

Sensilles antennaires de l'imago de *Brachythemis leucosticta* (Burmeister, 1839) (Odonata, Anisoptera, Libellulidae)

par Michel J. FAUCHEUX

Laboratoire d'Endocrinologie des Insectes Sociaux, Faculté des Sciences et Techniques,
2 rue de la Houssinière, B.P. 92208, F-44322 Nantes Cedex 3

Mots-clés : ODONATA, ANTENNES, SENSILLES, BRACHYTHEMIS LEUCOSTICTA, MICROSCOPIE ELECTRONIQUE A BALAYAGE.

Key words : ODONATA, ANTENNA, SENSILLA, BRACHYTHEMIS LEUCOSTICTA, SCANNING ELECTRON MICROSCOPY.

Résumé : L'équipement sensoriel de l'antenne de l'imago de *Brachythemis leucosticta* (Burmeister, 1839) est observé au moyen de la microscopie électronique à balayage. Le scape et le pédicelle portent des sensilles chétiformes sans pore : celles situées aux articulations capsule céphalique-scape, scape-pédicelle, pédicelle-flagelle sont proprioceptrices et enregistrent les déplacements de ces segments les uns par rapport aux autres, les autres sensilles chétiformes sont tactiles. La sensille campaniforme du pédicelle contrôle les déplacements du flagelle. Les deux premiers flagellomères possèdent deux types de sensilles coeloconiques multipores dont la fonction hygroréceptrice est présumée, et un troisième type de sensille coeloconique à fonction indéterminée.

Antennal sensilla in the dragonfly *Brachythemis Leucosticta* (Burmeister, 1839) (Odonata, Anisoptera, Libellulidae).

Summary: The sensory complement of the adult antenna of *Brachythemis leucosticta* (Burmeister, 1839) is studied using scanning electron microscopy. The scape and the pedicel bear aporous *sensilla chaetica*: those located at the following joints (head-scape, scape-pedicel, pedicel-flagellum) are proprioceptors which monitor the movements of these segments in relation to each other; the other *sensilla chaetica* are tactile mechanoreceptors. The *sensillum campaniformium* of the pedicel controls the movements of flagellum. The two first flagellomeres possess two types of multiporous *sensilla coeloconica* whose hygroreceptive function is assumed, and a third type of *sensillum coeloconicum* with unknown function.

Introduction

La majorité des travaux sur les organes des sens des Libellules portent sur les yeux composés car effectivement la vision joue un rôle essentiel dans le comportement des Odonates (CORBET, 1999) et nous avons peu de renseignements sur les organes sensoriels des antennes. Cependant STEINER (1948), intéressé par la capacité qu'ont les ♀ de trouver les mares et tous les réservoirs d'eau convenables

pour leur ponte, découvrit sur les antennes des cavités renfermant des bâtonnets sensoriels. SLIFER & SEKHON (1972) examinent les flagelles antennaires de 6 Zygoptères et 11 Anisoptères. Ils estiment le nombre des cavités sensorielles à 3-6 pour les Zygoptères et 10-49 pour les Anisoptères ; la structure des sensilles semble indiquer une fonction chimioréceptrice olfactive. Des sensilles analogues découvertes récemment chez les larves de *Libellula depressa* Linnaeus, 1758 (GAINO & REBORA, 1999 ; REBORA *et al.*, 2006) et d'*Epiophlebia superstes* (Selys, 1889) (FAUCHEUX, 2007) font présumer une fonction hygroréceptrice. A la lumière de ces récents résultats, nous avons étudié l'ensemble des sensilles antennaires d'une espèce afrotropicale présentant des populations isolées paléarctiques : *Brachythemis leucosticta* Burmeister, 1839.

