

Nouvelles recherches sur l'autotomie chez le Crabe,

PAR

LÉON FREDERICQ.

(Présenté à la Classe des sciences dans la séance du 7 novembre 1891.)

§ I.

INTRODUCTION.

J'ai montré, il y a près de dix ans (1), que la rupture des pattes, si fréquente chez les Crustacés vivants, n'est pas le résultat d'un accident dû à la fragilité exagérée de ces appendices. L'expérience directe prouve que chez un Crabe mort (*Carcinus maenas*), les pattes sont fort résistantes et supportent, avant de se rompre, un effort de traction de 3 1/2 à 5 kilogrammes, ce qui représente près de cent fois le poids du corps entier de l'animal.

Lorsqu'on arrache ainsi une patte par traction sur l'animal mort, elle se rompt d'ordinaire soit entre le céphalothorax et le premier article, soit entre le premier et le second article : la surface de rupture porte une houppes de muscles (extenseur et

(1) LÉON FREDERICQ. *Amputation des pattes par mouvement réflexe chez le Crabe* (Archives de Biologie, III, pp. 233-240, 1882). — *Sur l'autotomie ou mutilation par voie réflexe comme moyen de défense chez les animaux* (Archives de Zoologie expérimentale, 2^e série, t. I, pp. 413-426, 1883). — *L'autotomie, etc.* (Revue scientifique, 1886, II, p. 613, et 1887, I, p. 589). — *La lutte pour l'existence chez les animaux marins*, pp. 238 à 270, 1889. — *L'autotomie* (Travaux du Laboratoire de physiologie, II, pp. 201-221, 1888).

fléchisseur longs du second article, extenseur et fléchisseur du premier article) qui se sont détachés de leurs insertions dans la loge quadrilatère de la cavité épimérienne du corps.

Au contraire, la rupture qui se produit sur le vivant par le mécanisme spécial que nous allons étudier, se fait toujours dans la continuité du second article, au niveau d'un sillon préexistant. Ce sillon marque la trace de la soudure des deux pièces (*basispodite* et *ischiopodite* de Huxley) dont se compose, chez le Crabe, le second article de la patte. La cassure est circulaire et nette : les tissus mous ne présentent d'autre déchirure que celle du nerf et des vaisseaux.

J'ai montré également que la rupture de la patte est ici provoquée par un mouvement actif. Le Crabe rompt lui-même sa patte à l'endroit d'élection, par une contraction musculaire énergique.

La rupture de la patte, l'*autotomie*, comme je l'ai appelée, s'obtient chaque fois que le nerf sensible de la patte est vivement excité, soit mécaniquement, par une section transversale de la patte, soit par l'électricité ou la chaleur, soit par une action chimique.

Il s'agit d'un acte purement *réflexe*, auquel la volonté de l'animal n'a aucune part. Un Crabe qu'on retient par la patte, sans froisser celle-ci, n'aura jamais recours à l'*autotomie* pour se délivrer. Il y a plus : si l'on coupe brusquement, au moyen de ciseaux, l'extrémité d'une autre patte que celle qui retient l'animal, le Crabe brisera non cette dernière patte, ce qui le rendrait à la liberté, mais la patte mutilée, celle dont la perte ne lui est d'aucune utilité. L'absence d'intention intelligente est manifeste ici : nous avons affaire à un mécanisme nerveux préétabli, qui fonctionne en aveugle, à la façon des *centres réflexes* des animaux supérieurs.

Ce mécanisme nerveux, qui préside au réflexe d'autotomie, est indépendant des *ganglions sus-œsophagiens*, siège de l'intelligence chez les Crustacés. Il est localisé dans la masse nerveuse ventrale du *ganglion étoilé*, qui est l'analogue physiologique de la *moelle épinière* des Vertébrés. La destruction des ganglions

sus-œsophagiens, ou l'ablation de toute la région dorsale et céphalique du corps, laisse persister le réflexe d'autotomie, tant que le ganglion étoilé jouit de son intégrité physiologique. Dès qu'on enlève 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.

L'excitation électrique, portée directement sur le ganglion étoilé, peut d'ailleurs provoquer également la rupture des pattes.

L'amputation des pattes, par voie réflexe, suppose donc l'intervention 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 chez les Crabes, la chaîne ventrale chez les Macroures; 3^o *voie nerveuse centrifuge* : les nerfs moteurs du ou des muscles dont la contraction provoque la cassure de la patte.

Tous ces faits ont été vérifiés par un assez grand nombre d'expérimentateurs, et l'interprétation que j'en ai donnée a été généralement adoptée. Il n'en a pas été de même de l'hypothèse que j'avais mise en avant pour expliquer le rôle des muscles de la patte du Crabe dans le mécanisme de la rupture du second article. L'explication que j'avais proposée a été adoptée par de Varigny ⁽¹⁾, et d'autres, mise en doute au contraire par Frenzel et par J. Demoor.

