

SUR L'AUTOTOMIE

OU MUTILATION PAR VOIE RÉFLEXE COMME MOYEN DE DÉFENSE
CHEZ LES ANIMAUX

PAR LÉON FREDERICQ
Professeur à l'Université de Liège.

I

On assure que le Rat, lorsqu'il est pris au piège par une patte, n'hésite pas à sacrifier le membre captif pour reconquérir sa liberté, et pratique bravement l'amputation au moyen de ses propres dents. J'ignore si le fait est exact. Quoi qu'il en soit, des animaux appartenant à des groupes zoologiques très différents usent parfois, pour échapper à leurs ennemis, d'un moyen de défense qui n'est pas sans présenter quelque analogie avec l'amputation pratiquée intentionnellement par le Rat. L'Orvet, le Lézard brisent leur queue, beaucoup de Crustacés, d'Arachnides et un certain nombre d'Insectes (Acridiens, Tipuliens) cassent leurs pattes dans des circonstances pareilles, et sauvent ainsi leur vie en faisant le sacrifice d'un ou de plusieurs membres. Peut-être la rupture si fréquente des bras des Comatules et des Ophiures est-elle également un cas d'*autotomie* ou amputation provoquée. Je suis persuadé que les exemples de ce curieux moyen de défense se multiplieront lorsque l'attention des naturalistes aura été spécialement attirée sur ce point.

Je me suis occupé principalement de la rupture des pattes chez les Crustacés décapodes et de la rupture de la queue chez l'Orvet et le Lézard. Quelques-uns des faits consignés dans cette notice ont déjà été publiés, l'année dernière, sous forme de communication préli-

minaire¹. Depuis cette époque, j'ai pu, à Roscoff, répéter et compléter les expériences sur de grands Crustacés marins placés dans les meilleures conditions biologiques. M. le professeur de Lacaze-Duthiers a bien voulu m'accorder, pour la quatrième fois, l'hospitalité si libérale de ses laboratoires de zoologie expérimentale. J'ai rencontré à Roscoff le même accueil cordial que les années précédentes et j'ai eu le plaisir de retrouver la station zoologique notablement agrandie.

II

Tous ceux qui ont manié des Crabes savent avec quelle facilité ces animaux perdent leurs pattes. Il suffit de saisir brusquement un Crabe (*Carcinus maenas*) par une patte, en la pinçant fortement, pour que celle-ci casse près de sa base et vous reste entre les doigts; l'animal, délivré par ce singulier moyen de défense, s'enfuit aussi vite que le lui permettent les jambes qui lui restent. De cette façon, on peut, sur un même Crabe, provoquer successivement la rupture des dix pattes, y compris les deux pinces. Un grand nombre de Crustacés présentent le même phénomène.

La cassure est circulaire et des plus nettes; elle siège, non au niveau d'une articulation, mais dans la continuité du deuxième article, à partir du corps. Cet article se trouve brisé en deux parties, l'une qui tombe avec la patte, l'autre qui reste adhérente au moignon. La portion conservée est la plus petite et ne représente qu'un anneau solide de peu d'importance.

Ce deuxième article des pattes du Crabe représente, en réalité, deux articles des pattes du Homard ou de l'Écrevisse (le deuxième ou basipodite et le troisième ou ischiopodite) soudés en une seule pièce. C'est au niveau du sillon qui correspond à cette soudure que se fait invariablement la rupture de la patte.

¹ Léon FREDERICQ, *Amputation des pattes par mouvement réflexe chez le Crabe* (*Archives de biologie*, III, p. 235-240, 1882). — *Notes de physiologie comparée. Sur la rupture de la queue chez l'Orvet* (*Bulletins de l'Académie royale de Belgique*, 3^e série, t. IV, n^o 8; août 1882).

La figure 4 représente la première et la deuxième paire de pattes d'un Crabe tourteau vues par la face ventrale. A droite, la ligne *ab* indique sur chaque patte le niveau du deuxième article auquel se fait la rupture. A gauche, le premier article et la portion du second article qui restent adhérents sont représentés par des traits pleins. La portion caduque de la patte est figurée par des traits interrompus.