Matériel et méthode

Les spécimens de *B. leucosticta* étudiés proviennent des rives de l'Oued Ksab à Diabat, à proximité d'Essaouira, sur la côte atlantique du Maroc méridional, où ils ont été capturés le 24-8-2003 (FAUCHEUX *et al.*, 2005). Pour l'observation au microscope électronique à balayage, 4 antennes ♂ et 4 antennes ♀ ont été isolées, déshydratées à l'alcool absolu, montées sur des cylindres porte-objets. Après métallisation à l'or-palladium, elles sont observées à l'aide d'un microscope électronique à balayage de type Jeol J.S.M. 6 400 F, sous une tension de 7 kV.

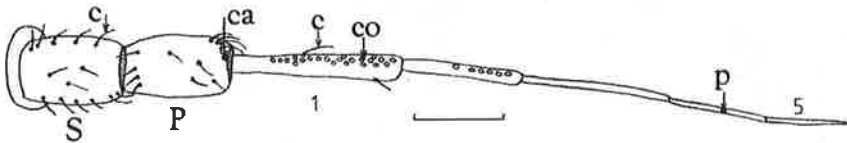


Fig. 1 : schéma de l'antenne de l'adulte de *Brachythemis leucosticta* montrant le scape S, le pédicelle P, le flagelle constitué de 5 flagellomères (1-5), les sensilles chétiformes sans pore c, campaniforme ca, coeloconiques sans pore co et un pore glandulaire p. Echelle = 0,2 mm.

Résultats

Les antennes de l'imago sont situées entre les yeux et le front (fig. 2). Elles sont très courtes (1,9 mm), formées de 7 segments : le 1^{er} ou scape, épais ; le 2^e ou pédicelle, plus long, et le flagelle constitué de 5 flagellomères grêles (fig. 1).

Les antennes ♂ et ♀ portent les mêmes types de sensilles : sensilles chétiformes sans pore, sensilles campaniformes, deux types de sensilles coeloconiques multipores, un troisième type de sensilles coeloconiques à structure mal définie.

