tarsi of the tick Rhipicephalus sanguineus.
J. Insect Physiol., 26 : 517-523.
 - (1981) Neurons sensitive to 2,6-dichlorophenol on the tarsi of the tick Amblyomma americanum (Acari : Ixodidae).
J. Med. Entomol., 18(3) : 187-193.
- HAJKOVA, Z.; LEAHY, M.G. (1982) Pheromone-regulated aggregation in larvae, nymphs and adults of Ixodes ricinus (L.) (Acarina, Ixodidae).
Folia parasitol. (Praha), 29 : 61-67.
- HALLBERG, E. (1979) The fine structure of the antennal sensilla of the pine saw fly Neodiprion sertifer (Insecta, Hymenoptera).
Protoplasma, 101 : 111-126.

- HALLER, G. (1881) Vorläufige Bemerkungen über das Gehörorgan der Ixodiden.
Zool. Anz., 4 : 165-167.
- HANSEN, K. (1978) Insect chemoreception.
In : *Taxis and behavior (Receptors and recognition, Ser. 8, vol.5)*.
Chapman and Hall, London. pp 233-292.
- HANSEN, K.; HEUMANN, H.G. (1971) Die Feinstruktur der tarsalen Schreckhaare der Fliege Phormia terraenovae Rob. Desv.
Z. Zellforsch., 117, 419-442.
- HARBACH, R.E.; LARSEN, J.R. (1976) Ultrastructure of sensilla on the distal antennal segment of adult Oncopeltus fasciatus (Dallas) (Hemiptera, Lygaeidae).
Int. J. Insect Morphol. Embryol., 5 (1) : 23-33.
- HARRIS, D.J.; MILL, P.J. (1973) The ultrastructure of chemoreceptor sensilla in Ciniflo (Araneida, Arachnida).
Tissue and Cell, 5(4) : 679-689.
- HAUPT, J. (1970) Beitrag zur Kenntnis der Sinnesorgane von Symphylen (Myriapoda). I. Elektronenmikroskopische Untersuchung des Trichobothriums von Scutigera immaculata Newport.
Z. Zellforsch., 110 : 588-599.
- (1982) Hair regeneration in a Solifugid chemotactile sensillum during moulting (Arachnida; Solifugae).
Wilhelm Roux's archives, 191 : 137-142.
- HAUPT, J.; COINEAU, Y. (1975) Trichobothrien und Tastborsten der Milbe Microcaeculus (Acari, Prostigmata, Caeculidae).
Z. Morph. Tiere, 81 : 305-322.
- (1978) Moulting and morphogenesis of sensilla in a prostigmate mite (Acari, Actinotrichida, Actinedida : Caeculidae). I. Mechanoreceptive bristles.
Cell Tiss. Res., 186 : 63-79.
- HAYES, W.F. (1971) Fine structure of the chemoreceptor sensillum in Limulus.
J. Morph., 133 : 205-240.
- HESS, E.; LOFTUS, R. (1984) Warm and cold receptors of two sensilla on the foreleg tarsi of the tropical bont tick Amblyomma variegatum.
J. comp. physiol. A, 155 : 187-195.
- HESS, E.; VLIMANT, M. (1980) Morphology and fine structure of tarsal chemosensory hairs of the tick Amblyomma variegatum (Acarina, Ixodidae, Metastriata), including preliminary electrophysiological results.
Proc. Olfaction and taste 7 : 190.
- (1982) The tarsal sensory system of Amblyomma variegatum Fabricius (Ixodidae, Metastriata) I. Wall pore and terminal pore sensilla.
Revue suisse Zool., 89 : 713-729.
 - (1983a) The tarsal sensory system of Amblyomma variegatum Fabricius (Ixodidae, Metastriata) II. No pore sensilla.
Revue suisse Zool., 90 : 157-167.
 - (1983b) The tarsal sensory system of Amblyomma variegatum Fabricius (Ixodidae, Metastriata) III. Mapping of sensory hairs and evolution of the relative importance of sensory modalities during post-embryonic development.
Revue suisse Zool., 90 : 887-897.

- (1984) The distal tarsal slit sense organ (DTSSO). A new type of mechanoreceptor on the walking legs of the ixodid tick Amblyomma variegatum Fabricius 1794 (Ixodidae : Metastriata), In : Acarology VI, Vol I, ed. Griffiths, D.A. & Bowmann, C.E., Ellis Horwood limited, Chichester, pp 253-260.
- (1986) Leg sense organs of ticks.
In : "Morphology, physiology and behavioral biology of ticks".
Ed. : John R. Sauer, J. Alexander Hair. 586 p. Ellis Horwood
Serie in Acarology.
- HOMSHER, P.J.; SONENSHINE, D.E. (1975) Scanning electron microscopy of ticks for systematic studies . Fine structure of Haller's organ in ten species of Ixodes.
J. trans. amer. micros. Soc., 94(3) : 368-374.
- (1977) Scanning electron microscopy of ticks for systematic studies.
2. Structure of Haller's organ in Ixodes brunneus and Ixodes frontalis.
J. med. entomol., 14(1) : 93-97.
- (1979) Scanning electron microscopy of ticks for systematic studies :
3. Structure of Haller's organ in five species of the subgenus Multidentatus of the genus Ixodes.
Rec. ad. acarol., 2 : 485-490.
- HONZÁKOVÁ, E.; SIXL, W.; WALTINGER, H. (1975) Scanning electron microscopy of the ticks Ixodes laguri and Ixodes arboricola : surface structures of Haller's organ.
Folia parasitol. (Praha), 22 : 241-243.
- JUBERTHIE-JUPEAU, L.; BARETH, C. (1980) Ultrastructure des sensilles de l'organe cupuliforme de l'antenne des Campodés (Insecta, Diplura).
Int. J. Insect Morphol. Embryol., 9 : 255-268.
- KAFKA, W.A. (1970) Molekulare Wechselwirkungen bei der Erregung einzelner Riechzellen.
Z. vergl. Physiol., 70 : 105-143.
- KAISLING, K.E. (1975) Sensorische Transduktion bei Riechzellen von Insekten.
Verh. Dtsch. Zool. Ges., 67 : 1-11.
- KEIL, T (1976) Sinnesorgane auf den Antennen von Lithobius forficatus L. (Myriapoda, Chilopoda). I. Die Funktionsmorphologie der "Sensilla trichodea".
Zoomorphol., 84 : 77-102.
- (1984) Very tight contact of tormogen cell membrane and sensillum cuticle : ultrastructural basis for high electrical resistance between receptor-lymph and subcuticular spaces in silkmoth olfactory hairs.
Tissue and Cell, 16 (1) : 131-135.
- KLEIN, U. (1981) Sensilla of the cricket palp.
Cell Tissue Res., 219 : 229-252.
- LAMBIN, M. (1973) Les sensilles de l'antenne chez quelques blattes et en particulier chez Blaberus craniifer (Burm.).
Z. Zellforsch., 143 : 183-206.
- LEAHY, M.G.; VAN OE HEY, R.; GALUN, R. (1973) Assembly pheromone(s) in the soft tick Argas persicus (Oken).
Nature, 246 : 515-516.

- LEES, A.D. (1948) The sensory physiology of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L.
J. exptl. Biol., 25 : 145-207.
- LEONOVICH, S.A. (1976) The tarsal gland of ixodid ticks (Ixodidae).
Parazitologiya, Leningrad, 10(5) : 457-458.
- (1977) Electron microscopy studies of Haller's organ of the tick *Ixodes persulcatus* (Ixodidae).
Parazitologiya, Leningrad, 11(4) : 340-347.
 - (1978) Fine structure of Haller's organ in the tick *Hyalomma asiaticum* P. Sch. & E. Schl. (Parasitiformes, Ixodidae, Amblyominae).
Ent. obozr., 58(1) : 221-228.
 - (1979) Ultrastructural investigations of Haller's organ in argasid ticks, *Argas tridentatus* (Argasinae).
Parazitologiya, Leningrad, 13(5) : 483-487.
- MATILE, H. (1982) Etudes virologiques et épidémiologiques sur l'encéphalite à tiques en Suisse.
These. Uni. Neuchâtel. ADAG Administration & Druck AG. 98 pp.
- MEINECKE, C.C. (1975) Riechsensillen und Systematik der Lamellicornia (Insecta, Coleoptera).
Zoomorphol., 82 : 1-42.
- MOULINS, M. (1971) Ultrastructure et physiologie des organes épipharyngiens et hypopharyngiens (chimiorécepteurs) de *Blabera craanifer* Burun (Dictyoptère).
Z. vergl. physiol., 73 : 139-166.
- NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (1981) Ultrastructure des organes sensoriels de l'antenne de *Polyxenus lagurus* (Diplopode, Pénicillate). 1. Les cônes sensoriels apicaux du 8^e article antennaire.
Ann. Sc. Nat. Zool., Paris, 13(3) : 95-114.
- PETER, O. (1982) Contribution à la connaissance de l'écologie de la "rickettsie suisse" transmise par la tique *Ixodes ricinus* L., 1758.
Thèse de doctorat ès sciences, Université de Neuchâtel, Suisse.
- PHILLIPS, C.E.; VAN DE BERG, J.S. (1976a) Directional flow of sensillum liquor in blowfly (*Phormia regina*) labellar chemoreceptors.
J. Insect Physiol., 22 : 425-429.
- (1976b) Mechanism for sensillum fluid flow in trichogen and tormogen cells of *Phormia regina* (Meigen) (Diptera : Calliphoridae).
Int. J. Insect Morphol. & Embryol., 5(6) : 423-431.
- RECHAV, Y.; TERRY, S.; KNIGHT, M.M.; CROSS, R.M.M. (1977) Chemoreceptor organs used in detection of pheromone(s) of the tick *Amblyomma hebraeum* (Acarina, Ixodidae).
J. med. entomol., 14(4) : 395-400.
- REIMER, L. (1967) Elektronenmikroskopische Untersuchungs- und Präparationsmethoden.
Ed. Springer Verlag, Berlin.
- RIEDER, N.; SPANJOL, H. (1980) Die Rezeptoren an den ersten Antennen von *Leptestheria dahalacensis* Ruppel (Crustacea, Conchostraca).
Zoomorphol., 95 : 169-179.