Cette explication avait pour point de départ ce fait, que les muscles qui meuvent le deuxième article, l'*extenseur* et le *fléchisseur*, ne sont pas tous deux indispensables à la production

(1) DE VARIGNY, article *Autotomie* dans la *Grande Encyclopédie*. — CH. CONTESEAN, *C. R. Académie des sciences de Paris*, 3 nov. 1890, p. 611. — FRENZEL, *Ueber die Selbstverstümmelung (Autotomie) der Thiere* (Archiv für die ges. Physiologie, L, p. 494, 1891). — J. DEMOOR, *Manifestations motrices des Crustacés* (Archives de Zoologie exp. et gén., 1891, pp. 224-227).

du réflexe de rupture. La section du tendon du fléchisseur n'empêche pas l'autotomie : la section isolée du tendon de l'extenseur supprime, au contraire, le phénomène.

Voici comment je me rendais compte du mode d'action de ce muscle (voir la figure 1, qui représente schématiquement l'action du muscle extenseur dans la rupture du second article) :

Dès qu'on irrite le nerf sensible d'une patte, on provoque par voie réflexe une contraction énergique de l'extenseur

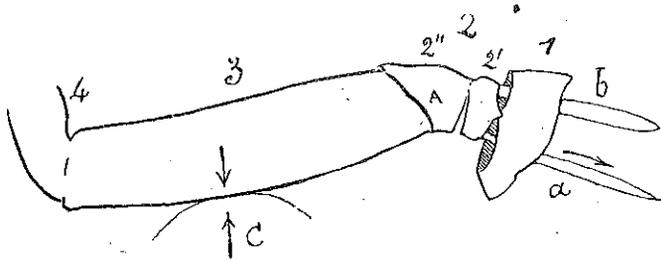


FIG. 1 (demi-schématique), destinée à illustrer le mécanisme de la cassure du deuxième article de la patte du Crabe. L'animal est placé sur le dos; la figure représente une patte de gauche, vue par sa face antérieure.

1, premier article logeant le fléchisseur *b* et l'extenseur *a* du deuxième article.
2, deuxième article; la fente entre 2' et 2'' indique le niveau de la rupture du deuxième article.

3, 4, troisième et quatrième articles.

C, doigt de l'expérimentateur, ou parties dures du corps de l'animal retenant la patte. La patte étant fixée par sa portion distale, le muscle *a* continue à se contracter et sépare 2' de 2''. Dans d'autres circonstances, c'est au niveau de l'ischio-podite, en *A*, que s'opère la fixation de la partie caduque de la patte. *A* vient butter contre la base de la patte précédente.

(*a*, fig. 1) du deuxième article, ce qui amène une extension forcée de la patte. Si la patte est retenue entre les doigts de l'expérimentateur, ou si elle vient butter contre une portion résistante du corps de l'animal, son mouvement d'extension se trouve arrêté (*C*, fig. 1). L'extrémité distale 2'' du deuxième article, qui participe à ce mouvement, se trouve fixée soit directement en *A*, soit par l'intermédiaire de l'article suivant (3, en *C*). Le muscle extenseur *a*, continuant à se contracter, exerce une traction sur la partie proximale 2' (en forme d'an-

neau) 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 paroi dure du deuxième article, et constituant un *locus minoris resistentiae*, au niveau duquel s'effectue la rupture.

" La condition *sine qua non* de la rupture, disais-je, 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 (1) (*L'autotomie* [ARCH. ZOOL. EXP., 1883, p. 423]).

Je suis aujourd'hui en mesure de donner de mon explication une démonstration expérimentale plus complète, et de la présenter, non plus comme une *hypothèse probable*, mais comme un *fait*. C'est à cette démonstration que sont consacrées les pages suivantes.

Toutes les expériences ont été faites à l'Institut de physiologie de l'Université de Liège, sur des *Carcinus maenas* achetés vivants chez un marchand de Liège et provenant de l'Escaut, en aval d'Anvers. La description anatomique de la patte ambulatoire se rapporte en partie au *Carcinus maenas*, en partie au *Platycarcinus pagurus*.

§ II.

ANATOMIE DE LA PATTE AMBULATOIRE DU CRABE.