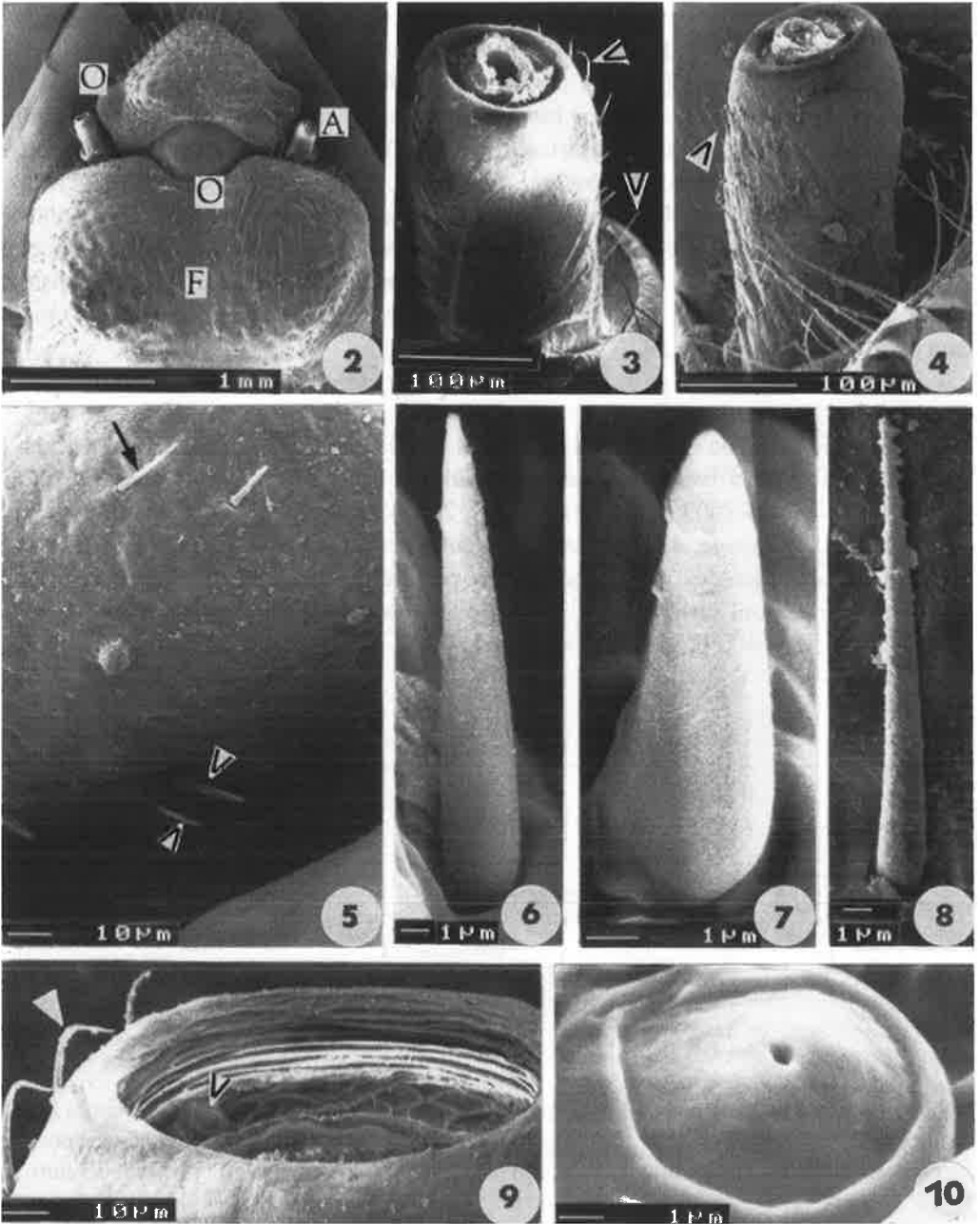


Fig. 2 : vue partielle de la tête montrant le front (F), les ocelles (O) et la base des antennes sectionnées (A). **Fig. 3 :** scape montrant des sensilles chétiformes sans pore (flèches). **Fig. 4 :** pédicelle hérissé de quelques sensilles chétiformes (flèche). **Fig. 5 :** base du pédicelle avec des sensilles chétiformes diversement orientées. **Fig. 6, 7 :** détail de la fig. 5 montrant les sensilles chétiformes sans pore de la base (flèches blanches). **Fig. 8 :** sensille chétiforme effilée (flèche noire de la fig. 5). **Fig. 9 :** apex du pédicelle montrant des sensilles chétiformes incurvées (flèche blanche) et la sensille campaniforme (flèche noire). **Fig. 10 :** sensille campaniforme.

Le scape de 190 μm de long et d'un diamètre de 135 μm porte uniquement des sensilles chétiformes ; les proximales mesurent 50 μm , les distales longues de 25-28 μm sont plus ou moins courbées (fig. 3).