- ROSHOY, M.A.; FOELIX, R.F.; AXTELL, R.C. (1972) The subgenus Persicargas (Ixodoidea : Argasidae : Argas). 16. Fine structure of Haller's organ and associated tarsal setae of adult A. (P.) arboreus Kaiser, Hoogstraal, and Kohls.
J. Parasitol., 58(4) : 805-816.
- SABATINI, O.D.; BENSCH, K.G.; BARNETT, R.J. (1962) Preservation of ultrastructure and enzymatic activity by aldehyde fixation.
J. histochem and cytochem., 10 : 652.
- SAMSON, K. (1909) Zur Anatomie und Biologie von Ixodes ricinus L.
Zeit. wissenschaft. Zool., 93 : 185-236.
- SCHALLER, D. (1978) Antennal sensory system of Periplaneta americana L.. Distribution and frequency of morphologic types of sensilla and their sex-specific changes during postembryonic development.
Cell Tissue Res., 191(1) : 121-139.
- SCHONI, R.; HESS, E.; BLUM, W.; RAMSTEIN, K. (1984) The aggregation-attachment pheromone of the tropical bont tick Amblyomma variegatum Fabricius (Acari, Ixodidae) : isolation, identification and action of its components.
J. insect physiol., 30 : 613-618.
- SINITSINA, E.E. (1974) Electrophysiological reactions of Haller's organ neurons in the tick Hyalomma asiaticum P. Sch. and E. Schl. to odor.
Parazitologiya, Leningrad, 8(3) : 223-226.
- SIXL, W.; GAILHOFER, E.; WALTINGER, H. (1972) Rastelektronenoptische Untersuchungen an Zecken. VII. Ixodes redikorzevi Olenew, 1927 (Weibchen).
Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark, 102 : 181-186.
- SONENSHINE, D.E.; SILVERSTEIN, R.M.; REHAV, Y. (1982) Tick pheromone mechanisms.
In "Physiology of ticks" (vol. 1). Ed. F. D. Obenchain, R. Galun. Pergamon Press. 509 pages.
- SPURR, A.R. (1969) A low viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy.
J. ultrastruct. Res., 26 : 31-43.
- SPIELMAN, A.; CLIFFORD, C.M.; PIESMAN, J.; CORVIN, M.D. (1979) Human babesiosis on Nantucket island, USA : description of the vector Ixodes (Ixodes) dammini, n.sp. (Acarina : Ixodidae).
J. med. entomol., 15(3) : 218-234.
- STEINBRECHT, R.A. (1973) Der Feinbau olfaktorischer Sensillen des Seidenspinners (Insecta, Lepidoptera). Rezeptorfortsätze und Reizleitender Apparat.
Z. Zellforsch., 139 : 533-565.
- STEINBRECHT, R.A.; MULLER, B. (1976) Fine structure of the antennal receptors of the bed bug, Cimex lectularius L.
Tissue & cell, 8(4) : 615-636.
- THURM, U. (1964) Mechanoreceptors in the cuticle of the honey bee. Fine structure and stimulus mechanism.
Science, 145 : 1063-1065.
- WALADDE, S.M. (1977) The sensory nervous system of the adult cattle tick Boophilus microplus. II. Scanning electron microscopy.
J. Aust. Ent. Soc., 116 : 73-79.

- (1982) Tip recording from Ixodid tick olfactory sensilla : responses to tick related odours.
J. comp. physiol., 148 : 411-418.
- WALADDE, S.M.; RICE, M.J. (1982) The sensory basis of tick feeding behaviour.
In : Physiology of ticks. Vol. 1. Ed. F.D. Obenchain, R. Galun. Pergamon Press. 509 pages : 71-118.
- WALADDE, S.M.; KDKWARO, E.D.; CHIMTAWI, M. (1981) A cold receptor on the tick Rhipicephalus appendiculatus. Electrophysiological and ultrastructural observations.
Insect Science and its Appl., 1 (2) : 191-196.
- ZOLOTAREV, E.K.; ELIZAROV, Y.A. (1964) An inquiry into chemoreception of insects and mites. The behaviour of Ixodes persulcatus P.Sch. under the effect of repellents.
Med. parazit., Moskva, 33 (1) : 47-53.

PLANCHE I.

Faces dorsales du tarse I droit des 3 stades évolutifs d'I. ricinus, représentés à la même échelle.

dI, dII, C, dIII et dIV sont les groupes topographiquement distincts.

Flèche : localisation du mécanorécepteur intracuticulaire dorsal.

a = face latérale antérieure.

p = face latérale postérieure.

trait = 100 µm.

Fig. A : Adulte.

Fig. B : Nymphe.

Fig. C : Larve.

PLANCHE II.

Fig. A : Adulte. Soies des groupes dI, dII et dIII du tarse I droit ainsi que les soies aI,5 et pI,5 des faces latérales, et C,1 de la capsule.

gd = glande dermique.

Trait = 50 µm.

Fig. B : Adulte. Groupe dII formé des soies basiconiques dII,1 (de type wp-sw A, dII,2 et dII,4 (de type np D), dII,3 (de type np E), dII,5 et dII,6 (de type wp-dw C).

dII,1 est la soie distale du groupe, dII,3 la soie la plus proche du bord postérieur de la cuvette.

Les plis à la base des soies sont des artéfacts dus au mode de préparation (lavage par reflux dans un Soxhlet).

p = pore

ca = cannelure

têtes de flèche : rainures de dII,5 et dII,6

trait = 10 µm.

Fig. C : Adulte. Groupe dI formé des soies dI,1, dI,2 (de type wp-sw C), dI,3 et dI,4 (de type np C). Les soies de ce groupe sont implantées perpendiculairement à la surface de la patte.

flèche = lieu d'implantation et orientation de la microélectrode à la base de dI,1 dans les expériences d'électrophysiologie.

têtes de flèche = limite entre les régions à pores et sans pores de dI,1 et dI,2.

trait = 10 µm.

PLANCHE III.

Fig. A : Adulte. Capsule ouverte artificiellement. Elle contient les sensilles basiconiques C,2 - C,7 de type wp-sw B, et C,1 de type wp-sw D. Comparer avec Pl.XIV,B.

trait = 10 µm.

Fig. B : Adulte. Groupe dIII, formé des sensilles chaétiques dIII,1 (de type ts), dIII,3 (de type wp-dw B), dIII,2, dIII,4, dIII,5 et dIII,6 (de type wp-dw A). Noter la pointe distincte de ces soies. A l'arrière-plan, le groupe dII et le toit de la capsule C.

trait = 10 µm.

PLANCHE IV.

Faces latérales antérieures du tarse I des 3 stades évolutifs d'L. ricinus.

aI et aII : les 2 groupes de soies de la face latérale antérieure. Toutes les soies de la face dorsale (voir fig. C), sauf celles de C, sont orientées perpendiculairement à la surface du tarse. Les soies de la face ventrale sont orientées vers l'avant et forment un angle d'environ 30° avec la surface de la patte. La chaetotaxie de cette face est identique à celle de la face latérale postérieure.

Têtes de flèche : localisation du mécanorécepteur intracuticulaire proximal ventral.

Fig. A : Larve. Trait = 50 µm.

Fig. B : Nymphe. Trait = 100 µm.

Fig. C : Adulte.

Etoile = pulvillus.

flèche épaisse = prétarse.

trait = 100 µm.

PLANCHE V.

Faces ventrales du tarse I droit des 3 stades évolutifs.

l - n = soies de la face ventrale.

aI1, aI4 = soies de la face latérale antérieure.

pI1, pI4 = soies de la face latérale postérieure.

MC = localisation des mécanorécepteurs intracuticulaires ventraux.

Fig. A : Larve. pI,4 est située plus loin de vI,6 que aI,4 de vI,5.

trait = 50 µm.

Fig. B : Nymphe. Trait = 100 µm.

Fig. C : Adulte, groupe vI. Les soies aI,1 et pI,1 dépassent le prétarse.

Grosse flèche = prétarse.

trait = 50 µm.

PLANCHE VI.

Fig. A : Coupe longitudinale de la base d'une sensille trichoïde. La lame articulaire (lar) et la cuticule fibreuse (cf) fixent le pied de la soie à la cuticule de la patte (C) et forment un bourrelet (flèche).

ct = corps tubulaire.
orientation de la soie : v = ventral d = dorsal.
(Larve, sensille al,1)
trait = 1 μ m.

Fig. B : Coupe longitudinale de la base d'une sensille basiconique. La lame articulaire (lar) et la cuticule fibreuse (cf) fixent le pied de la soie (flèche) à la cuticule de la patte (C) et ne forment pas de bourrelet.

cm = corps multivésiculaire.
4 = cellule enveloppante 4.
(Larve, sensille dII,1)
trait = 5 μ m.

Fig. C : La surface de la soie est striée longitudinalement selon une périodicité de 40-50 nm (flèches). La cavité lymphatique interne (cI) contient 1 dendrite (De) et de la lymphe dense et fine; celle-ci pénètre dans les canaux radiaux (cr) et dans les canaux longitudinaux (étoile). La cavité lymphatique interne et les canaux radiaux sont bordés des couches L4 (dense, la plus proche de la lymphe), L5 (intermédiaire et claire) et L6 (dense).

cII = sinus de la cavité lymphatique externe.
(Nymphe, coupe transversale de la région distale du sensille dIII,4).
trait = 0,5 μ m.

Fig. D : L'épicuticule recouvrant la soie est constituée de 3 couches distinctes : L1 (externe, dense et granulaire), L2 (transparente et dont la substance remplit la cavité du pore), L3 (trilamellée : une lamelle dense granulaire, une lamelle transparente et une plus épaisse et dense).

Sensille dII,1 (wp-sw A) de larve. La couche L3 borde le pore jusqu'au lieu d'insertion de la lame granulaire (grosse flèche) suspendant le bouchon (b).

c = cuticule de la soie.

f = pore-tubule.

lu = lumière de la soie.

trait = 0,1 μ m. Fixation d'après Dalton.

Fig. E : Des canalicules (ci) denses relient la cavité lymphatique externe (cII) à la surface de la soie.

Coupe transversale de la région distale d'une sensille de type tp A (al,2 adulte). La cavité lymphatique interne (cI) contient 3 dendrites (De); la cavité lymphatique externe (cII) et la cavité lymphatique interne occupent chacune un canal distinct. La structure à ce niveau est identique à celle des sensilles du type ts.

trait = 1 μ m.

PLANCHE VII.

Fig. A : Coupe longitudinale de 2 segments dendritiques externes (Dei) et internes (Dee) accompagnés des cellules accessoires 1, 2, 3, 4 et 5. La cellule 4 ou cellule trichogène est riche en Rel. Le pôle apical des cellules 4 est bordé de microvillosités qui sont en contact avec la lymphe de la cavité lymphatique externe (cII). Le nombre de mitochondries du segment proximal des dendrites diminue à proximité des corps basaux (cb). La cellule thécogène 2 contient des microtubules, plus nombreux à la hauteur de la gaine (G).
cm = corps multivésiculaire.
(adulte, sensille C,5)
trait = 1 µm.

Fig. B : Coupe transversale au niveau du segment interne des 5 dendrites non mécanosensibles (De) et des 2 dendrites mécanosensibles (de) de al,5 (nymphe) où l'on trouve encore des mitochondries (m). Les dendrites sont fixées les unes aux autres et aux cellules voisines par des desmosomes septés (flèches). L'apex de la cellule 1 est bordé de microvillosités en contact avec la lymphe dense de la cavité lymphatique interne.
a,b et 2 = cellules enveloppantes.
trait = 1 µm

PLANCHE VIII.

Fig. A : Coupe transversale de la région ciliaire de 4 dendrites. Dans l'une d'elles (flèche) les (9x2)+0 microtubules sont visibles. La gaine (G) apparaît dans la cellule thécogène (2); les cellules 2 et 3 sont riches en microtubules.
cII = cavité lymphatique externe dans laquelle se trouvent des microvillosités de la cellule trichogène. Dans le cas particulier de ce sensille (C,7 - adulte), la lymphe de la cavité lymphatique interne (cI) est transparente).
ds = desmosomes septés.
4 = cellule enveloppante 4.
trait = 1 µm.

Fig. B : Coupe transversale de la région proximale du segment externe de 3 dendrites où sont répartis les microtubules.
3 = procès de la cellule enveloppante 3 où l'on voit des microtubules.
4 = cellule trichogène riche en mitochondries et Rel (Rel). Une citerne de ce dernier occupe chacune des microvillosités (mv).
5 = cellule tormogène.
C = cuticule de la patte.
(Adulte, dII,6).
trait = 1 µm.

Fig. C : Coupe transversale, proximal au fond de la capsule (nymphé), à travers les faisceaux des cellules des sensilles C,1, C,2 et C,3 (grosses flèches 1 - 3).
trait = 1 μ m.
La suite de la légende se trouve avec celle de la planche suivante.

