

Ultrastructure des sensilles cylindriques, mécanorécepteurs d'un Crustacé Mysidacé souterrain

Yves Crouau*

RESUMÉ

L'ultrastructure d'un sensille mécanorécepteur de type scolopidial d'un Mysidacé cavernicole a été établie; elle est comparée à celle des autres mécanorécepteurs des antennes de cette espèce; on y retrouve notamment certains traits ultrastructuraux caractéristiques des cils de type 9 + 0 qui nous ont déjà permis d'expliquer une partie du mode de fonctionnement des sensilles mécanorécepteurs précédemment étudiés. Les sensilles cylindriques, bien qu'étant des mécanorécepteurs stricts présentent un pore à l'extrémité de leur capteur externe.

SUMMARY

The ultrastructural features of a new chordotonal sensillum in a cavernicolous Mysidacea are described. That sensillum and the other mechanoreceptor sensilla of the same Mysidacea are compared. 9 + 0 cilia show ultrastructural features which previously allowed us to establish a hypothesis with respect to the mode of functioning of chordotonal sensilla. That sensillum shows a pore at the tip of its external receptor.

Les premières études sur l'ultrastructure des organes sensoriels extérocepteurs des Crustacés ont été réalisées par Laverack et Ardill (1965); depuis, de nombreux autres sensilles ont fait l'objet d'études en microscopie électronique à transmission notamment en ce qui concerne les mécanorécepteurs (Schöne et Steinbrecht, 1968 - Ong, 1969 - Moulins et Clarac, 1972 - Risler, 1973, 1976, 1977, 1978 - Strickler et Bal, 1973 - Mead et al., 1976 - Ball et Cowan 1977 - Guse, 1978, 1979 etc...). En revanche, aucune étude n'avait été réalisée sur les mécanorécepteurs des Crustacés cavernicoles. Nous avons donc entrepris l'étude ultrastructurale des soies antennaires du Mysidacé cavernicole *Antromysis juberthiei*. 18 types de soies différents ont été recensés. L'ultrastructure de 10 d'entre eux ont fait l'objet de publications (Juberthie-Jupeau et Crouau 1977 - Crouau, 1978 a et b, 1979, 1980 a, 1981). Parmi

* Laboratoire souterrain du C.N.R.S., Moulis 09200 Saint-Giron, France.

ces sensilles un seul est à fonction mécanoréceptrice stricte (phanère spinulé), trois sont probablement des chémorécepteurs (aesthetascs, soie simple A2, petite soie), les autres (soies simples A1, et A3, soies à spinule B1 et B2, soies bifides, soies falciformes) ayant une fonction mixte.

Nous décrivons ici l'ultrastructure d'un 11ème type de soie d'*Antromysis juberthiei*, les sensilles cylindriques qui présentent la particularité d'associer un pore à l'extrémité du capteur externe avec une structure typique des mécanorécepteurs stricts.

MATERIEL ET METHODES.

Antromysis juberthiei est un Mysidacé vivant dans une grotte de l'île des Pins à Cuba. Les animaux utilisés dans cette étude proviennent d'élevages réalisés au laboratoire.

- Microscopie électronique à transmission. Les méthodes de fixation sont les mêmes que celles déjà utilisées dans nos précédentes études (Crouau 1978 a).

- Microscopie électronique à balayage. Les animaux sont fixés au glutaraldéhyde à 2,5%, déshydratés dans des bains successifs d'alcool puis d'acétate d'amyle et séchés par la méthode du point critique. Les observations ont été réalisées avec les microscopes électroniques à balayage Cambridge et Jeol J SMT 200.

RESULTATS

Localisation: les sensilles cylindriques sont portés à raison de 8 à 10 par antennule en une région très localisée du basis du sympodite; ils sont implantés dans la région supérieure d'une apophyse se trouvant elle-même sur la face dorsale du basis à la hauteur des points d'implantation des fouets antennaires.

Morphologie externe: ils apparaissent sous la forme de cylindres de 4 à 5 μm de haut et 1 μm de diamètre. Ces faibles dimensions rendent leur repérage difficile. Ils présentent en microscopie photonique une extrémité mousse fortement colorée par le violet cristal; les observations en microscopie électronique à balayage semblent indiquer que cette extrémité est pourvue d'un pore.

Ultrastructure: les sensilles cylindriques sont formés par un axe sensoriel disposé parallèlement à la cuticule du basis et constitué de 2 ou 3 cellules sensorielles bipolaires; celles-ci sont entourées de cellules enveloppes; leurs prolongements dendritiques pénètrent dans la partie externe du sensille.