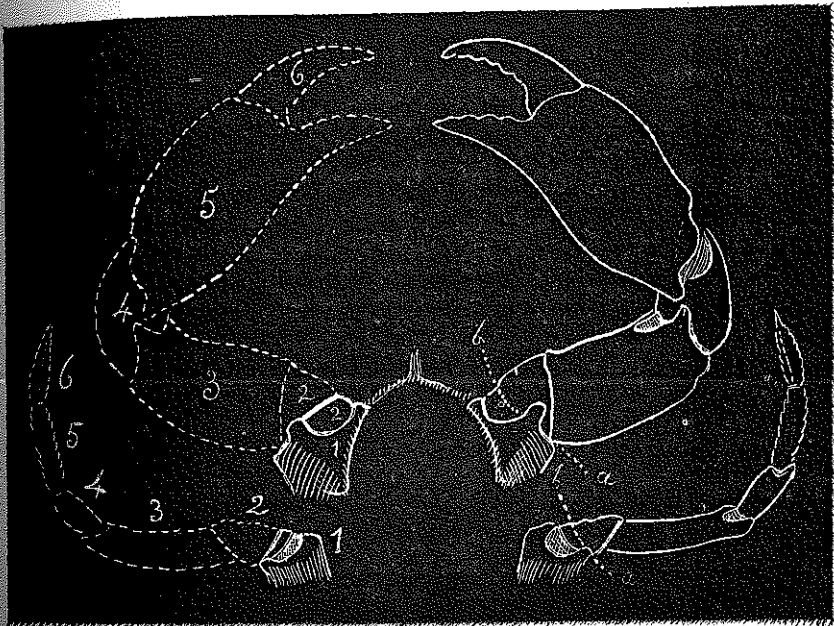


FIG. 4. — Les deux premières paires de pattes du Crabe tourteau, vues par la face ventrale. 1, Coxopodite ou premier article ; 22, deuxième article résultant de la soudure du basipodite et de l'ischipodite. A droite de la figure, la ligne pointillée *a b* indique le niveau auquel se fait la rupture. A gauche, le premier article et la portion du deuxième, qui restent adhérents au corps, sont représentés en traits pleins. La portion caduque de la patte est indiquée en traits interrompus.

Chez tous les autres Crabes que j'ai eu l'occasion d'examiner (*Carcinus*, *Portunus*, *Xantho*, *Maja*, *Hyas*, etc.) et chez la Langouste, la rupture se fait également dans la substance du deuxième article au niveau de la soudure du basipodite et de l'ischipodite.

Chez le Homard, la première paire de pattes qui porte la pince présente seule cette disposition anatomique. Sur les quatre autres pattes, le basipodite et l'ischipodite sont des pièces distinctes, mo-

biles l'une sur l'autre et reliées par une véritable articulation. C'est au niveau de cette articulation, entre le deuxième et le troisième article, que se fait la rupture de la patte chez le Homard, quand on réussit à la provoquer. Car le Homard se prête bien moins que le Crabe à cette étude, et l'expérience n'est pas toujours couronnée de succès. Il est nécessaire d'opérer sur des sujets fraîchement capturés