PLANCHE IX.

Coupe transversale de la même préparation que celle de la planche précédente, localisée quelques coupes plus loin en direction distale. Sensilles C,1 - C,7 = grosses flèches 1 - 7.
Trait = 1 μ m.

Ces 2 figures (Pl.VIII,C et Pl.IX) permettent de suivre la succession des cellules et de leurs structures le long de l'axe constitué par les dendrites dans le sens proximal-distal au niveau de la constriction ciliaire.

Pl.VIII,C : a) Sensille C,1. Coupe des segments internes des dendrites (De); les mitochondries sont nombreuses, ce qui indique que l'on n'est pas au niveau des corps basaux. La cellule accessoire 1 a de nombreuses microvillosités. La cellule thécogène (2) contient des microtubules, de même que la cellule 3. Sur cette coupe, les cellules trichogènes (4 et 4') ont des microvillosités. Les cellules tormogènes (5 et 5') sont coupées alors qu'elles ne sont pas jointives sur leurs 2 faces (têtes de flèches = jonctions cellulaires 4/4', et 5/5').

b) Sensille C,2. Les dendrites (De) contiennent des corps basaux et n'ont plus de mitochondries. Il ne reste que quelques microvillosités de la cellule 1. La gaine G se trouve à l'intérieur de la cellule thécogène (2).
3 = cellule enveloppante 3.

Pl. IX : c) Sensille C,6. La cavité lymphatique interne est occupée par 2 dendrites contenant un corps basal, et par 3 autres ayant une structure ciliaire de (9x2)+0 microtubules, ainsi que par des microvillosités de la cellule 1 et des procès de la cellule thécogène.

d) Sensille C,5. Les segments dendritiques externes occupent la cavité lymphatique interne. La cellule thécogène (2) et la cellule 3 (3) contiennent des microtubules.
4, 4' = cellules trichogènes.
5, 5' = cellules tormogènes.

e) Sensille C,3. La cellule thécogène n'existe plus à ce niveau; la surface de la cellule 3 (3) diminue.

PLANCHE X.

Fig. A : Coupe transversale au niveau de la région médiane du segment externe des dendrites. Ce sensille possède 2 faisceaux distincts de dendrites. L'un d'eux, constitué de 5 dendrites, est encore contenu dans la gaine (G); la gaine de l'autre faisceau s'est arrêtée plus bas (6 dendrites), les cavités lymphatiques externe et interne sont alors confondues.
pe = procès des cellules enveloppantes se prolongeant dans la lumière de la soie.

Sensille de type wp-sw C (dI,2 - adulte). L'épaisseur de la paroi de cette région mesure environ le 1/4 du diamètre total.

Trait = 1 μ m.

Fig. B : Sensille à fonction bi-ou multimodale. La gaine (g) des 2 dendrites mécanosensibles (de), coupés au niveau des corps basaux (cb), n'est pas complète (flèche). La cellule a est certainement la cellule thécogène.

Coupe transversale de la région proximale du segment externe des 5 dendrites non mécanosensibles (De). La cellule thécogène (2) contient de nombreux microtubules.

(Larve, aI,5).

b, 3, 4 et 5 : cellules enveloppantes.

Trait = 1 μ m.

Fig. C : Coupe d'un sensille bimodal. Dans l'hypoderme (h), coupe transversale des 2 dendrites mécanosensibles (de), enfermées dans la gaine, elle-même contenue dans la cellule b, et de la dendrite (De) innervant la soie. En outre, coupe longitudinale du pied de la soie. La gaine (g) des corps tubulaires (ct) est fixée latéralement par de la cuticule fibreuse (cf); sa surface est aplatie et s'appuie sous le pied de la soie (tête de flèche).

(Larve, dI,3).

Trait = 1 μ m.

Fig. D : Sensille dIV,3 (adulte). Coupe transversale de la région médiane du segment externe des dendrites (De). L'axe de l'étranglement longitudinal (grosse flèche) entre les 2 corps tubulaires (ct) fait face au faisceau des dendrites (De) innervant la soie. Les 2 corps tubulaires sont à la base de la face postérieure de la soie.

Double flèche a-p = direction des faces latérales antérieure et postérieure.

Trait = 1 μ m.

PLANCHE XI.

Fig. A : Coupe longitudinale du pied d'un sensille à fonction uniquement mécanoréceptrice. La région distale des 2 dendrites (de) est modifiée en corps tubulaires (ct). Ceux-ci s'appuient sous

le pied de la soie et sont suspendus de part et d'autre par de la cuticule fibreuse (cf).

lar = lame articulaire

g = gaine

C = cuticule de la patte

orientation de la coupe : pr = proximal di = distal

(Adulte, VII,11)

trait = 1 μ m.

Fig. B : Coupe transversale au niveau des corps basaux des dendrites mécanosensibles (de). La cellule t est la cellule thécogène où la gaine (g) est formée.

u et v = les 2 autres cellules accessoires.

(Adulte, aII,5)

Trait = 1 μ m (fixation d'après Sabatini).

Fig. C : Coupe transversale de la région ciliaire des 2 dendrites mécanosensibles (de). Sur cette prise de vue, la disposition des cellules accessoires (t, u, v) est caractéristique. Le hyaloplasme de ces cellules est clair, et il contient des microtubules.

g = gaine

(Larve, VI,5)

Trait = 0,5 μ m.

Fig. D : Coupe transversale des corps tubulaires des 2 dendrites mécanosensibles (de). Cette prise de vue montre quelques microvillosités à l'apex de la cellule enveloppante u.

La cellule t n'existe plus à ce niveau.

v et w = autres cellules accessoires

(Adulte, VI,5)

Trait = 1 μ m.

PLANCHE XII.

Fig. A : Sensille de type wp-sw. Des filaments (f) ou pore-tubules, de diamètre de 5-25 nm, joignent le bouchon à la lumière de la soie.

cr = canal radiaire

(Adulte, dI,1 de type wp-sw C)

Trait = 0,1 μ m.

Fig. B : Sensille de type wp-sw. Les bouchons (b) des sensilles wp-sw sont fixés à la cuticule environnante par une lame granulaire (flèche) d'où partent les pore-tubules (f).

Larve, C,1, coupe longitudinale)

Trait = 0,5 μ m.

Fig. C : Sensille de type wp-sw.

Grosse flèche = tubule. On distingue 3 zones : les 2 zones externes qui correspondent à la paroi du tubule, et la zone interne, granulaire qui correspond au contenu.

Tête de flèche = bouchon.

(Larve, C,1, de type wp-sw D. Coupe longitudinale tangentielle)

Trait = 0,5 μ m.

Fig. D : Sensille de type wp-sw. Coupe au niveau de la région médiane du segment externe des dendrites. Celles-ci sont contenues dans la gaine (G). A ce niveau aucun pore ne perce la cuticule. Des microvillosités des cellules trichogènes (pe) se trouvent dans la cavité lymphatique externe (cII).

(Adulte, C,2 de type wp-sw B)

Trait = 1 μ m.

Fig. E : Sensille wp-sw A. L'épaisseur de la cuticule (c) de ce sensille est irrégulière. Le diamètre des canaux radiaires n'est pas uniforme (flèche). Les microvillosités des cellules trichogènes ne se distinguent pas toujours nettement des ramifications des dendrites.

(Adulte, dII,1)

Trait = 1 μ m.

Fig. F : Sensille de type wp-sw A. Les pores sont distants les uns des autres de 200-400 nm. Le diamètre de la soie décroît régulièrement.

(Adulte, dII,1)

Trait = 1 μ m.

PLANCHE XIII.

Fig. A : Coupe transversale de la base des 6 sensilles de dII au niveau de la région proximale des dendrites. Les microvillosités de la cellule trichogène (4) de dII,1, dII,5 et dII,6 sont nombreuses; le volume de la cavité lymphatique externe (cII) de dII,1 est important. L'aspect des cellules enveloppantes des 3 autres sensilles est différent; elles ont tendance à former des lamelles.

Têtes de flèche 1-6 = sensille dII,1 - dII,6.

(Adulte)

Trait = 5 μ m.

Fig. B : Coupe longitudinale de la base d'une sensille basiconique de la capsule. La cuticule du fond de la capsule (C) est en continuité avec celle de la soie (c).

lu = lumière

(Larve, sensille de type wp-sw B)

Trait = 1 μ m. (Fixation d'après Dalton).

Fig. C : Sensille de type wp-sw B. La cuticule de la soie est mince (env. 100 nm). Les dendrites occupent le centre de la lumière, et sont contenues par des procès des cellules trichogènes (pe). Les pore-tubules (f) sont pris dans ces amas. Les pores (p) sont obstrués par la substance épicuticulaire L2.

De = dendrite.

(Nymphé, C,2)

Trait = 0,5 μ m.

PLANCHE XIV.

Fig. A : Sensille de type wp-sw B. Les pores sont distants de 200 à 400 nm. Le diamètre de la soie décroît régulièrement.
(Adulte)
Trait = 1 µm.

Fig. B : Coupe du tarse I à travers le fond de la capsule, au niveau de la région proximale du segment externe des dendrites des sensilles. C,7 est aisément repérable (7). Pour la localisation des autres sensilles, comparer avec la Pl. III, A.
gd = glande dermique.
(Adulte)
Trait = 10 µm.

Fig. C : Sensille de type wp-sw B. Les pores sont obstrués, outre par la substance de L2, par une matière dense et granulaire qui s'étale également en surface (flèche).
pe = procès des cellules trichogènes
grosse flèche = masse dense homogène
(Adulte, C,3)
Trait = 0,5 µm.

Fig. D : Coupe transversale de la région proximale du segment externe des 4 dendrites de C,7 (adulte). La lymphe de la cavité lymphatique externe (cII) est très claire.
2 et 3 = cellules enveloppantes
G = gaine
Trait = 1 µm.

PLANCHE XV.

Coupe transversale du tarse I, proximal au fond de la capsule. La localisation de C,7 est aisée grâce à l'importance de sa cavité lymphatique externe (étoile).
Têtes de flèches 1 - 7 = localisation des 7 sensilles de la capsule.
cp = cavité générale du tarse, gd = glande dermique.
(Adulte)
Trait = 10 µm.

PLANCHE XVI.

Fig. A : Sensille de type wp-sw C. Les pores sont distants les uns des autres de 600 nm. L'extrémité forme une petite pointe distincte, exempte de pores.
p = pore
(Adulte, dI,1)
Trait = 1 µm.

Fig. B : Coupe transversale de la saillie supportant le groupe dI. Le volume est occupé principalement par les cellules des sensilles wp-sw C dI,1 et dI,2. Les faisceaux des cellules des sensilles de type np C, dI,3 et dI,4, sont modestes. Les cavités lymphatiques externes de dI,1 et dI,2 se dis-

tinguent très bien. dI,2 est innervé par 2 faisceaux de neurones, l'un (a) de 6 neurones, et l'autre (b) de 5 neurones.

Têtes de flèches 1 - 4 = sensilles dI,1 - dI,4

(Adulte)

Trait = 10 μ m (Fixation d'après Dalton).

PLANCHE XVII.

Fig. A : Coupe transversale du tarse montrant, en coupe longitudinale, la base de dI,1 et de dI,4, ainsi que les cellules de dI,1, dI,2 et dI,4, en particulier les cellules trichogènes de dI,1 (ce 4) et dI,2. A la base de ces dernières, on distingue des inclusions claires et denses (étoile), ainsi que les noyaux. A l'apex, les vastes cavités lymphatiques externes (cII).

h = hypoderme

cp = cavité générale du tarse.