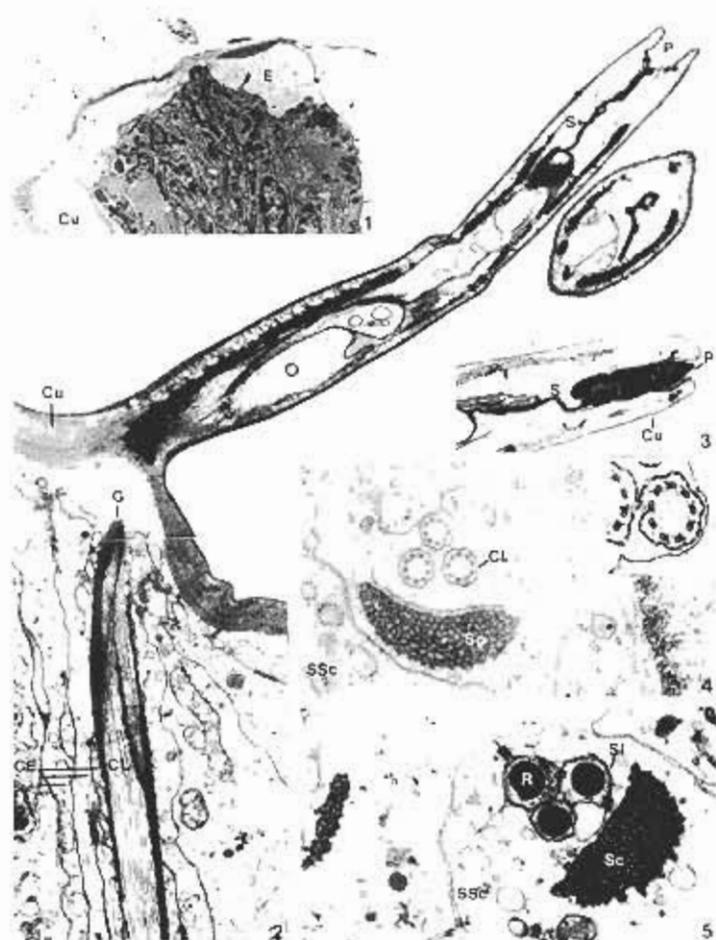
1°) Cellules sensorielles. Le corps cellulaire bipolaire mesure environ 6 à 7 μm de diamètre; il est séparé des axones et dendrites des

autres cellules sensorielles par des prolongements cytoplasmiques de cellules gliales. Le segment interne des dendrites présente des renflements successifs et renferme des mitochondries et une longue racine ciliaire à striations périodiques (Fig. 5). A son extrémité apicale, la racine ciliaire présente un aplatissement se terminant par une arête; cette arête apicale n'est pas en contact direct avec la base du cinétosome mais reliée à elle par des microfilaments. Les segments internes sont accolés et présentent des desmosomes et jonctions septées. Le segment externe est formé par un cil présentant 2 régions différentes:

a) région de type ciliaire. Dans la région basale, le cil présente une structure de type 9 + 0 (Fig. 4); il renferme 9 doublets de microtubules disposés selon une symétrie rayonnée; chaque doublet est constitué d'un tubule A plein portant 2 bras et d'un tubule B creux. Sur des coupes transversales du cil, de petites protubérances apparaissent sur la face interne de la membrane ciliaire (Fig. 4, inset). Elles sont appariées, en nombre relativement fixe (26 ou 27 paires) et séparées par des espacements caractéristiques; sur des coupes tangentielles au cil, ces protubérances apparaissent comme des lignes parallèles et appariées dont l'inclinaison par rapport à l'axe du cil peut varier entre 3° et 40°. Les doublets présentent des pontages avec les protubérances associées à la membrane; les bras externe du tubule A des doublets est relié à 2 protubérances successives (appartenant à la même paire ou à 2 paires voisines). La conformation de ces pontages et la position relative des doublets et des protubérances est variable. Des caractéristiques ultrastructurales semblables ont déjà été observées dans les cils 9+0 des autres soies mécanoréceptrices de cette espèce. Elles nous ont amenés à établir une hypothèse quant au mode de fonctionnement de ces cils (Crouau 1980 b).

b) région de type paraciliaire: le cil perd sa symétrie rayonnée et les bras des doublets de microtubules disparaissent; les doublets se dissocient. Les cils présentent un renflement en forme de fuseau, puis pénètrent dans un tube de matière extracellulaire dans lequel ils sont très étroitement enchassés (Fig. 2); à ce niveau des pontages permanents relient les microtubules entre eux et à la membrane du cil. Le tube de matière extracellulaire s'intègre à la cuticule à la base du phanère.