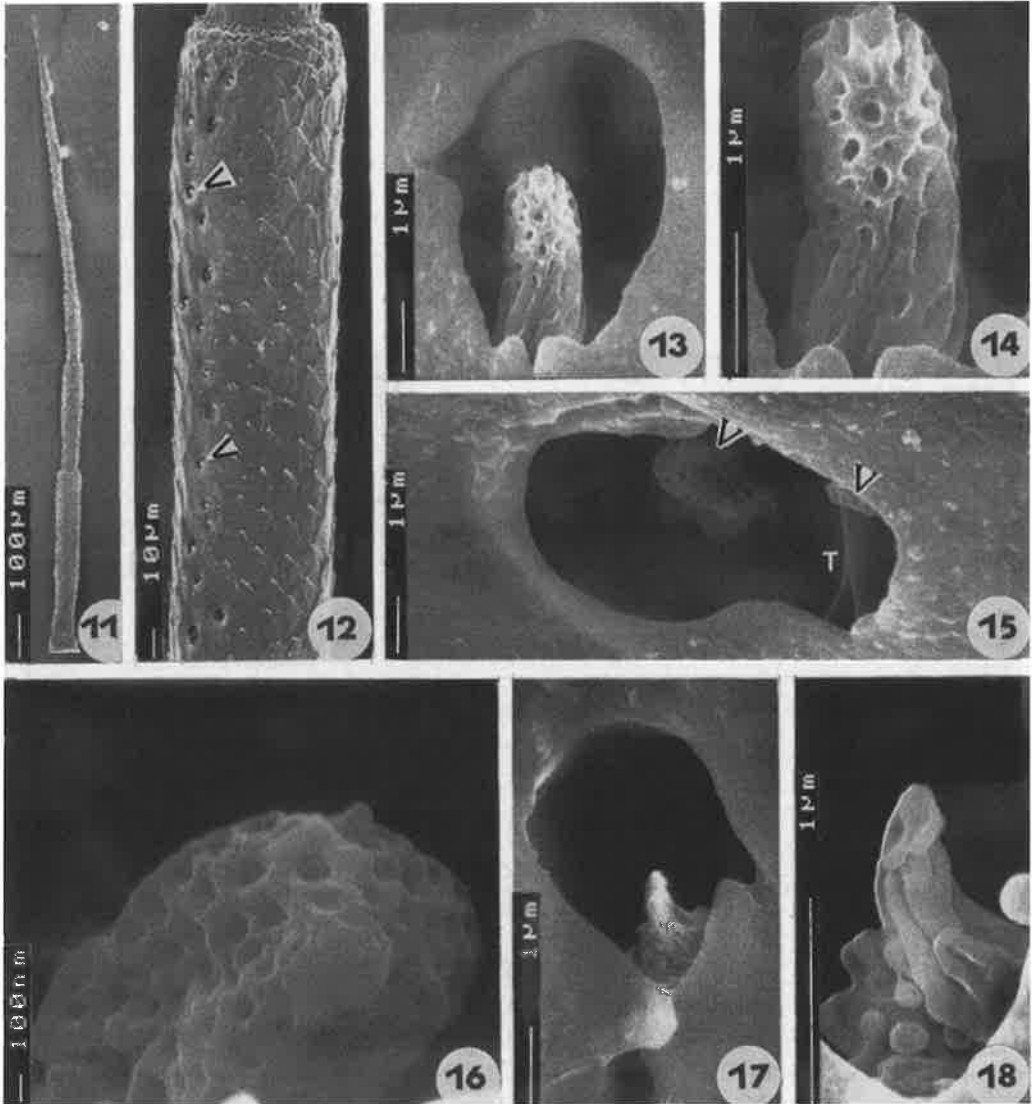


Fig. 11 : flagelle. **Fig. 12** : 1^{er} flagellomère montrant l'alignement des sensilles coeloconiques (flèches). **Fig. 13** : sensille coeloconique simple multipore (type 1) dans sa cavité. **Fig. 14** : détail de la sensille coeloconique avec ses pores. **Fig. 15** : sensille coeloconique composée (type 2) montrant deux sensilles multipores (flèches) et une travée cuticulaire (T). **Fig. 16** : détail d'une des deux sensilles multipores. **Fig. 17** : sensille coeloconique (type 3) dans sa cavité. **Fig. 18** : détail de la sensille.

Le pédicelle de 250 μm de long et d'un diamètre de 125 μm possède des sensilles chétiformes (fig. 4 et 5) et une sensille campaniforme. Les sensilles proximales d'aspect trapu sont orientées vers la base du pédicelle (fig. 5) et mesurent entre 9 et 17 μm (fig. 6 et 7). Les autres sensilles chétiformes plus distales, de 16-18 μm de longueur sont plus effilées (fig. 5 et 8). Les sensilles situées près de l'articulation entre le pédicelle et le flagelle sont plus longues que les précédentes (25-30 μm) et généralement courbées (fig. 9). La sensille campaniforme n'a pu être observée que sur une antenne dont le flagelle avait été accidentellement séparé des segments basaux. Nous avons vérifié que les autres antennes en étaient pourvues. La sensille est située à la face interne du pédicelle, au niveau de la membrane articulaire le reliant au flagelle (fig. 9). Elle est constituée d'un anneau externe de 9 μm de diamètre et d'un dôme de 6,5 μm de diamètre, percé d'un pore de mue central de 0,33 μm .