(Adulte)

Trait = 10 μ m.

Fig. B : Coupe transversale au niveau de la région distale d'une sensille wp-sw C. La paroi mesure environ le 1/5 du diamètre total. Quelques procès des cellules trichogènes (pe) atteignent ce niveau. 12 dendrites sont réparties dans la lumière.

cr = canal radiaire

(Adulte, dI,2)

Trait = 1 μ m.

Fig. C : Coupe longitudinale de la base d'une sensille wp-sw C. La cuticule de la base de la soie (c) est en continuité avec celle de la protubérance (étoile). Comparer avec la Pl.VI,B.

C = cuticule du tarse

lar = lame articulaire

cf = cuticule fibreuse

Flèche = lieu d'implantation et orientation de la microélectrode dans les expériences d'électrophysiologie.

(Adulte, dI,1)

Trait = 10 μ m (Fixation d'après Dalton).

PLANCHE XVIII.

Coupe transversale proximale à celle de la Pl.XV, au niveau de la région ciliaire des dendrites de dI,1 et dI,2. Les 2 faisceaux des segments internes des dendrites de dI,2 (a et b) sont situés plus près de la paroi antérieure du tarse (A), et le faisceau de dI,1 de la paroi postérieure (P). Le "déplacement" des cellules trichogènes est moins nette, elles semblent cependant suivre ce déplacement.

Têtes de flèche 1 - 4 = sensilles dI,1 - dI,4

(Nymphe)

Trait = 5 μ m.

PLANCHE XIX.

- Fig. A : Sensille wp-sw D. Vue latérale de l'extrémité distale de C,1. La surface de cette région est irrégulière.
(Adulte)
Trait = 1 μ m.
- Fig. B : Sensille wp-sw D. Coupe transversale de l'extrémité distale de C,1. La section est aplatie. La cuticule de la paroi (c) forme des prolongements irréguliers vers la lumière.
p = pore
flèche = substance constitutive des pore-tubules.
(Adulte)
Trait = 0,5 μ m.
- Fig. C : Sensille de type wp-dw A. Coupe transversale au niveau de la région proximale du segment externe des dendrites.
3 = cellule enveloppe 3, au cytoplasme très clair.
2 = quelques prolongements de la cellule thécogène.
4 et 4' = cellules trichogènes.
5 et 5' = cellules tormogènes.
(Nymphe, dIII,5)
Trait = 1 μ m.
- Fig. D : Sensille de type wp-dw B. Coupe transversale de la soie au-dessous des rainures. Les sinus de la cavité lymphatique externe (cII) sont réunis; la cavité lymphatique interne (cI) est contenue dans un anneau partiel de cuticule.
ci = canalicule.
(Nymphe, dIII,3)
Trait = 0,5 μ m.
- Fig. E : Sensille de type wp-dw A. Coupe transversale de la région proximale de la soie. La paroi est simple. La cavité lymphatique interne est contenue dans une gaine (G). Le reste de la lumière est occupé par la lymphe de la cavité lymphatique externe et par un procès d'une cellule enveloppante (pe).
(Adulte, dIII,4)
Trait = 1 μ m.

PLANCHE XX.

- Fig. A : Sensille chaétique de type wp-dw A. Les 2/3 supérieurs de la soie sont parcourus de 5 rainures (r) longitudinales; l'extrémité, en forme de petite pointe distincte, en est exempte. Ce type de soie ne se différencie pas extérieurement du type wp-dw B.
(Adulte, dIII,4)
Trait = 5 μ m.
- Fig. B : Sensille de type wp-dw A. Coupe longitudinale légèrement oblique de la base de ce sensille. Il s'agit d'un sensille chaétique sans mécanorécepteurs.
lar = lame articulaire
cf = cuticule fibreuse
(Larve, dIII,2)
Trait = 1 μ m.

Fig. C : Sensille de type wp-dw A. Coupe transversale au niveau de la base des rainures. L'extrémité proximale des canaux radiaires est bifurquée (flèches). La cavité lymphatique interne contient 2 dendrites.
(Adulte, dIII,5)
Trait = 1 μ m.

Fig. D : Sensille de type wp-dw B. Coupe oblique à tangentielle de la région distale de la soie permettant de voir l'alignement régulier des canaux radiaires (cr), distants les uns des autres d'environ 200 nm.
(Adulte, dIII,3)
Trait = 1 μ m.

Fig. E : Sensille de type wp-dw B. Coupe transversale de la région distale de la soie. La cavité lymphatique interne (cI) contient 5 dendrites et de la lymphe fine et dense. Cette lymphe pénètre dans les canaux radiaires (cr) dont l'extrémité distale débouche dans un canal longitudinal réduit (étoile).
cII = sinus de la cavité lymphatique externe.
(Adulte, dIII,3)
Trait = 0,5 μ m.

Fig. F : Sensille de type wp-dw C. Coupe transversale de la région distale de la soie. La cavité lymphatique interne (cI) mesure 1/5 du diamètre total et contient 2 dendrites. Les sinus de la cavité lymphatique externe (cII) se rejoignent par endroits (tête de flèche).
Petite flèche = absence de rainure longitudinale.
r = rainure
ci = canalicule
cr = canal radiaire
(Adulte, dII,5)
Trait = 0,5 μ m.

PLANCHE XXI.

Fig. A : Sensille de type ts. Les canaux de la cavité lymphatique externe et interne sont confondus. Cette structure est identique à celle d'une sensille de type tp A.
cII = cavité lymphatique externe
cI = cavité lymphatique interne
De = dendrite
(Adulte, dIII,1)
Trait = 1 μ m.

Fig. B : Sensille de type ts. Coupe transversale au niveau de la fente longitudinale (p). La cavité lymphatique interne (cI) contient une dendrite. La cavité lymphatique externe (cII) occupe un second canal.
(Adulte, dIII,1)
Trait = 0,5 μ m.

Fig. C : Sensille de type ts. L'extrémité distale forme une pointe distincte, en-dessous de laquelle se trouve une fente longi-

tudinale (fe) de 2-3 μm .
(Adulte, dIII,1)
Trait = 1 μm .

Fig. D : Sensille de type ts. Coupe transversale au niveau de la région ciliaire des dendrites. L'une d'elles se ramifie (flèche). La cavité lymphatique interne (ci) contient de la lymphe dense, les dendrites et des microvillosités de la cellule accessoire 1.
2 = cellule thécogène.
G = gaine
3 = cellule enveloppante 3 au hyaloplasme très clair.
4 = cellule trichogène
5 = cellule tormogène.
a = cellule thécogène des corps tubulaires.
b = cellule enveloppante des corps tubulaires.
(Nymphe, dIII,1)
Trait = 1 μm .

Fig. E : Sensille chaétique de type tp A.
(Adulte, a1,2)
Trait = 10 μm .

Fig. F : Extrémité distale d'un sensille tp A. L'extrémité forme une pointe distincte. L'ouverture du pore n'est pas visible en MEB.
(Adulte, p1,5)
Trait = 1 μm .

PLANCHE XXII.

Fig. A : Sensille de type tp A. La cavité lymphatique interne (ci), qui contient 2 dendrites, est en relation avec l'extérieur par l'intermédiaire du pore (p).
(Adulte, dIV,4)
Trait = 0,1 μm .

Fig. B : Sensille de type tp B. Coupe transversale de l'extrémité distale. La cavité lymphatique interne (ci) est remplie d'une lymphe dense; elle est en contact avec l'extérieur par un pore minuscule (flèche). De nombreux canalicule (ci), remplis d'une substance très dense, forment un réseau autour de la cavité de la soie.
(Adulte, a1,1)
Trait = 0,5 μm .

Fig. C : Coupe transversale, proximale à la coupe précédente. Les 2 cavités, ci et cII, sont visibles.
Trait = 0,5 μm .

Fig. D : Sensille de type tp B. Coupe transversale vers le milieu de la soie. La cavité lymphatique interne (ci), qui contient 4 dendrites, est enfermée dans une gaine qui est ici partiellement soudée à la paroi (flèche). Les canalicules (ci) sont nombreux.
(Adulte, aI,1)
Trait = 1 μm .

Fig. E : Sensille chaëtique de type tp B. Cette soie fait une torsion d'environ 90° vers l'extérieur; l'extrémité est arrondie.
(Adulte, aI,1)
Trait = 10 μ m.

Fig. F : Sensille de type tp B. Coupe transversale au niveau de la région proximale du segment externe des dendrites (De). La disposition des cellules enveloppantes est particulière.
2 = cellule thécogène.
3 = vraisemblablement cellule trichogène, étant donné le grand nombre de microvillosités.
4 et 4' = cellules à fonction inexplicable.
5 et 5' = cellules tormogènes.
de = dendrites des corps tubulaires
a et b = cellules enveloppantes.
(Adulte, pI,1)
Trait = 5 μ m (Fixation d'après Dalton).

Fig. B : Sensille de type tp B. Coupe transversale distale par rapport à la coupe précédente; les cellules 4 et 4' ne sont plus présentes.
(Adulte, aI,1)
Trait = 2 μ m.

PLANCHE XXIII.

Fig. A : Sensille de type np A. Les sensilles de ce type sont élançés et arqués.
(Adulte, vII,16)
Trait = 10 μ m.

Fig. B : Sensille de type np A. La surface de ce type de sensille est parcourue de cannelures longitudinales (ca) distantes de 100-200 nm.
(Adulte, vII,3)
Trait = 1 μ m.

Fig. C : Sensille de type np B. Les sensilles de ce type sont plus trapus et ont un port plus raide que les sensilles np A; ils sont aussi parcourus de cannelures longitudinales (ca).
(Adulte, aII,1)
Trait = 10 μ m.

Fig. D : Sensille de type np A. A mi-longueur, la section de ce type de sensille est ovale à triangulaire, l'angle le plus marqué est dirigé contre le tarse.
(Adulte, vI,1)
Trait = 0,5 μ m.

Fig. E : Sensille de type np B. Coupe longitudinale de la base de la soie. Les corps tubulaires (ct) se trouvent à la base de la face dorsale de la soie.
v = ventral
d = dorsal
(Larve, aII,2")
Trait = 1 μ m

Fig. F : Larve, sensille vl,6, de type tp B. Aux cellules accessoires habituelles des dendrites mécanosensibles (cellules a et b) sont associées 3 autres cellules (étoile) au hyaloplasme clair et contenant des microtubules.
Trait = 0,5 µm.

PLANCHE XXIV.

Fig. A : Sensille chaétique de type np C. Cette soie est exempte de pores; l'extrémité forme une pointe distincte. A l'arrière-plan, base du sensille dl,1.
(Adulte, dl,3)
Trait = 10 µm.

Fig. B : Sensille de type np C. Coupe transversale proche de l'extrémité distale. La cavité lymphatique externe (cII) et la cavité lymphatique interne, qui renferme étroitement un seul dendrite (De), sont distinctes.
(Larve, dl,3)
Trait = 0,5 µm.

Fig. C : Sensille de type np C. Coupe transversale près de la base du sensille. La cavité lymphatique interne, qui à ce niveau contient 2 dendrites, est enfermée dans une gaine (G) se trouvant dans la cavité lymphatique externe. La lumière est excentrée et petite.
(Adulte, dl,4)
Trait = 1 µm

Fig. D : Sensille de type np D. Coupe transversale à mi-longueur de la soie. La cavité lymphatique interne (cI) est occupée entièrement par les 3 dendrites, et elle est contenue dans un tube cuticulaire qui prolonge la gaine. L'espace de la cavité lymphatique externe (cII) est occupé par des lamelles des cellules trichogènes et tormogènes.
(Adulte, dlI,3)
Trait = 1 µm (Fixation d'après Dalton).