2°) cellules enveloppes. Des cellules enveloppes emballent cet axe sensoriel depuis la région distale du segment externe jusqu'à la cuticule. La cellule la plus interne est la cellule scolopale caractérisée par un scolope en forme de croissant (Fig. 4). Elle ménage autour du cil un espace extracellulaire piriforme. Autour de la cellule scolopale se trouvent d'autres couches de cellules enveloppes disposées en forme de gouttière. Ces cellules enveloppes sont reliées entre elles par des jonctions septées. Les régions proximales de la cellule scolopale et du segment dendritique interne sont reliées à la cuticule par les microtubules des cellules d'attache.



Figs. 1-5 — 1. La cuticule du basis s'amincit très fortement dans la zone d'implantation des sensilles cylindriques; cette région pourrait en fait constituer la partie déformable du sensille ce qui expliquerait l'existence d'un large espace extracellulaire à son niveau. x 3900. 2. Partie externe du sensille. Dans la partie inférieure de la photographie, les cils sont étroitement encastrés dans une gaine de matière extracellulaire. Ils pénètrent dans la partie externe du sensille. L'extrémité distale des cellules enveloppes est recouverte d'une substance très opaque aux électrons. Une structure lamellaire les relie au pore terminal. La densification de la cuticule dans la moitié proximale de la hampe correspond à la structure d'ancrage de la gaine emballant les cils. x 26000. 3. Extrémité distale de la partie externe du sensille en coupe longitudinale montrant la sécrétion opaque aux électrons qui apparaît parfois à ce niveau. x 20000. 4. Coupe transversale au niveau de la région de type ciliaire du segment externe des dendrites. La cellule enveloppe présente une structure opaque aux électrons, le scolope, et délimite autour des cils un espace extracellulaire. x 32400. L'encari montre que les cils contiennent 9 doublets de microtubules, dont un seul est opaque aux électrons et porte deux bras formant des pontages labile avec le doublet voisin et avec les protubérances situées sur la face cytoplasmique de la membrane ciliaire. x 68000. 5. Chaque segment interne des dendrites contient une racine ciliaire très développée. x 25000.

3°) Partie externe du sensille: elle est constituée par un cylindre limité par une cuticule peu épaisse (Fig. 2). Le tube de matière extracellulaire ne pénètre pas dans la partie externe du sensille mais vient s'intégrer à la cuticule juste à sa base; par contre, les cils se prolongent dans la partie externe et leur diamètre augmente; l'extrémité d'une cellule enveloppe est coiffée d'une substance très opaque aux électrons; un conduit lamellaire relie l'extrémité d'une cellule enveloppe au pore apical. Ce conduit semble guider cette substance vers le pore apical du sensille qu'elle obstrue parfois (Fig. 3). Un des traits les plus remarquables est l'amincissement très important de la cuticule sur laquelle sont implantés les sensilles cylindriques (Fig. 1); ceci semble indiquer que le stimulus mécanique efficace agirait plus par déformation de cette plage cuticulaire mince que du sensille cylindrique lui-même. L'existence d'un espace extracellulaire développé sous cette cuticule mince (Fig. 1) indique également une déformation probable de cette région.

DISCUSSION

La partie interne des sensilles cylindriques présente toute les caractéristiques ultrastructurales des mécanorécepteurs de type chordotonal; ces traits caractéristiques sont:

- un scolepe, structure de soutien formée de microtubules disposés parallèlement à l'axe sensoriel et emballés par une substance apparaissant très dense aux électrons,
- une racine ciliaire très développée,
- un cil présentant dans sa région basale 9 doublets de microtubules disposés selon une symétrie rayonnée; l'un des 2 microtubules de chaque doublet apparaît plein et porte 2 bras, l'autre apparaît creux,
- la liaison plus ou moins directe de la région distale du cil à la cuticule.