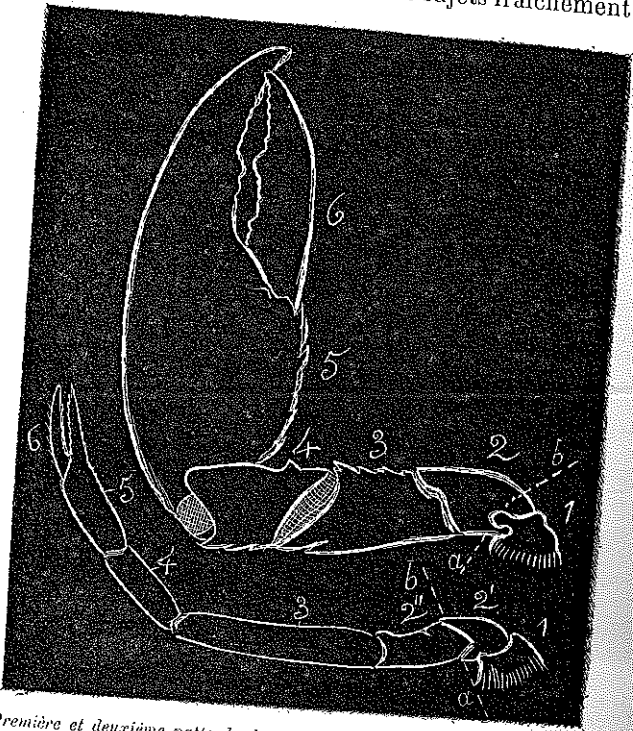


FIG. 2. — Première et deuxième patte de droite du Homard, vues par la face ventrale. La première est constituée comme les pattes du Crabe. L'article n° 2 est formé par la soudure du basipodite avec l'ischiopodite réunis au niveau de la ligne pointillée *a b*. Sur la deuxième patte et sur les suivantes, le basipodite 2' est séparé de l'ischiopodite 2" par l'articulation *a b*, au niveau de laquelle se produit la rupture de la patte.

et possédant toute leur vigueur. Je n'avais pu obtenir la rupture des pattes sur un Homard vivant acheté au marché de Liège.

L'expérience ne m'a pas réussi chez l'Écrevisse, quoique je l'aie essayée sur une demi-douzaine d'individus vigoureux. Huxley affirme cependant dans son livre sur l'Écrevisse¹ que, lorsque cet animal est

¹ HUXLEY, *The Crayfish*, p. 37.

retenu par une de ses pinces, de façon à ce qu'il ne puisse s'échapper, il est capable de résoudre la difficulté en rompant le membre qui reste dans la main du pêcheur, tandis que l'Écrevisse s'échappe. Je montrerai plus loin que la rupture des pattes a, chez les autres Crustacés, une signification différente. C'est un acte réflexe entièrement soustrait à la volonté de l'animal.

La rupture des pattes n'est due en aucune façon à leur fragilité exagérée, comme on pourrait être tenté de le croire. L'expérience directe prouve que chez un Crabe mort, ou dont le système nerveux est paralysé, les pattes sont fort résistantes et supportent, avant de se rompre, un effort de traction de plusieurs kilogrammes.

Sur un petit *Carcinus maenas* (céphalothorax ayant 5 centimètres de large sur 4 de haut) à masse nerveuse ventrale détruite, la première patte, portant la pince, résista à une traction de 3 kilogrammes et demi, mais fut arrachée par un poids de 4 kilogrammes. La deuxième patte céda entre 4 kilogrammes et demi et 5 kilogrammes. La troisième et la quatrième entre 3 kilogrammes et demi et 3^{kl},7. La troisième entre 3 kilogrammes et demi et 4 kilogrammes.

Voici comment ces valeurs ont été déterminées. On charge les poids sur un plateau de balance formé d'une planchette carrée soutenue par quatre ficelles qui forment œillet en haut, à leur point de réunion. On passe la patte à travers l'œillet jusqu'à sa base, et c'est par cette patte que l'on soutient le Crabe; de cette façon, le plateau et les poids dont on le charge exercent leur traction sur le corps de l'animal.

Lorsqu'on arrache une patte par traction sur l'animal mort, elle se rompt d'ordinaire entre le céphalothorax et le premier article, parfois à l'articulation suivante. La surface de rupture porte souvent une houppe de muscles qui se sont détachés en même temps. Presque jamais la cassure ne présente l'aspect décrit plus haut; presque jamais non plus elle ne siège dans la continuité du deuxième article.

Comme nous allons le voir, l'amputation de la patte chez l'animal vivant n'est pas le résultat d'un accident, mais est provoquée par

un mouvement actif. Le Crabe rompt lui-même sa patte à l'endroit d'élection par une contraction musculaire énergique. C'est une véritable action réflexe, à laquelle président la masse nerveuse ventrale, les nerfs sensibles et moteurs de la patte.

On sait avec quelle facilité les pattes repoussent. On trouve fréquemment des Crabes présentant une ou plusieurs pattes de formation récente, plus petites que les autres. Chez eux la patte nouvelle est greffée sur le moignon de l'ancienne, au niveau du milieu du deuxième article. C'est donc également là que se fait la rupture chez l'animal vivant à l'état de nature.