Fig. E : Sensille de type np D. Coupe transversale au niveau de la région proximale du segment externe des dendrites. L'apex des cellules trichogènes (4) et tormogènes (5), dans une moindre mesure, se modifie en lamelles.
(Adulte, dlI,3)
Trait = 1 µm (Fixation d'après Dalton).

PLANCHE XXV.

Fig. A : Sensille de type np D. Coupe longitudinale de la région ciliaire d'une dendrite (De) qui se divise en 2 segments externes, chacun à partir d'un corps basal (cb).
rc = racine ciliaire.
m = mitochondrie

G = gaine
2 = cellule thécogène
(Adulte, dII,3)
Trait = 1 μ m.

Fig. B : Sensille de type np D. Coupe longitudinale montrant les lamelles (flèche) formées par les cellules trichogènes et tormogènes et remplissant la lumière de la soie.
(Adulte, dII,3)
Trait = 1 μ m.

Fig. C : Sensille de type np D. A l'extrémité distale, les 3 dendrites (De) sont serrées dans la cavité lymphatique interne, elle-même entourée des couches L4, L5 et L6.
(Adulte, dII,3)
Trait = 0,5 μ m (Fixation d'après Dalton).

Fig. D : Sensille de type np E. Coupe transversale proche de l'extrémité distale. Les cannelures (flèches) sont profondes de 40 nm et distantes d'environ 100 nm. La cavité lymphatique interne (cl) est entourée d'une gaine (G) accolée à la cuticule de la soie. Les 3 dendrites, dont l'une est sur le point de s'interrompre, occupent toute la lumière.
(Adulte, dII,2)
Trait = 0,5 μ m

Fig. E : Sensille de type np E. Coupe transversale au niveau de la région proximale du segment externe des dendrites. L'apex des cellules trichogènes (4) se modifie en lamelles.
(Adulte, dII,2)
Trait = 1 μ m.

Fig. F : Coupe transversale du tarse de larve à la hauteur de dII. On reconnaît les régions proximales des segments externes des dendrites des soies dII,6 (6) et dII,3 (3).
Grosse flèche = 3 dendrites et cellules enveloppantes présentes dans l'hypoderme de dII, indépendantes de toute structure cuticulaire.
Trait = 1 μ m.

PLANCHE XXVI.

Fig. A : Coupe transversale du tarse passant à travers les soies de la capsule (C). Sous la cuticule de la face dorsale, il est possible de localiser les faisceaux des segments internes des dendrites de dII. Les faisceaux de dII,1 (1), dII,2 (2) et dII,6 (6) se rapprochent de la face latérale antérieure du tarse; ceux de dII,3 (3), dII,4 (4) et dII,5 (5) se rapprochent de la face latérale postérieure.
al,5 et pl,5 = sensilles des faces latérales
gt = glande tarsale
cp = cavité générale du tarse
(Nymphe)
Trait = 10 μ m.

Fig. B : Coupe transversale du tarse de larve à la hauteur de d1. Tête de flèche 1 = base de d1,1, avec, dans l'hypoderme, le faisceau de cellules enveloppantes. Têtes de flèche = ensemble de cellules ayant au moins 2 cellules riches en microvillosités, qui pourraient être des prémisses aux cellules enveloppantes de d1,2 (cellules trichogènes?) du stade évolutif suivant.
a = face latérale antérieure
cp = cavité générale du tarse
p = face latérale postérieure
De = dendrites longeant la glande tarsale (gt)
vl,5 = soie de la face ventrale
Trait = 10 µm

PLANCHE XXVII.

Fig. A : Coupe transversale du segment externe des 2 dendrites (De) parcourant la glande tarsale et des cellules enveloppantes.
G = gaine
th = cellule thécogène
e = cellule externe claire
(Adulte)
Trait = 1 µm.

Fig. B : Coupe transversale des 2 dendrites (De) longeant la glande tarsale. Elles sont contenues dans une gaine (G) libre dans la glande.
(Adulte)
Trait = 0,1 µm.

Fig. C : Coupe longitudinale de la cavité du pulvillus (étoile) prolongeant la glande tarsale (gt), et coupe oblique des dendrites (flèche).
Encart : dendrites légèrement agrandies.
(Adulte)
Trait = 10 µm.

Fig. D : Localisation des organes sensoriels intracuticulaires dorsal (mc) et ventral (MC). La fente de ce dernier atteint la moitié de la hauteur du tarse. Cette prise de vue montre également les lieux d'insertions des muscles de l'extrémité proximale du tarse.
(Adulte)
Contraste de phase
Trait = 100 µm.

PLANCHE XXVIII.

Fig. A : Coupe sagittale de l'organe sensoriel intracuticulaire dorsal. La fente, qui mesure 1-2 µm de large et qui traverse toute la cuticule de la patte, est remplie de cuticule fibreuse (cf); la cuticule en surface est modifiée (flèche).
C = cuticule de la patte
di = distal pr = proximal
(Nymphe)
Trait = 1 µm (Fixation selon Sabatini).

Fig. B : Coupe sagittale, distante de quelques microns de la précédente. La fente s'est élargie en un canal, et mesure environ 4 μm ; il reste un peu de cuticule fibreuse (cf) contre la paroi distale de la fente. Le canal est occupé par les 2 dendrites (seule l'une d'elles est visible, car elles sont situées côte à côte dans l'axe de la fente).
(Nymphe)
Trait = 1 μm (Fixation selon Sabatini).

Fig. C : Agrandissement de la coupe précédente. La couche d'épicuticule recouvrant la fente se divise en 2 (A et C); entre elles, une couche homogène, hyaline (B). La couche C est reliée par des projections denses, inhomogènes (étoile) à la gaine (g) des corps tubulaires. Celle-là est suspendue latéralement par une lame fibreuse (grosse flèche) dont des fibres sont ancrées dans la procuticule (petites flèches).
(Nymphe)
Trait = 1 μm .

Fig. D : Coupe sagittale de l'organe intracuticulaire ventral montrant plus précisément les projections denses reliant la gaine et la couche C (tête de flèche). Des structures inhomogènes sont visibles dans la couche B.
Grosse flèche = lame fibreuse.
(Adulte)
Trait = 1 μm .

PLANCHE XXIX.

Fig. A : Coupe presque transversale du tarse montrant les 2 corps tubulaires de l'organe intracuticulaire ventral.
Tête de flèche : les 2 corps tubulaires
cf = cuticule fibreuse
mt = métatarse
(Larve)
Trait = 10 μm .

Fig. B : L'organe sensoriel intracuticulaire dorsal (mc) est marqué extérieurement par une faible dépression de la cuticule en forme de demi-lune. Cette région est découverte lorsque le tarse (t) est replié.
mt = métatarse
gd = glande dermique
(Adulte)
Trait = 10 μm .

Fig. C : Coupe sagittale de la face dorsale du tarse. Vue générale montrant l'articulation tarse/métatarse (tête de flèche), l'organe sensoriel intracuticulaire (mc) avec l'un des corps tubulaires, et l'orifice de la glande dermique (gd).
(Nymphe)
Trait = 10 μm .

PLANCHE XXX.

Fig. A : L'organe sensoriel intracuticulaire ventral MC est marqué extérieurement par une "gouttière" d'environ 2 μm de large, suivant les dessins de la cuticule; il est visible lorsque le tarse n'est pas replié.

(Larve)

Trait = 10 μm .

Fig. B : Coupe sagittale de la face ventrale du tarse. Vue générale montrant l'articulation tarse/métatarse (tête de flèche) et l'organe sensoriel intracuticulaire (flèche) (la coupe ne passe pas à travers un corps tubulaire).

(Nymphe)

trait = 10 μm (Fixation selon Sabatini).

PLANCHES XXXI - XXXIV.

Chaetotaxie des faces dorsale et latérale antérieure du tarse I de 5 espèces de Prostriata. Les groupes dI, dII, C, dIII, dIV, aI, aII, pI et pII, tels qu'on les voit sur la Pl. XXXI, A, B, se retrouvent aux mêmes localisations sur les vues générales suivantes (comparer avec les Pl. I, A et IV, C).

PLANCHE XXXI.

Fig. A : I. hexagonus. Face latérale antérieure. Les groupes dI, dII, C, dIII et dIV sont les groupes de soies topographiquement distincts de la face dorsale. Des 6 soies de dIII, 5 ont des rainures longitudinales (non visibles ici), la 6^e (flèche), située près du bord antérieur, n'en a pas. aI et aII (constitué de 6 soies) sont les groupes de la face latérale antérieure. On reconnaît les soies aI,3, aI,5 et l'emplacement de aI,1 et aI,2. vI semble constitué de 3 paires de soies, et vII de 6.

(Femelle)

Trait = 100 μm .

Fig. B : I. hexagonus. Face dorsale, et les groupes de la face latérale postérieure pI et pII; on reconnaît les soies pI,1, pI,2, pI,3 et pI,5. Le groupe dIV est constitué de 4 paires de soies.

(Femelle)

Trait = 100 μm .

Fig. C : I. canisuga. Face latérale antérieure. La surface des 2 soies distales de dI (flèche sur l'une d'elles) a des pores (non visibles ici).

(Femelle)

Trait = 100 μm .

Fig. D : I. canisuga. Face dorsale. dII est rempli de débris. dIII est probablement formé de 5 soies, et dIV de 4 paires.

(Femelle)

Trait = 100 μm .

PLANCHE XXXII.

Fig. A : I. lividus. Photographie du groupe dIII (au premier plan) et dII (à l'arrière-plan). dIII est formé de 5 soies chaé-
tiques. 3 d'entre elles ont des rainures longitudinales (flèches); la soie située près du bord antérieur n'en a pas; quant à la 5^e soie, les débris la recouvrant empêchent l'o-
bservation. Le groupe dII est formé de 6 soies basiconiques de taille différente.
C = toit de la capsule.
(Femelle)
Trait = 10 µm.

Fig. B : I. lividus. Face latérale antérieure. Les 2 soies distales de dI, les plus longues (flèches) ont des pores. 4 soies sont visibles dans le groupe aI.
(Femelle)
Trait = 100 µm

Fig. C : I. lividus. Face dorsale, dIV est constitué de 3 paires de soies.
(Femelle)
Trait = 100 µm.

PLANCHE XXXIII.

Fig. A : I. arboricola. Face dorsale. 2 soies de dI (flèches) ont des pores. dIII est formé de 5 soies, dIV de 2-3 paires de soies.
(Femelle)
Trait = 100 µm.

Fig. B : I. arboricola. Face latérale antérieure. 4 soies sont visibles dans le groupe aI.
(Femelle)
Trait = 100 µm.

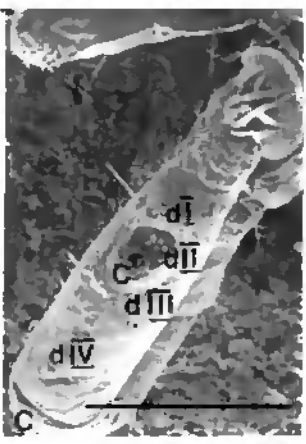
PLANCHE XXXIV.

Fig. A : I. trianguliceps. Groupes dI à dIII, et les soies aI,5 et pI,5. Le groupe dI est constitué de 2 soies, dII de 5, dIII de 4; 4 soies sont visibles dans la capsule (C).
(Larve)
Trait = 10 µm.