Comme l'a montré le fondateur de la morphologie des Crustacés, H. Milne-Edwards, chaque article d'une patte de Crabe est constitué par une coque dure, en forme d'étui, ou de tube plus ou moins cylindrique. L'articulation de deux tubes voisins

(1) Depuis que la publication de mon premier mémoire a appelé l'attention des naturalistes sur les mutilations réflexes auxquelles j'ai donné le nom d'*autotomie*, les exemples de ce singulier moyen de défense vont en se multipliant : on en a signalé dans tous les embranchements du règne animal, et la liste des cas d'autotomie connus s'enrichit chaque année.

est disposée de façon à ne permettre que des mouvements de flexion ou d'extension. Les bases des deux articles voisins ne se touchent que par deux jointures, situées aux extrémités d'un de leurs diamètres (axe de l'articulation). Ces deux points de contact présentent un emboîtement réciproque, servant comme de charnière à l'articulation (articulation en ginglyme angulaire). 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 surface intérieure de l'article précédent⁽¹⁾.

C'est également de cette façon que Lemoine⁽²⁾ décrit la disposition anatomique des muscles de la 1^{re} patte de l'écrevisse. Un seul des muscles qui meuvent le second article, l'extenseur (mon fléchisseur) ferait, selon lui, exception à la règle, en s'attachant dans la loge musculaire du corps, et non à la surface intérieure de l'article précédent.

Comme nous allons le voir, le premier et le second article de la patte ambulatoire du crabe ne répondent pas entièrement à cette description anatomique; elle convient au contraire aux articles 3, 4, 5.

Je prendrai comme base de ma description la 3^e paire de pattes (2^e patte ambulatoire) du Crabe tourteau (*Platycarcinus pagurus*), l'animal étant couché sur le dos. Cette patte ne diffère pas notablement des autres, et est également la reproduction assez fidèle, mais agrandie, de la 3^e patte du *Carcinus maenas*. Les figures 2 et 3 se rapportent à une patte du côté gauche, vue par sa face antérieure.

Sauf au niveau du 1^{er} article et de la portion proximale du second, la patte est manifestement comprimée latéralement.

(1) H. MILNE-EDWARDS. *Histoire naturelle de Crustacés*, t. I, p. 432.

(2) LEMOINE. *Recherches pour servir à l'histoire des systèmes nerveux musculaire et glandulaire de l'écrevisse*. (Annales des Sciences naturelles, 3^e série, Zoologie, IX, 1868, p. 229.)

Chaque article présente donc deux faces, l'une antérieure, l'autre postérieure, et deux bords, l'un ventral, l'autre dorsal.

Le sixième article (*Dactylo-*
podite) ou griffe (VI, fig. 2) ne
contient pas de muscles; il donne
attache par son extrémité proxi-
male aux deux tendons longs et
grêles des deux muscles qui le
meuvent sur le V^e article, et
dont les fibres musculaires s'atta-

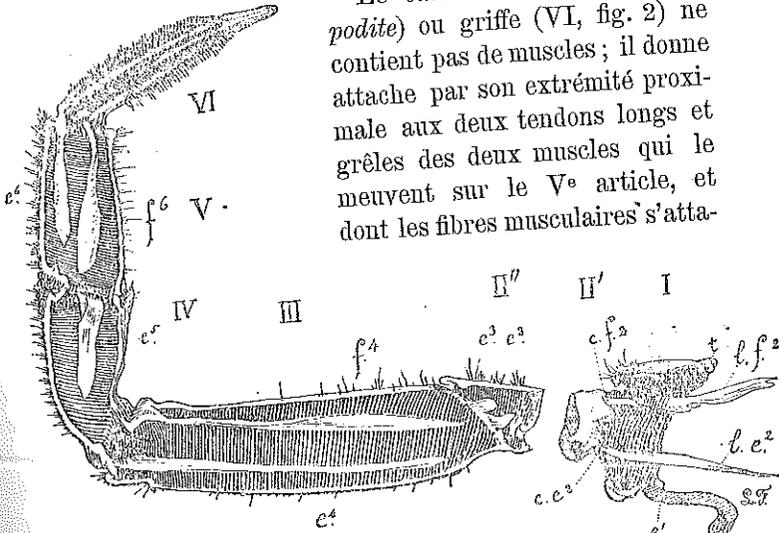


FIG. 2. — Patte ambulatoire gauche de *Platycarcinus pagurus*, détachée du corps et reposant sur son bord dorsal. Le côté ventral est en haut (demi-grandeur).

III-III-IV-V-VI, portion caduque de la patte, décalcifiée dans l'acide nitrique au 10^e, et ouverte par sa face antérieure. La face antérieure, portant le tendon du fléchisseur du V^e article, a été enlevée.

III', ischiopodite ou portion distale du II^e article; III, méropodite; IV, carpo-podite; V, propodite; VI, dactylopodite.