La rupture de la patte se produit chaque fois que le nerf sensible de la patte est vivement excité soit mécaniquement, soit par une action chimique, soit par l'électricité, soit par la chaleur.

Excitation mécanique du nerf de la patte. — Pour obtenir à coup sûr la rupture spontanée de la patte, il convient d'opérer de la façon suivante :

On soulève un Crabe vivant en le saisissant par le milieu d'une patte (au niveau du troisième article, par exemple), entre le pouce et l'index. Sur l'animal ainsi suspendu, le corps en bas, on coupe brusquement l'extrémité de la patte (au niveau du quatrième ou cinquième article, par exemple) qui dépasse. L'excitation du nerf sensible causée par la section provoque immédiatement une violente contraction des muscles de la patte, qui se porte vivement dans l'extension forcée et casse aussitôt près de sa base au niveau du deuxième article. Le bout de patte reste entre les doigts, le Crabe tombe à terre et s'enfuit. On peut répéter la section sur chacune des dix pattes que l'animal rompra successivement lui-même.

L'expérience est plus étonnante encore si on place le Crabe sur le dos, sans le suspendre et sans le fixer. L'animal cherche à se retourner; pendant qu'il agite les pattes en signe de détresse, on coupe brusquement l'extrémité de l'une d'elles. Aussitôt la patte se porte dans l'extension forcée, vient butter contre la carapace et casse à l'endroit d'élection.

Le nerf sensible de la patte paraît ne pas s'étendre jusqu'à l'extrémité de l'avant-dernier article et manquer totalement dans le dernier article (doigt mobile de la pince, griffe qui termine les autres pattes). Ces parties sont insensibles à la section : on peut impunément couper le doigt mobile de la pince ou la griffe et l'extrémité de l'avant-dernier article des autres pattes. La patte ne se détache que si l'on coupe à partir des trois quarts internes du cinquième article ou plus près du corps. Il est bon de tenir compte de ce fait lorsqu'on veut saigner des Crabes par la section des pattes. Ils laisseront tomber toutes leurs pattes si l'on coupe celles-ci autre part qu'à leur extrémité. Les moignons résultant de l'amputation spontanée ne saignent presque pas.

Pour être efficace, l'excitation du nerf par la section de la patte doit être brusque : il faut employer des ciseaux bien tranchants.

Excitant chimique. — Si l'on comprime lentement la patte entre les lames des ciseaux, on écrasera le nerf graduellement et l'on pourra arriver à opérer la section complète sans provoquer la rupture spontanée. Si l'on plonge alors l'animal entier dans un liquide irritant, de l'alcool par exemple, le nerf mis à nu sera excité, et l'on pourra dans quelques cas assister à la rupture de la patte.

Excitant thermique. — Il suffit d'approcher une patte de la flamme d'une bougie pour qu'elle se rompe immédiatement à la base.

Excitant électrique. — Si l'on soulève un Crabe par une patte et qu'on applique la pince électrique à l'extérieur, sur le trajet du nerf sensible, par exemple au niveau de l'articulation entre le troisième et le quatrième article, la patte se rompt brusquement à l'endroit d'élection, au moment où l'on tétanise le nerf par des chocs d'induction (chariot de du Bois-Reymond).

Il n'est pas difficile de mesurer, au moyen de la méthode graphique, la durée du temps qui s'écoule entre l'excitation électrique du nerf et la rupture de la patte. On suspend le Crabe par la patte vers le milieu d'un levier horizontal muni d'un style écrivant. Ce levier est soutenu par un fil de caoutchouc ou tout autre ressort

dont l'élasticité fait équilibre au poids du Crabe. Le ressort est chargé de relever brusquement le levier, en vertu de son élasticité, au moment où le Crabe tombera et de faire tracer à la plume du levier le signal de la rupture de la patte sur le papier enregistreur. On enregistre sur le même cylindre tournant le signal de rupture et le signal d'excitation électrique du nerf au moyen de l'appareil Marcel Desprez. Le retard du premier signal sur le second correspond au temps qui s'écoule entre l'excitation du nerf et la section de la patte. Ce temps m'a paru extrêmement variable, depuis quelques centièmes de seconde jusqu'à une seconde entière et davantage.