Ces caractéristiques ont été retrouvées chez tous les sensilles chordotonaux extérocepteurs et propriocepteurs des Crustacés. On les retrouve également dans les sensilles chordotonaux des Insectes (Moulins 1976). Les sensilles cylindriques qui présentent toutes ces caractéristiques sont donc d'une manière certaine des sensilles mécanorécepteurs chordotonaux. Cependant, la présence d'un pore terminal à l'extrémité de la partie externe du sensille et d'une sécrétion obturant ce pore sont plutôt des traits caractéristiques d'un sensille chémorécepteur (Slifer 1970). Il reste donc à élucider les raisons de la présence de ce pore terminal dans un sensille mécanorécepteur. Par ailleurs, nous retrouvons dans les sensilles cylindriques, les détails ultrastructuraux mis en évidence dans les cils de type 9 + 0 des autres sensilles chordotonaux de cette espèce: des pontages labiles relient les tubules A d'une part avec les tubules B du doublet voisin, d'autre part avec les

protubérances localisées sur la face cytoplasmique de la membrane ciliaire. Selon l'hypothèse que nous avons précédemment émise (Crouau 1980), il y aurait, grâce à un mécanisme cyclique, un mouvement de rotation de la couronne de doublets relativement à la membrane ciliaire; cette rotation entraînerait conjointement avec le glissement relatif des doublets (théorie de Satir) une mise en forme hélicoïdale du cil et par là une amplification du signal à transmettre et ayant induit ce mécanisme de mise en mouvement du cil (Crouau 1982). La comparaison des sensilles cylindriques avec les autres sensilles chordotonaux d'*A. juberthiei* est intéressante. Les sensilles cylindriques diffèrent des soies courbes des fouets antennaires d'*A. juberthiei* par leur capteur externe mais aussi par leur partie interne. En effet, les soies courbes d'*A. juberthiei* sont des sensilles mixtes chez lesquels une fonction probablement chémoréceptrice s'ajoute à la fonction mécanoréceptrice. Le nombre de cils par sensille est alors plus important et il s'ensuit une morphologie de certaines structures différente de celle des sensilles cylindriques: l'espace scolopal est plus important et le scolope qui le borde sur un côté est plus large. Il n'existe pas de tube de matière extracellulaire enserrant les cils avant leur pénétration dans la soie comme c'est le cas pour les sensilles cylindriques. La partie externe du sensille est également très différente: les soies courbes des antennes sont longues et présentent 3 régions différant par la structure de leur paroi cuticulaire; au-delà du tiers basal de la hampe, la paroi présente une structure complexe probablement hélicoïdale où alternent des bandes de cuticule de nature différente; dans la partie distale de la soie cette structure est encore modifiée; des espaces libres apparaissent entre les bandes de cuticule; les cils mécanorécepteurs n'occupent qu'une partie de la lumière de la soie et en une position constante alors que les cils des sensilles cylindriques voient leur volume augmenter fortement à leur pénétration dans la partie externe; de même, à ce niveau les microtubules perdent la cohésion qu'ils possédaient avant de quitter le tube alors qu'ils la conservent jusqu'à leur extrémité dans les soies courbes. Par contre, ces 2 types de soies ont un point commun, l'existence d'un pore obturé par une sécrétion à leur extrémité. Cette sécrétion semble toutefois différente; pour les soies courbes, des cils probablement chémorécepteurs pénètrent dans ce bouchon qui n'a par contre aucun contact avec les cils mécanorécepteurs. La sécrétion des soies courbes apparaît moins dense aux électrons que celle des sensilles cylindriques. Les sensilles cylindriques présentent beaucoup plus de points communs avec les phanères spinulés en ce qui concerne la partie interne; les 2 sensilles étant des mécanorécepteurs stricts, on n'observe pas les différences citées plus haut quant aux caractéristiques du scolope et de l'espace scolopal. De même, avant pénétration dans la partie externe du sensille, les cils sont dans les 2 cas enchassés dans un tube de matière extracellulaire. Par contre, les récepteurs externes de 2 sensilles sont très différents; les phanères spinules sont beaucoup plus longs (15 à 60 μm) et pourvus d'un bulbe basal et de spinules disposés

sur 2 génératrices diamétralement opposées. Le tube de matière extracellulaire s'intègre à la cuticule du phanère au-dessus du bulbe basal.

Les sensilles cylindriques sont donc des mécanorécepteurs stricts. La détermination de leur fonction exacte reste cependant problématique; elle est vraisemblablement différente de celle des phanères spinulés et des soies courbes qui sont sensibles aux courants hydrodynamiques (Crouau 1986).

Les récepteurs externes pourraient être non pas les petits tubes cuticulaires mais la plage de cuticule fine qui le porte et qui est déformable; en effet, la déformation des tubes par un stimulus mécanique n'entraîne pas de déplacement des extrémités de cils; un tel déplacement peut par contre être obtenu par la déformation de la plage de cuticule fine soit par le contact avec un objet extérieur, soit peut-être par une variation de pression.