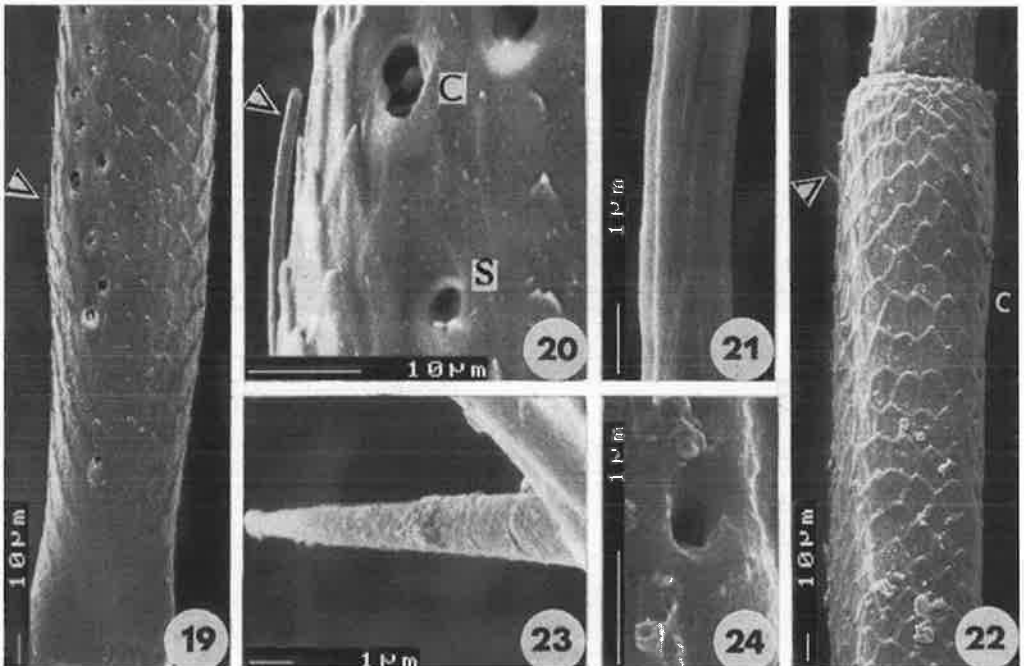


Fig. 19 : base du 1^{er} flagellomère montrant une longue sensille chétiforme (flèche) et les sensilles coeloconiques sur la face ventrale. **Fig. 20** : détail d'une partie de la sensille (flèche) et des sensilles coeloconiques simple (S) et composée ©. **Fig. 21** : stries longitudinales de la longue sensille chétiforme. **Fig. 22** : apex du 1^{er} flagellomère montrant la courte sensille chétiforme (flèche) sur la face dorsale et les sensilles coeloconiques ©. **Fig. 23** : détail de la courte sensille chétiforme. **Fig. 24** : pore glandulaire présumé sur le 4^e flagellomère.

Le flagelle de 1,4 mm, à la surface écaillée, est doté de sensilles coeloconiques et de sensilles chétiformes. Les sensilles coeloconiques sont uniquement localisées sur le 1^{er} flagellomère (21 chez le ♂, 23 chez la ♀) et le 2^e (5

chez le ♂ et 6 chez la ♀). Elles sont alignées le long de la surface latéro-ventrale externe de l'antenne (fig. 1 et 12). Trois types de sensilles sont distingués. Les sensilles de type 1 sont des coeloconiques multipores situées dans une cavité de 4,5 µm de long sur 3,0 µm de large et constituées d'un bâtonnet cylindrique perforé affleurant à peine à la surface de la cuticule antennaire (fig. 13). Ce bâtonnet de taille uniforme chez toutes les sensilles a 3 µm de long et 1,2 µm de diamètre. Les pores, de gros diamètre, mesurent entre 55 et 110 nm ; ils font place à des fentes sur la partie proximale de la sensille (fig. 14).