A quel centre aboutit l'excitation provoquée dans le nerf sensible de la patte? Est-ce la masse ganglionnaire sus-œsophagienne ou la masse ventrale qui préside au mouvement de rupture de la patte? Pour répondre à cette question il convient d'opérer successivement et isolément l'ablation, puis l'excitation de chacun de ces centres nerveux.

J'ai pu enlever la masse nerveuse sus-œsophagienne et réserver une portion très notable de la partie dorsale de l'animal sans supprimer le phénomène de la rupture des pattes. L'essai se faisait comme il a été dit précédemment, en soulevant l'animal par la partie moyenne d'une patte et en coupant brusquement l'extrémité à l'aide de forts ciseaux bien tranchants; la patte casse presque chaque fois et l'animal tombe à terre.

Dès que l'on détruit la masse nerveuse ventrale, on supprime au contraire la réaction de rupture. On peut alors couper successivement toutes les pattes, exercer en même temps sur elles de fortes tractions sans obtenir une seule fois la cassure si caractéristique qui se produit sur l'animal intact.

Comme contre-épreuve, j'ai essayé à plusieurs reprises de porter l'excitant électrique sur la masse nerveuse ventrale; dans un cas, j'ai pu provoquer la rupture d'une patte par irritation directe des ganglions de la masse ventrale.

Le siège anatomique du centre nerveux qui préside au mouvement

de rupture de la patte fait déjà présumer qu'il s'agit d'une action purement réflexe dans laquelle la volonté de l'animal n'intervient en aucune façon. C'est ce que me semblent établir clairement les expériences suivantes : un Crabe capturé, que l'on retient solidement par une patte, s'épuise en vains efforts pour fuir, mais n'aura pas l'idée de se sauver en brisant le membre captif. Pour obtenir la rupture au lieu d'élection, il est nécessaire de pincer vivement la patte ou d'irriter d'une autre façon le nerf sensible.

Plaçons un Crabe dans un bocal, avec une éponge imbibée d'éther ou de chloroforme. Les vapeurs de la substance anesthésique provoquent d'abord une vive excitation de l'animal, puis les mouvements cessent peu à peu et le Crabe reste immobile. Si on le soustrait aux vapeurs anesthésiques avant qu'il ne soit tout à fait mort, on pourra constater la disparition des fonctions intellectuelles et des mouvements spontanés : l'animal ne cherche plus à fuir. Mais il n'est pas encore paralysé complètement : quelques mouvements réflexes persistent encore à cette phase de l'empoisonnement. On peut notamment encore provoquer le réflexe de rupture par l'excitation du nerf sensible de la patte.

L'amputation des pattes par voie réflexe suppose l'intégrité physiologique des parties suivantes :

1^o Voie nerveuse centripète : les fibres sensibles du nerf mixte de la patte ;

2^o Centre nerveux réflexe : la masse ganglionnaire ventrale ;

3^o Voie nerveuse centrifuge : les nerfs moteurs des muscles dont la contraction provoque la cassure de la patte.

Il nous reste à déterminer par quel mécanisme musculaire s'opère la rupture.

Comme l'a montré Milne-Edwards dans ses belles recherches sur l'histoire naturelle des Crustacés, chaque article d'une patte de Crabe est constitué par une coque dure en forme d'étui plus ou moins cylindrique. L'articulation de deux tubes voisins est disposée de façon à ne permettre que des mouvements de flexion ou d'extension.

Les bases de deux articles voisins ne sont ni planes, ni circulaires ; elles ne se touchent que par deux points en saillie, situés aux extrémités du grand diamètre de cette base (axe de l'articulation). Ces deux points de contact servent comme de charnière à l'articulation. Les mouvements de flexion et d'extension de chaque article sur le précédent sont produits par l'action de deux muscles, un fléchisseur et un extenseur. Les fibres de ces muscles s'insèrent sur un tendon chitinisé qui aboutit à l'extrémité proximale de l'article à mouvoir ; d'autre part elles se fixent à la face interne de l'article précédent. Ainsi, pour prendre un exemple, l'extenseur et le fléchisseur du cinquième article, sur le quatrième se fixent d'une part à la base de ce cinquième article et de l'autre à toute la surface interne du quatrième article qu'ils remplissent presque complètement.