Fig. B : I. trianguliceps. Face latérale antérieure. Des 6 soies de dIII, 5 ont des rainures longitudinales; la 6^e, située près du bord antérieur (flèche) n'en a pas. Les soies aI,1, aI,4 et aI,5 sont visibles. La dernière a des rainures longitudinales.
(Femelle)
Trait = 100 µm.

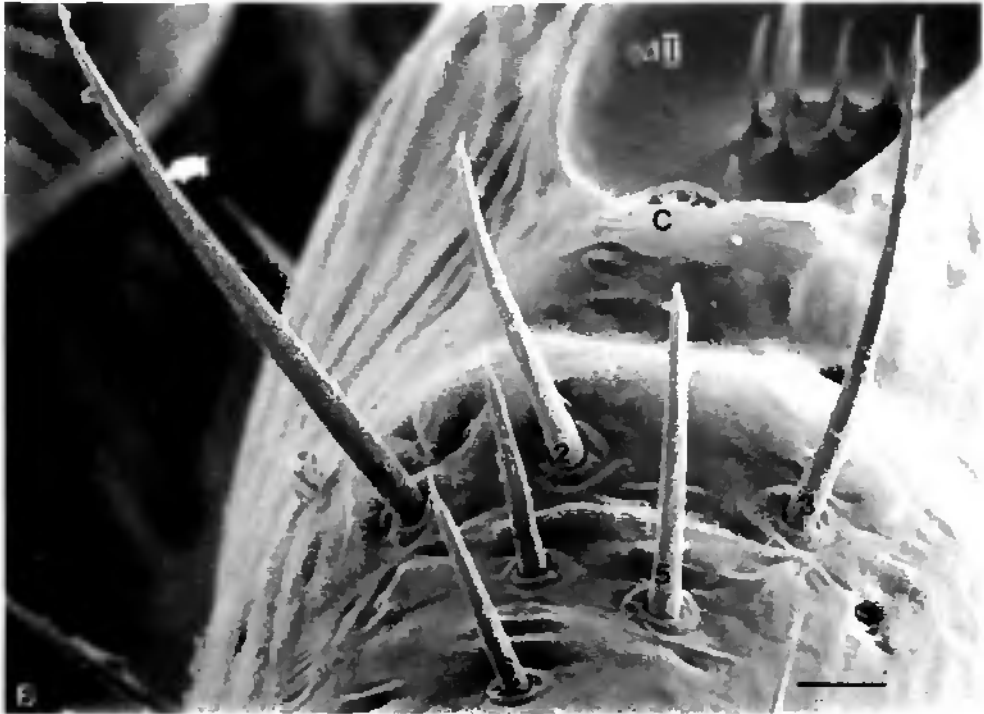
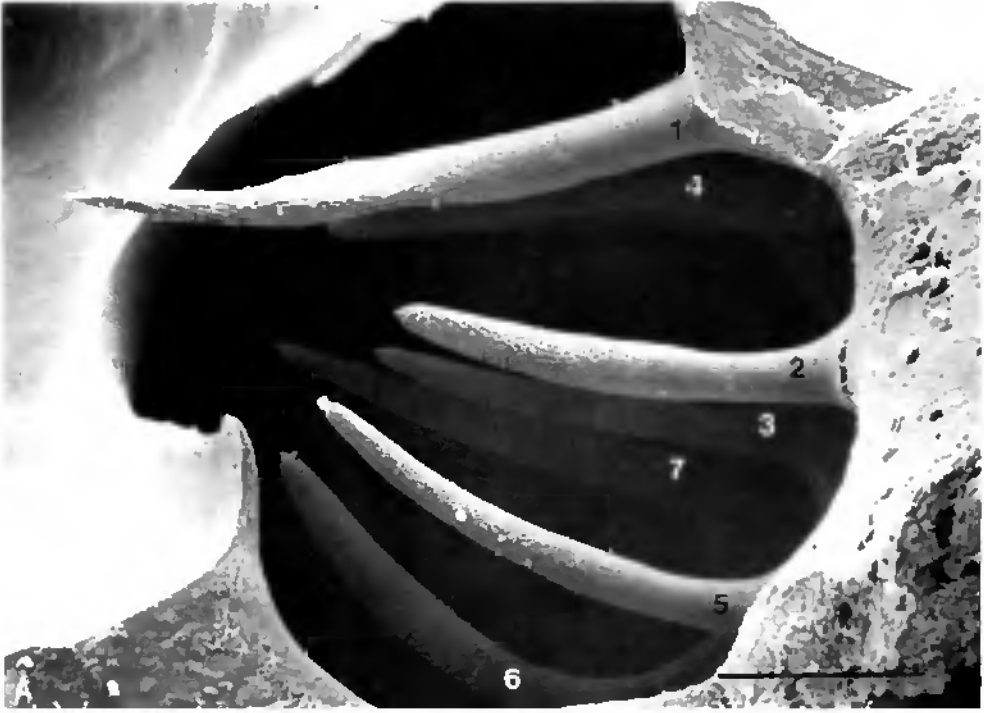
Fig. C : I. trianguliceps. Face dorsale. Les soies pI,1, pI,2 et pI,3 sont visibles. Une soie (flèche) située sur le bord latéral postérieur de la capsule ne peut être identifiée, ou s'agit-il de pI,5? dIV est formé de 3 paires de soies.
(Femelle)
Trait = 100 µm.

PLANCHES

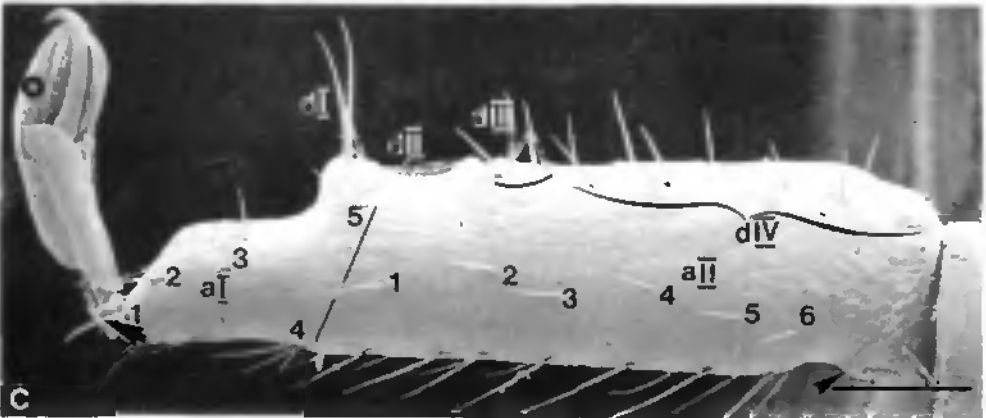
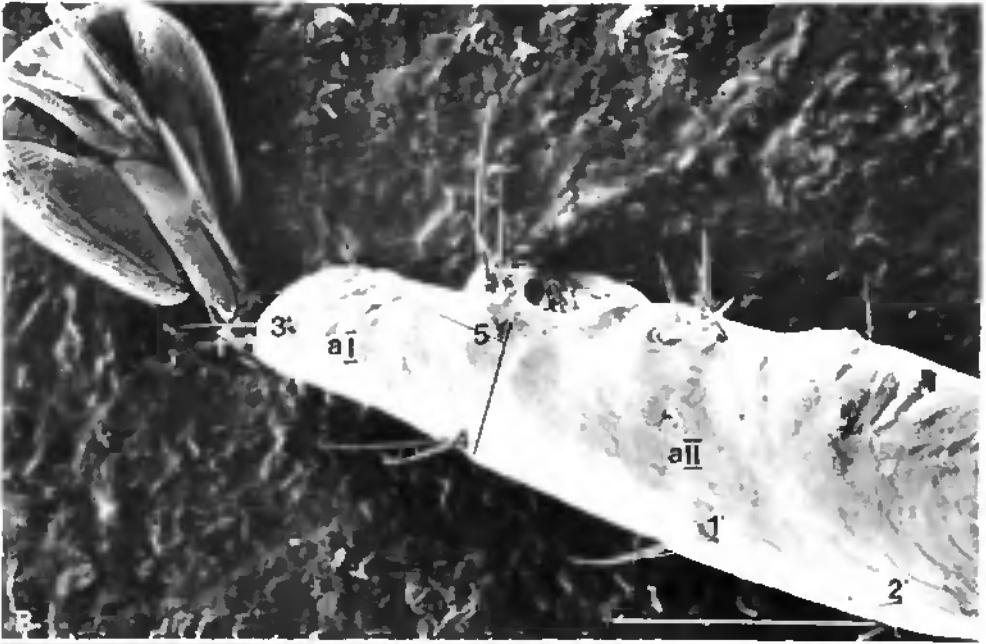
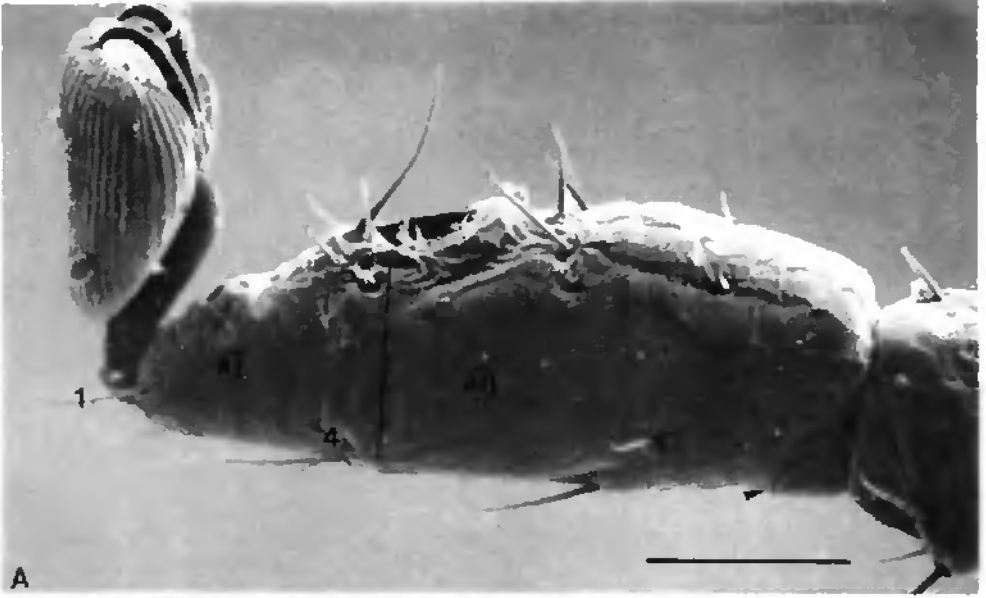