Les sensilles coeloconiques de type 2 sont des sensilles composées : deux ou trois sensilles multipores sont logées dans une cavité, plus grande que celle du type 1, mesurant 7 µm sur 4 µm. Une sensille et une partie d'une deuxième sensille séparées par des travées cuticulaires sont discernables sur la fig. 15. Dans certaines cavités, seules les travées cuticulaires sont visibles en microscopie électronique à balayage. Chaque sensille a la forme globuleuse d'une fraise et le diamètre des pores varie entre 57 et 170 nm (fig. 16).

Les sensilles coeloconiques de type 3 sont logées dans une cavité de dimensions analogues à celles du type 1 (fig. 17). Leur forme est celle d'une masse large à la base et pointue à l'apex, dépourvue de pores mais dotée de cannelures irrégulières et de globules (fig. 18). Les nombres des trois types 1, 2 et 3 de sensilles coeloconiques sont respectivement chez la ♀ de 16, 10 et 3.

Les sensilles chétiformes sans pore du flagelle ont été observées sur 6 des 8 antennes étudiées. Seules deux sensilles sont placées sur le 1^{er} flagellomère. La plus longue (25-30 µm) est filiforme, cannelée et située avec les sensilles coeloconiques (fig. 19, 20, 21). La plus courte pointue (8 µm) est située à l'opposé des sensilles coeloconiques (fig. 22, 23).

Un pore présumé glandulaire est localisé sur le 4^e flagellomère (fig. 1, 24) ; son diamètre est de 0,2 à 0,3 µm.

Discussion

D'un point de vue fonctionnel, d'après leur localisation, les sensilles chétiformes sans pore du scape et du pédicelle peuvent être classées en deux groupes. Les sensilles trapues et raides situées aux extrémités proximales du scape et du pédicelle agissent comme des propriocepteurs en enregistrant les changements d'orientation du scape par rapport avec la capsule céphalique, ainsi que du pédicelle avec le scape. Les sensilles plus fines et courbées de l'apex du pédicelle sont stimulées lors des déplacements du fin flagelle. Les sensilles éloignées des articulations jouent un rôle tactile.

Les sensilles chétiformes sans pore du flagelle n'ont été remarquées que chez deux espèces parmi les 17 espèces étudiées par SLIFER & SEKHON (1972). Ces deux individus, une ♀ de *Zenithoptera fasciata* (L., 1758)³ et *Nephepeltia phryne* (Perty, 1834) appartiennent à la même famille des Libellulidae que *B. leucosticta*. La présence de ces deux sensilles, considérées comme tactiles, avait été jugée anormale

³ = *Zenithoptera americana* (L., 1758)

et un vestige de sensilles larvaires par les deux auteurs. Elles sont peut-être caractéristiques des Libellulidae, ce qu'il faudrait vérifier chez d'autres espèces. Le rapprochement avec les sensilles tactiles des larves ne peut être retenu car les mécanorécepteurs du flagelle larvaire sont essentiellement des sensilles filiformes (GAINO & REBORA, 1999 ; FAUCHEUX & MEURGEY, 2007a, 2007b). La fonction de ces sensilles semble négligeable.