BIBLIOGRAPHIE

- BALL, E. E. et A. N. COWAN. 1977. Ultrastructure of the antennal sensilla of *Acetes* (Crustacea, Decapoda). *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 277: 429-457.
- CROUAU, Y. 1978 a. Organes sensoriels d'un Mysidacé souterrain anophtalme, *Autromysis juberthiei*: étude ultrastructurale des aesthetascs. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris* 352: 165-175.
- CROUAU, Y. 1978 b. Ultrastructure des phanères spinulés, mécanorécepteurs d'un Crustacé Mysidacé souterrain anophtalme. *C. R. Acad. Sci. Paris* 287: 1215-1218.
- CROUAU, Y. 1980 a. Ultrastructure de 8 types de soies antennaires chez un Crustacé Mysidacé souterrain (*Autromysis juberthiei* Bacesco et Orghidaj). *C.R. Acad. Sci. Paris* 290: 1381-1384.
- CROUAU, Y. 1980 b. Comparison of a new structure associated with the membrane of 9 + 0 cilia of chordotonal sensilla with the central structure of motile cilia and flagella. *Biologie Cellulaire* 39: 349-352.
- CROUAU, Y. 1981. Cytology of various antennal setae in a troglobitic Mysidacea (Crustacea). *Zoomorphology* 98: 121-134.
- CROUAU, Y. 1982. Primary stages in the sensory mechanism of the setulate sensilla, external mechanoreceptors of a cavernicolous Mysidacea. *Biology of the Cell* 44: 45-56.
- CROUAU, Y. 1986. Antennular mechanosensitivity in a cavernicolous mysid crustacean. *Journal of crustacean Biology* 6 (1): 165-185.
- GUSE, G. W. 1978. Antennal sensilla of *Neomysis integer* (Leach). *Protoplasma* 95: 145-161.
- GUSE, G. W. 1979. Feinstruktur der Aesthetasken von *Neomysis integer* (Leach) (Crustacea, Mysidacea). *Zool. Anz., Jena* 203: 170-176.
- JUBERTHIE-JUPEAU, L. et Y. CROUAU. 1977. Ultrastructure des aesthetascs d'un Mysidacé souterrain anophtalme. *C. R. Acad. Sci. Paris (D)* 284: 2257-2261.
- LAVERACK, M.S. et D.J. ARDILL. 1965. The innervation of the aesthetasc hairs of *Pandirus argus*. *Quart. J. Microsc. Sci.* 106: 45-60.
- MEAD, F., D. GABOURIAUT et G. CORBIERE-TICHANE. 1976. Structure de l'organe sensoriel apical de l'antenne chez l'Isopode terrestre *Metaponorthus sextascianus* Buddle-Lund. *Zoomorphologie* 83: 253-269.
- MOULINS, M. et F. CLARAC. 1972. Ultrastructure d'un organe chordotonal associé à la cuticule dans les appendices de l'Ecrevisse. *C. R. Acad. Sci., Paris* 274: 2189-2192.

- MOULINS, M. 1976. Ultrastructure of chordotonal organs pp. 387-418. In P.J. Mill (ed.), Structure and function of proprioceptors in the Invertebrates. Chapman and Hall Ltd.
- ONG, J. E. 1969. The fine structure of the mandibular sensory receptors in the brackish water calanoid copepod *Gladioferens pectinatus* (Brady). Z. Zellforsch. mikrosk Anat. 97: 178-195.
- RISLER, H. 1973. Mechanorezeptoren an den Geissel der antennula von *Palaemon serratus*. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 66: 42-47.
- RISLER, H. 1976. Die Ultrastruktur eines chordotonalorgans in der Geissel der Antenne von *Armadillidium nasutum* Budde-Lund (Isopoda, Crustacea). Zoll. Jb. Anat. 95: 94-104.
- RISLER, H. 1977. Die Sinnesorgane der Antennula von *Porcellio scaber* Latr. (Crustacea, Isopoda). Zool. Jb. Anat. 98: 29-52.
- RISLER, H. 1978. Die Sinnesorgane der Antennula von *Ligidium hypnorum* (Cuvier) (Isopode, Crustacea). Zool. Jb. Anat. Bd. 100: 514-541.
- SCHONE, H. et R. A. STEINBRECHT. 1968. Fine structure of statocyst receptor of *Astacus fluviatilis*. Nature Lond. 220: 184-186.
- SLIFER, E. H. 1970. The structure of arthropod chemoreceptors. Ann. Rev. Entomol. 15: 121-142.
- STRICKLER, J. R., and A. K. BAL. 1973. Setae to the first antennae of the copepod *Cyclops scutifer* (Sars): their structure and importance. Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A. 70: 2656-2659.