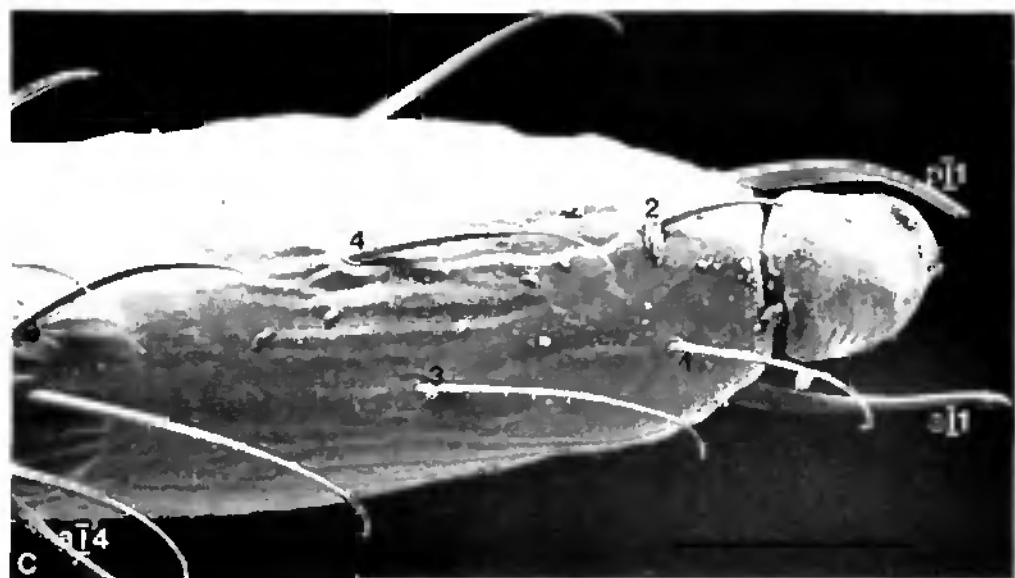
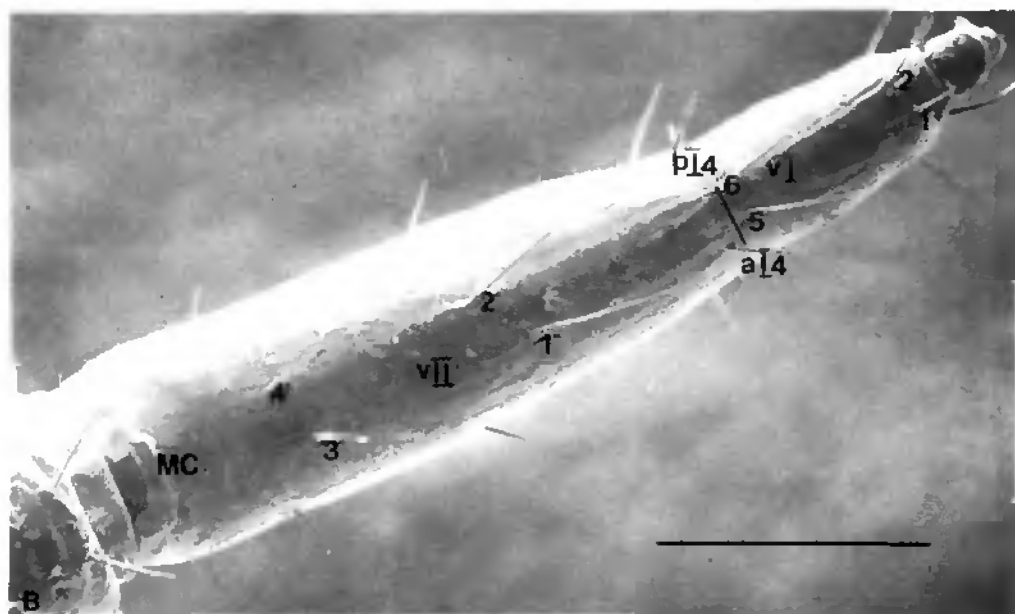
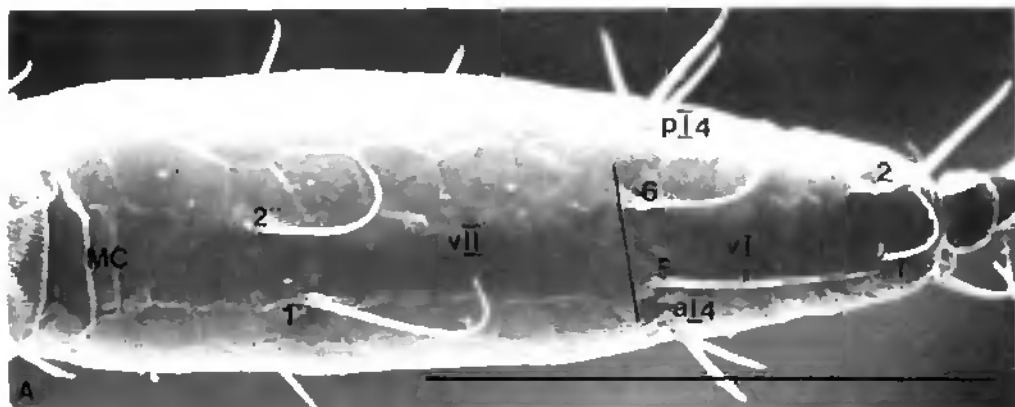
11



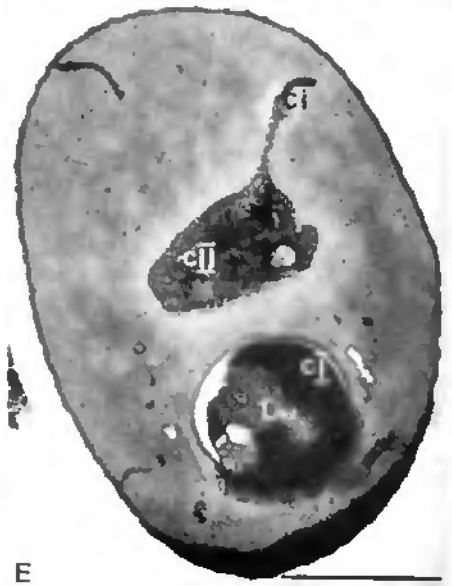
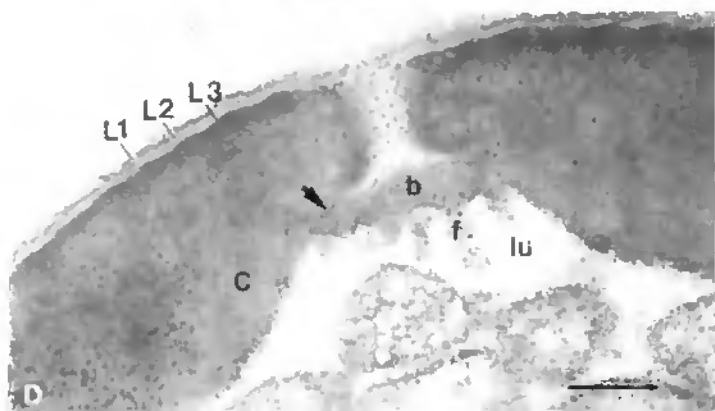
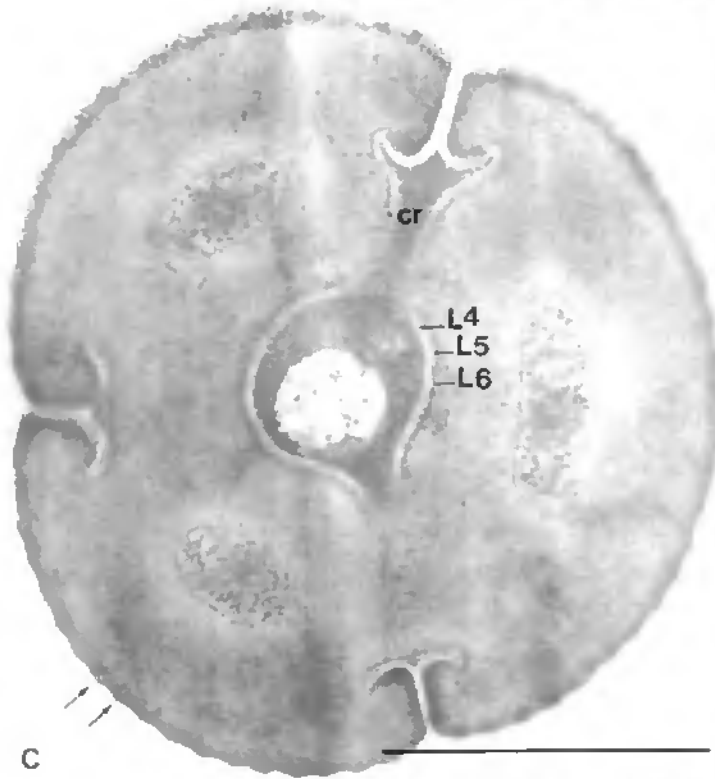
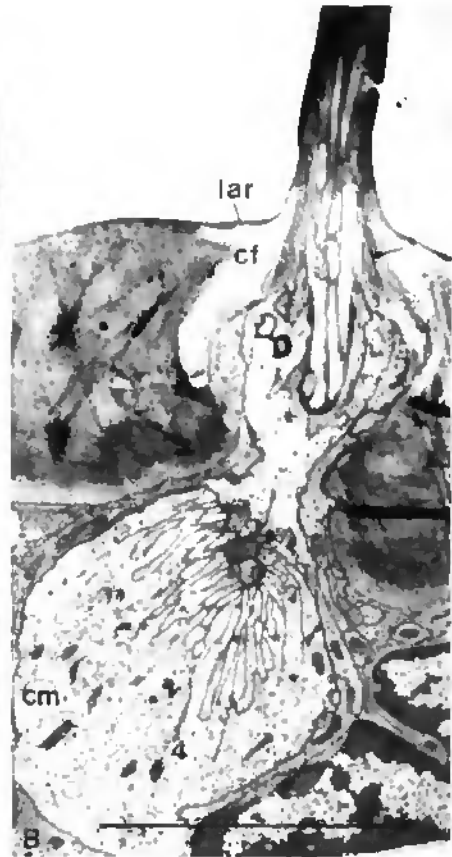
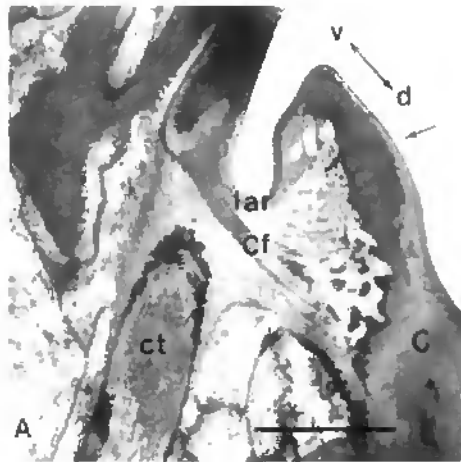