La présence d'une sensille campaniforme à l'apex du pédicelle est commune à la majorité des insectes chez lesquels elle est classiquement située dans la région distale et parfaitement visible. Mais sa localisation particulière, au niveau du repli membranaire où elle est visible seulement après séparation du pédicelle et du scape, observée chez *B. leucosticta*, n'a été signalée jusqu'à présent que chez le lépidoptère *Zygaena transalpina hippocrepidis* Hübner 1799 (FAUCHEUX, 1987) et deux diptères *Nemotelus obscuripes* Loew, 1871 et *N. nigrinus* Fallén, 1817 (FAUCHEUX & MASON, 2000). Chez ces derniers, cette localisation peut s'expliquer par la densité des microtriches et des autres sensilles à l'extrémité distale du pédicelle, qui laissent peu de place à l'emplacement d'une sensille campaniforme, cette dernière pour fonctionner devant être située sur une surface plutôt glabre. Cette explication ne s'applique pas aux Odonates dont le pédicelle est relativement glabre. La localisation interne de la sensille se justifie probablement par le mode d'insertion des cellules de l'organe de Johnston. La sensille campaniforme est proprioceptrice et en conséquence, sensible aux déformations de la cuticule et aux pressions s'exerçant sur elle, que ce soit directement ou par l'intermédiaire des contractions musculaires.

Sur les trois types de sensilles coeloconiques observés chez *B. leucosticta*, seuls les deux premiers ont été signalés par SLIFER & SEKHON (1972) chez les Odonates. Cependant en conclusion de leur article, ces deux auteurs, sans donner d'arguments, ajoutent que d'autres sensilles coeloconiques pourraient être présentes. Il est prématuré de prévoir une quelconque fonction aux sensilles coeloconiques de type 3 sans une connaissance plus précise de leur structure ce qui ne pourra être réalisée qu'en microscopie électronique à transmission. Signalons qu'une sensille de même type morphologique vient d'être découverte dans un autre ordre d'insectes, les Dictyoptères, chez une femelle de mante religieuse (observation personnelle non publiée).

Une fonction chémoréceptrice a d'abord été attribuée aux sensilles coeloconiques des types 1 et 2 (SLIFER & SEKHON, 1972) ; GAINO & REBORA, 1999, 2001). Néanmoins, le diamètre des pores évalué chez *B. leucosticta* (55-170 nm) ainsi que celui des pores de sensilles identiques chez la larve d'*E. superstes* (80-125 nm) (FAUCHEUX, 2007) sont plus élevés que celui décrit chez toutes les sensilles multipores des insectes des autres ordres : 40 nm chez les Lépidoptères (CUPERUS, 1985), 20 nm chez les Diptères (SHAMBHAG *et al.*, 1999). En réalité, la structure interne de ces sensilles, par certains caractères, semble être plutôt en relation avec la morphologie des hygrorécepteurs (REBORA *et al.*, 2006). Cette fonction évoquée par ces derniers auteurs chez la larve de *L. depressa* est difficile à admettre d'un point de vue écologique. Au contraire, elle est logique chez les libellules adultes qui,

s'éloignant parfois très loin des points d'eau, ont besoin de les retrouver lors des comportements pré-copulatoire et de ponte.

Contrairement aux larves d'Odonates, dont tous les segments antennaires portent fréquemment des sensilles identiques (FAUCHEUX & MEURGEY, 2007b), les segments de l'antenne adulte sont spécialisés : le scape et le pédicelle jouent un rôle tactile et propriocepteur, le flagelle est voué à une autre fonction, probablement l'hygroréception.

Les antennes adultes des Odonates ont en commun avec certaines de leurs larves l'existence des sensilles coeloconiques (GAINO & REBORA, 2001 ; FAUCHEUX, 2007) ; ils en diffèrent néanmoins par l'absence des sensilles filiformes, uniformément présentes chez toutes les larves étudiées. Chez les imagos, ces sensilles sont remplacées fonctionnellement par l'organe de Johnston, composé de cellules sensorielles du pédicelle intervenant dans la réception des vibrations et percevant les courants d'air. Durant le vol, à cause de sa forme aérodynamique, le flagelle se courbe par rapport au pédicelle. Les cellules de l'organe de Johnston perçoivent tout changement de la tension mécanique s'exerçant au niveau de l'articulation entre le pédicelle et le flagelle, et détectent ainsi tout mouvement du flagelle (GEWECKE, 1974).