Le second article de la patte, au niveau duquel se fait la rupture, est constitué sur le même plan général. Il s'articule avec le premier article par deux saillies situées aux extrémités d'un diamètre de sa base ; c'est l'axe de l'articulation, autour duquel le second article exécute sur le premier des mouvements très étendus d'extension ou de flexion.

L'extenseur *a* et le fléchisseur *b* (fig. 3) s'attachent au bord proximal du second article, suivant les extrémités d'un diamètre perpendiculaire à l'axe de l'articulation.

Ces deux muscles s'insèrent donc sur la partie du deuxième article qui n'est pas soutenue par le premier article et qui porte à faux. Tous deux interviennent probablement dans la rupture de la patte, mais l'expérience directe prouve que l'extenseur seul est indispensable.

On peut, au moyen de ciseaux fins et pointus, que l'on glisse sous la membrane articulaire, sectionner le tendon du fléchisseur, sans empêcher ultérieurement le réflexe de rupture. Au contraire, la section isolée du tendon de l'extenseur pratiquée par le même procédé m'a paru supprimer dans tous les cas le phénomène de cassure réflexe de la patte. Ce muscle est donc indispensable à cette cassure.

Voici comment je me rends compte de son mode d'action. (Voir fig. 3, qui représente schématiquement l'action du muscle extenseur *a* et du fléchisseur *b*.)

Dès qu'on irrite le nerf sensible d'une patte, on provoque par voie réflexe une contraction énergique de l'extenseur (*a*) du deuxième article et probablement d'autres muscles, ce qui amène une extension forcée de la patte. La patte vient alors butter contre le bord de la carapace (en *c*, fig. 3), où son mouvement d'extension se trouve

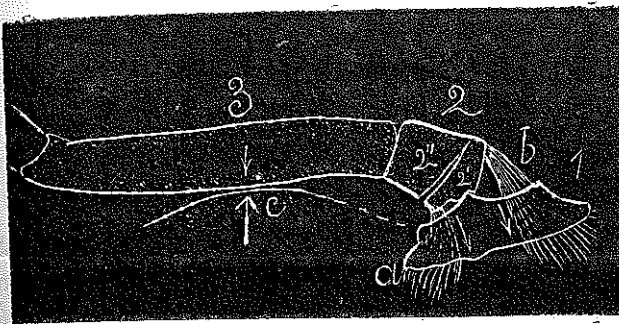


FIG. 3. — (Demi-schématique), destinée à illustrer le mécanisme de la cassure du deuxième article, de la patte du Crabe ou de la Langouste. L'animal est placé sur le dos, la figure représente une patte de droite, vue par la face postérieure, *a*, premier article logeant le fléchisseur *b* et l'extenseur *a* du deuxième article 2. La fente entre 2' et 2'' indique le niveau de la rupture du deuxième article ; *c*, carapace contre laquelle vient butter la patte par les contractions de l'extenseur *a*. La patte étant fixée, le muscle continue à se contracter et sépare 2' de 2''.

arrêté. L'extrémité distale 2'' du deuxième article participe forcément à ce mouvement et se trouve fixée médiatement de cette façon. Le muscle extenseur *a*, continuant à se contracter, exerce une traction sur la partie proximale 2' (en forme d'anneau) du deuxième article et finit par la séparer de la portion distale 2'' qui se trouve retenue. Il existe là un sillon circulaire entaillant plus ou moins profondément la carapace du deuxième article, surtout à sa face interne, et constituant un *locus minoris resistentiæ* au niveau duquel s'effectue la rupture.

La condition *sine qua non* de la rupture est donc l'intégrité du muscle extenseur (*a*) du deuxième article. Il faut également que la patte et la partie distale du deuxième article trouvent un point

d'appui résistant soit contre la carapace de l'animal, soit entre les doigts de l'expérimentateur qui a saisi la patte.

Le profit que l'animal retire du sacrifice de sa patte est double : d'abord il échappe à un ennemi sérieux, puisque celui-ci avait entamé la coque dure de la patte, et atteint le nerf sensible ; en outre il n'est pas exposé à périr d'hémorrhagie.