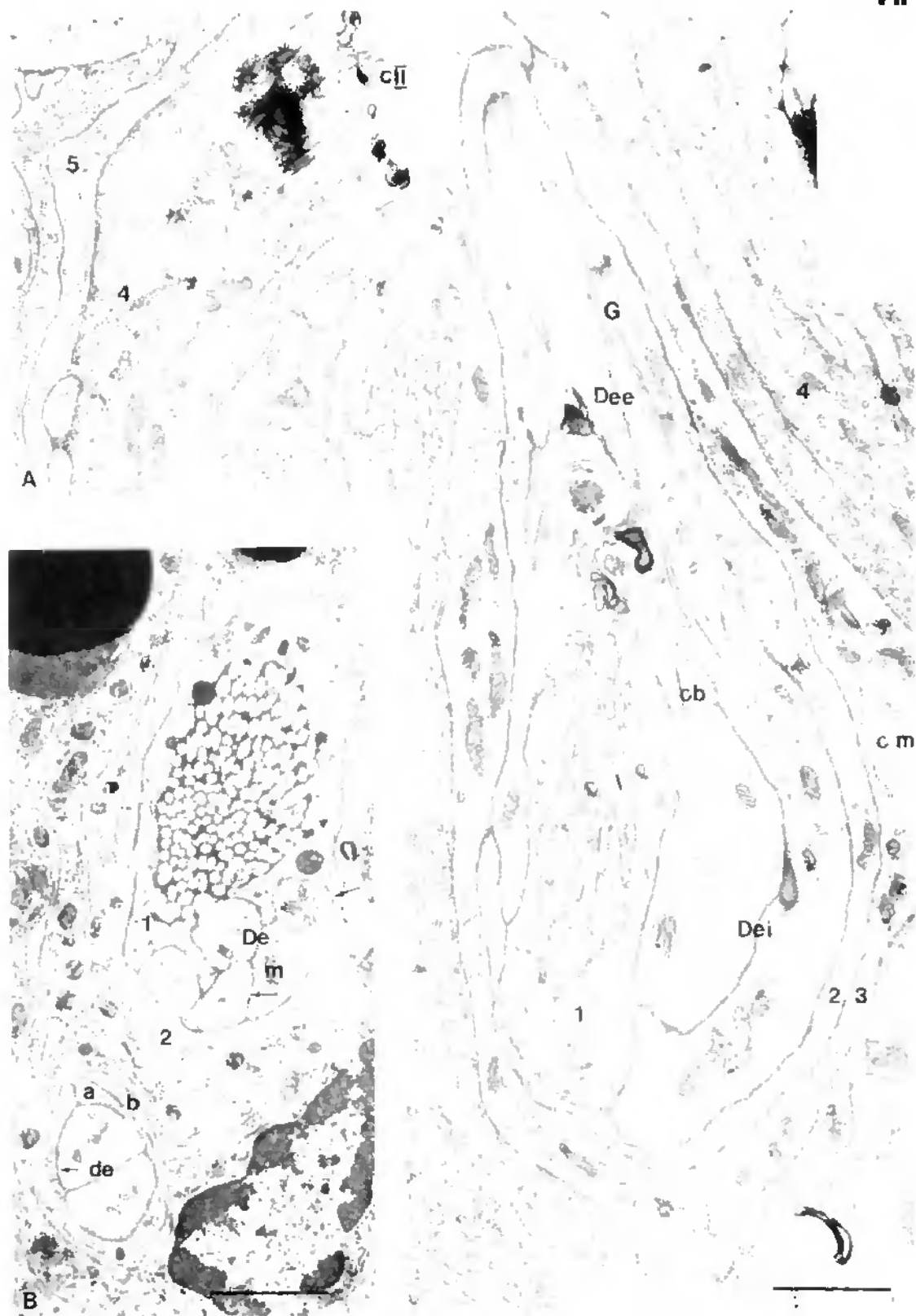
IV



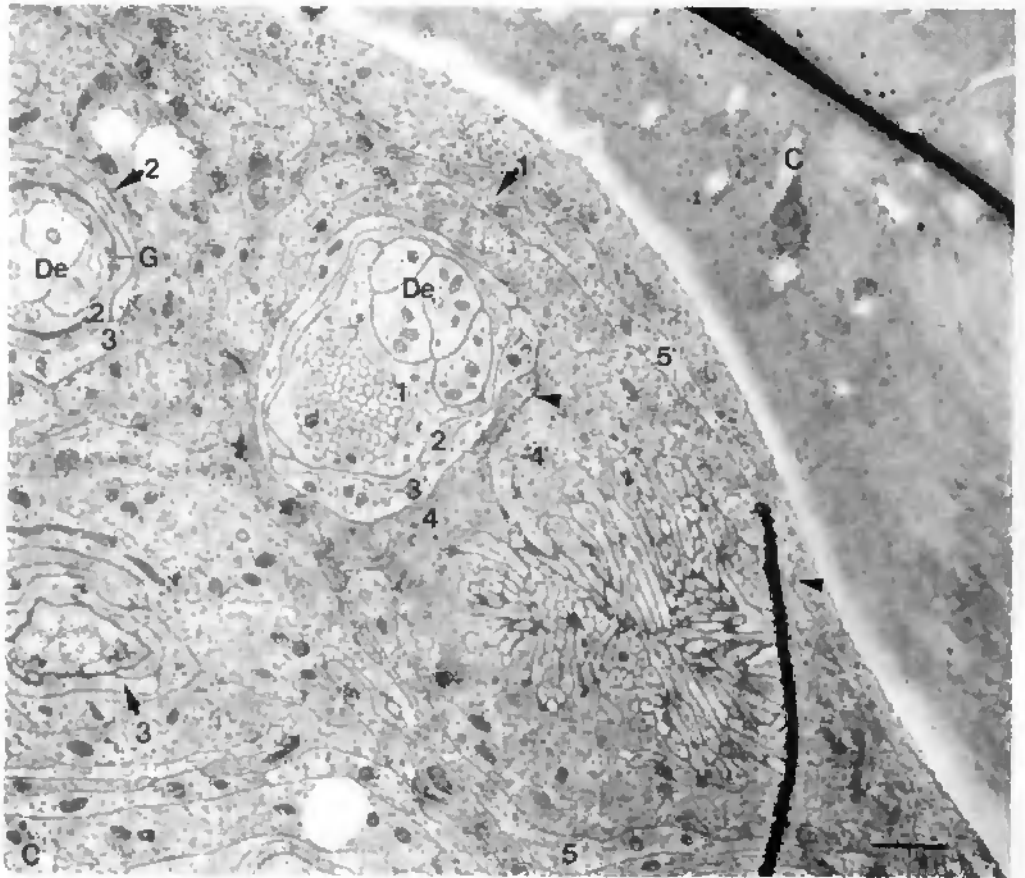
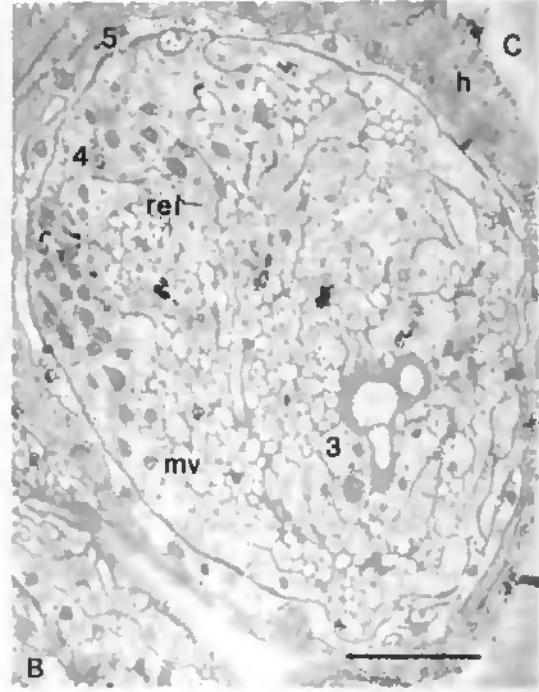
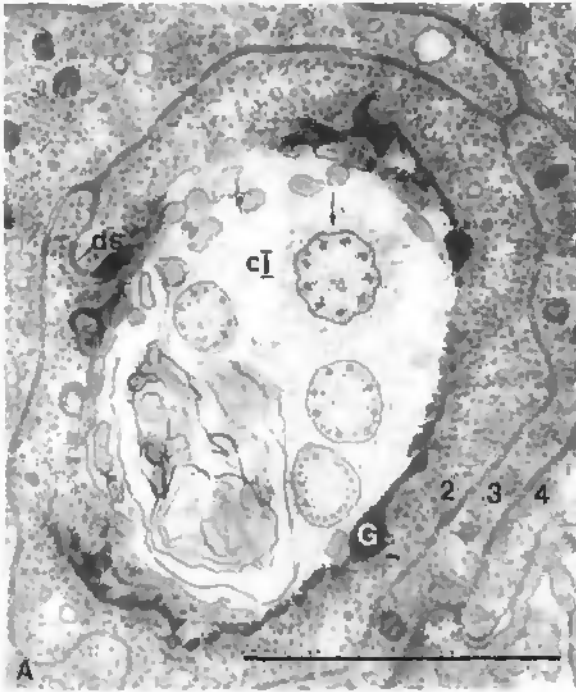


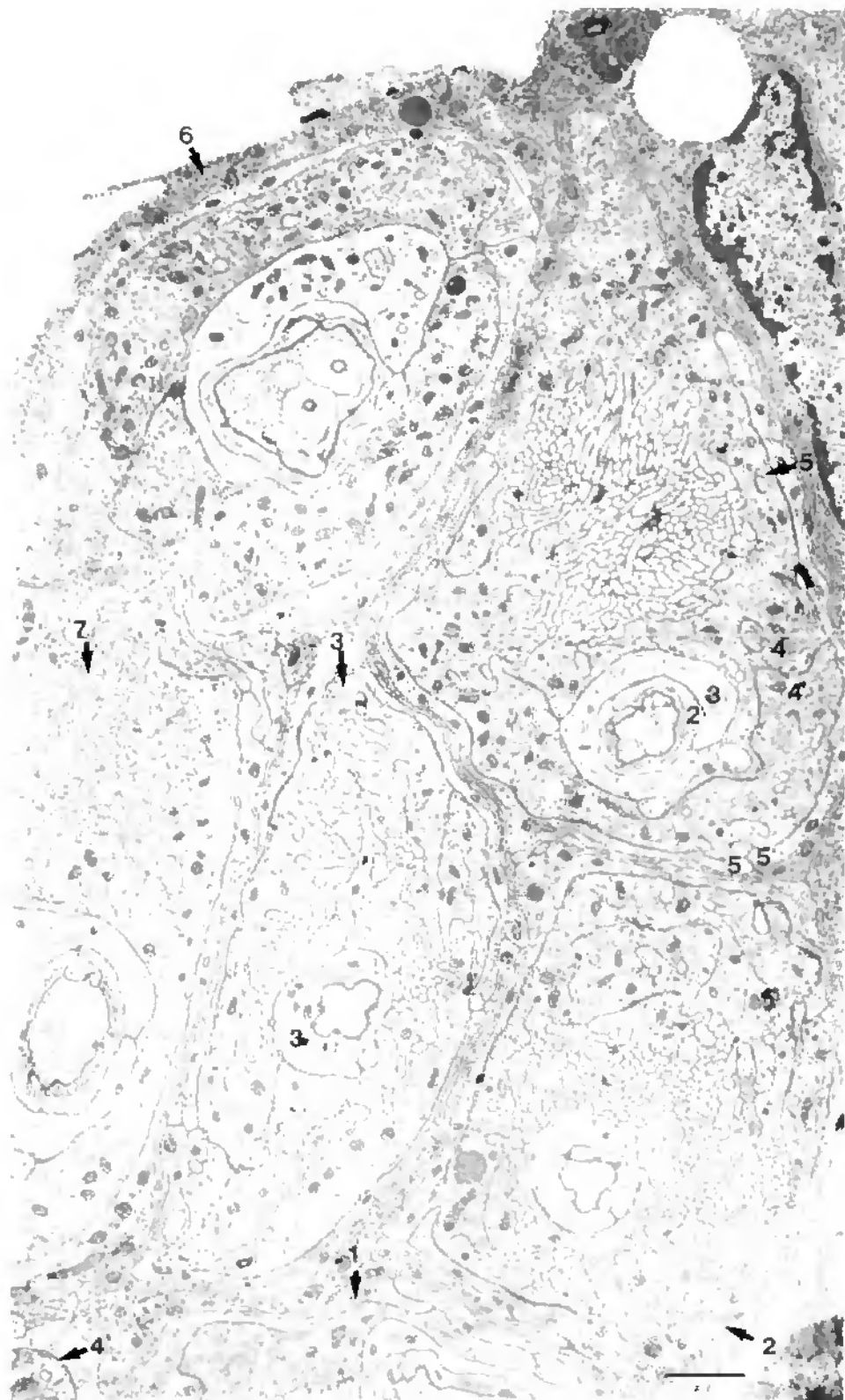
VI





VIII





X