Remerciements

Nous remercions la ville de Nantes (Direction Générale à la Culture) en la personne de Pierre Watelet, Directeur du Muséum d'Histoire Naturelle de Nantes, pour nous avoir permis l'utilisation du microscope électronique à balayage de la Faculté des Sciences et des Techniques de Nantes, ainsi que Nicolas Stéphan pour son aide lors de la prise des clichés.

Travaux cités

- CORBET P.S., 1999. *Dragonflies : behaviour and ecology of Odonata*. Harley Books, Great Horkesley, 829 pp.
- CUPERUS P.L., 1985. Inventory of pores in antennal sensilla of *Yponomeuta* spp. (Lepidoptera: Yponomeutidae) and *Adoxophyes orana* F.v.R. (Lepidoptera: Tortricidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 14: 347-359.
- FAUCHEUX M.J., 1987. Morphologie et répartition des neurorécepteurs antennaires chez le mâle et la femelle de *Zygaena hippocrepidis* Hübner (Lepidoptera : Zygaenidae). *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France* (N. S.), 9 : 164-177.
- FAUCHEUX M.J., 2007. Multiporous and aporous sensilla on the larval antennae of the relict dragonfly *Epiophlebia superstes* (Selys, 1889) (Odonata : Anisozygoptera : Epiophlebiidae). *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Entomologie*, 77 : 121-128.
- FAUCHEUX M.J. et F. MASON, 2000. Les antennes des Némotélinés (Insecta : Diptera : Stratiomyidae). I : *Nemotelus* Geoffroy et *Cluninemotelus* Mason. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France* (N. S.), 22 : 49-70.
- FAUCHEUX M.J. & F. MEURGEY, 2007a. Première description des sensilles sur les antennes larvaires d'un Anisoptère : l'Aesche bleue, *Aeshna cyanea* (Müller, 1764) (Odonata :

- Anisoptera : Aeshnidae). Comparaison avec les antennes des Zygoptères. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France* (N. S.), 29 : 192-201.
- FAUCHEUX M.J. et F. MEURGEY, 2007b. Sensilles chétiformes et filiformes sur les antennes larvaires d'*Uropetala chiltoni* Tillyard, 1830 (Odonata, Anisoptera, Petaluridae). *Martinia*, 23 (4) : 127-132.
- FAUCHEUX M.J., F. MEURGEY F. and Y. EL WAHBI, 2005. Odonates des environs d'Essaouira (Maroc méridional). *Bulletin de la Société des Sciences naturelles de l'Ouest de la France* (N. S.), 27 : 122-130.
- GAINO E. & M. REBORA, 1999. Larval antennal sensilla on water-living insects. *Microscopy Research and Technique*, 47: 440-457.
- GAINO E. & M. REBORA, 2001. Apical antennal sensilla in nymphs of *Libellula depressa* (Odonata: Libellulidae). *Invertebrate Biology*, 120: 162-169.
- GEWECKE M., 1974. The antennae of insects as air-current sense organs and their relationship to the control of flight (p. 100-113). In L. BARTON-BROWNE [ed.] : *Experimental analysis of insect behaviour*, Berlin-Heidelberg-New York Springer.
- REBORA M., S. PIERSANTI, G. SALERNO, E. CONTI & E. GAINO, 2006. Water deprivation tolerance and humidity response in a larval dragonfly: a possible adaptation for survival in drying ponds. *Physiological Entomology*, 1-6.
- SHAMBHAG S.R., B. MÜLLER & R.A. STEINBRECHT, 1999. Atlas of olfactory organs of *Drosophila melanogaster*. 1. Types, external organization, innervation and distribution of olfactory sensilla. *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 28: 377-397.
- SLIFER E.H. & S.S. SEKHON, 1972. Sense organs on the antennal flagella of damselflies and dragonflies (Odonata). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 1 : 289-300.
- STEINER H., 1948. Die Bindung der Hochmoorlibelle *Leucorrhina dubia* Vand. An ihren Biotop. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Systematik Ökol. Geogra., Tiere*, 78 : 65-96.