La plaie formée par la cassure ne saigne presque pas ; je crois qu'il faut attribuer cette absence d'hémorrhagie à la contraction persistante du muscle extenseur ; ce muscle, gonflé par la contraction tonique, bouche l'orifice, qui correspond à la cavité de la patte et ne permet pas au sang de s'écouler.

La coque du deuxième article, les nerfs et les vaisseaux sont déchirés, mais les muscles paraissent intacts : ceux qui meuvent le deuxième article sur le premier restent en entier dans le moignon qu'ils fixent solidement et dont ils empêchent l'hémorrhagie. Ceux qui meuvent le troisième article sur le second paraissent entièrement contenus dans la partie qui tombe.

Outre le Homard, la Langouste et les différents Crabes que j'ai cités précédemment, j'ai observé la rupture des pattes chez le Bernard-Hermite, et chez les Palæmon et Crangon.

La rupture ne présente pas le même caractère étrange chez tous ces Crustacés. Ainsi c'est par des contractions musculaires généralisées par de violentes secousses imprimées à tout le corps, que le Homard dont on pince la patte se délivre en arrachant celle-ci au niveau de l'articulation, entre le ~~l~~ ^losipodite et le coxopodite. L'animal me paraît incapable de provoquer cette rupture à la façon du Crabe, par la contraction d'un seul ou d'un petit nombre de muscles.

III

Quelques expériences faites récemment sur un Orvet m'ont convaincu que la rupture de la queue était également ici provoquée par une contraction musculaire, et n'était nullement due à la fragilité

exagérée de cet appendice, comme pourraient le faire supposer les noms *Anguis fragilis* et *Serpent de verre*. Je citerai d'abord l'expérience suivante, faite sur l'animal alors que la mort remontait à vingt-quatre heures, et que les muscles et les nerfs étaient définitivement paralysés. Je fixe à l'extrémité de la queue, au moyen de bandelettes collodionnées, un lien auquel je suspends un petit plateau de balance que je charge de poids. Je suis obligé d'exercer une traction de plus de 490 grammes avant de rompre la queue. L'Orvet pesait 19 grammes ; il a donc fallu, pour arracher la queue, un poids vingt-cinq fois plus fort que celui de l'animal entier.

L'Orvet vivant se comporta tout autrement. Suspendu par la queue la tête en bas, il se tordit dans différentes directions, mais sans chercher à s'échapper par la rupture de la queue. J'irritai alors vivement l'extrémité de la queue, en l'amputant par une section brusque au moyen de ciseaux tranchants. Aussitôt la portion de queue située au-dessous du point par lequel l'Orvet était suspendu exécuta une série de mouvements de latéralité ayant pour résultat de détacher complètement l'animal, qui tomba à terre et s'enfuit.

Je repris l'animal et le maintins suspendu en le saisissant par l'extrémité du reste de la queue que je froissais vivement entre les doigts. L'animal se brisa de nouveau immédiatement au-dessous du point saisi, par le même mécanisme de contractions alternatives du côté droit et gauche du corps. Je crois donc qu'il s'agit ici, comme chez le Grabe, d'une rupture active, d'un mouvement musculaire provoqué par voie réflexe, à la suite d'une vive irritation des nerfs sensibles de la queue.

Le fragment de queue sectionné par les ciseaux et les deux morceaux amputés par l'animal présentèrent un phénomène des plus curieux. Pendant plus de dix minutes, chacun d'eux exécuta un mouvement oscillatoire d'incurvation alternativement à droite et à gauche. La destruction de la moelle épinière, pratiquée au moyen d'une épingle sur l'un des fragments, y supprima immédiatement le mouvement.

LÉON FREDERICQ.

Sur les deux fragments, le mouvement rythmé alla peu à peu en s'affaiblissant, puis finit par s'éteindre complètement. Une irritation produite par une nouvelle section le fit réapparaître, J'ai constaté au microscope que, dans la queue brisée de l'Orvet, la rupture des muscles s'était partout opérée au niveau des tendons, et jamais dans la substance contractile des fibres.

Enfin, à la suite d'expériences faites sur un Lézard, sur plusieurs Arachnides et sur plusieurs Insectes, j'ai acquis la conviction que ces animaux présentent également le phénomène de la mutilation active ou autotomie.