I-III', portion non caduque de la patte. I, coxopodite, dont la face antérieure a été réséquée pour montrer en place les tendons qui s'attachent au basipodite II', ou portion proximale du II^e article. La portion réséquée du I^{er} article portait le tendon du fléchisseur de cet article.

l_1^2 et $c_1 f_1^2$, long et court fléchisseurs du II^e article; f_1^3 , f_2^3 , fléchisseurs des IV^e et VI^e articles; l_2^2 et $c_2 e_2^2$, long et court extenseurs du II^e article; e_1^1 , e_2^1 , e_3^1 , e_4^1 , e_5^1 , extenseurs des I^{er}, III^e, IV^e, V^e et VI^e articles.

On remarque que les articulations I-II'-III-IV et V-VI sont constituées d'après le même type général, présentant les muscles extenseurs du côté dorsal, et les muscles fléchisseurs du côté ventral. L'axe de ces articulations est antéro-postérieur. Les articulations du I^{er} article sur le corps, celle entre II' et III et celle entre IV et V sont constituées toutes trois d'après un second type, et présentent leur axe dans un plan transversal, perpendiculaire au plan médian du corps. Il y a ici des muscles antérieurs et des muscles postérieurs. J'appelle les premiers fléchisseurs et les seconds extenseurs, pour me conformer aux dénominations adoptées par Lemoine.

chent d'autre part à toute la surface intérieure du V^e article : le *fléchisseur* (f^6), occupant le côté ventral du V^e article, et l'*extenseur* (e^6), occupant le côté dorsal. L'axe de l'articulation entre le VI^e et le V^e article est antéro-postérieur, c'est-à-dire parallèle à l'axe du corps.

Le *cinquième article* (V, *Propodite*), qui loge ainsi l'extenseur et le fléchisseur du VI^e article, s'articule avec le IV^e, suivant une direction transversale, dans un plan perpendiculaire au plan médian du corps. Il donne attache par son extrémité proximale à deux tendons larges et minces appartenant à deux muscles logés dans le IV^e article, l'un occupant la face antérieure (*muscle fléchisseur*), l'autre, la face postérieure du IV^e article (*muscle extenseur* e^5).

Le *quatrième article* (IV, *Carpopodite*) contient le fléchisseur et l'extenseur du V^e article et donne attache, par son extrémité proximale, aux tendons longs et puissants de son propre *fléchisseur* f^4 (côté ventral) et de son *extenseur* e^4 (côté dorsal). L'axe de l'articulation avec le III^e article est antéro-postérieur.

Le *troisième article* (III, *Méropodite*) contient les muscles qui meuvent le IV^e article; l'*extenseur* e^4 s'attache à la moitié dorsale de la surface intérieure de ce troisième article; le *fléchisseur* f^4 s'attache à la moitié ventrale de cette surface. L'extrémité proximale de ce dernier muscle franchit les limites de l'articulation avec le II^e article, et s'attache à une partie de la surface intérieure de la portion distale (caduque) de ce II^e article. L'extrémité proximale du III^e article ne donne attache à aucun tendon dans sa portion antérieure. Vers le milieu de sa portion postérieure, se voient deux tendons e^3 , e^3 , qui donnent attache à deux *extenseurs* du III^e article sur le second. Les fibres de ces muscles sont confinées en entier dans la portion distale, caduque, du second article. L'axe de l'articulation du III^e article avec le II^e est dans un plan perpendiculaire à l'axe antéro-postérieur du corps.

Le *second article* II est formé de deux parties : une partie distale (II', *ischiopodite*), qui tombe avec le reste de la patte dans l'autotomie, et une partie non caduque, le *basipodite* II'.

L'extrémité distale de la cavité du basipodite est séparée de la cavité de l'ischiodite par une cloison membraneuse, véritable diaphragme circulaire, tendu à travers la lumière de la portion distale du basipodite. Cette membrane obturatrice est la continuation de celle qui tapisse la surface intérieure de la coque dure du second article. Aucun muscle ne passe de l'ischiodite au basipodite. Seuls le nerf mixte de la patte, l'artère (et un *sinus veineux*?) franchissent cette limite et passent du *basipodite* dans l'*ischiodite*, à travers un orifice étroit, creusé dans la membrane obturatrice. Cet orifice est situé un peu excentriquement : il est plus rapproché du côté dorsal de l'article (voir fig. 4) (1).

La portion caduque distale ou *ischiodite* IIⁿ loge les deux petits muscles extenseurs e^3 , e^3 , du III^e article sur le II^e, et une petite portion du fléchisseur du IV^e article.

La face antérieure de l'ischiodite est presque plane, unie et lisse. Cette face vient buter contre le tubercule articulaire postérieur porté par le bord distal du 1^{er} article de la patte voisine antérieure, lorsque le long extenseur du II^e article se contracte (voir plus loin). La face postérieure de l'ischiodite est convexe.

La portion proximale du II^e article (II') répond au *basipodite* de Huxley. Elle a la forme d'un anneau étroit, et ne loge pas

(1) L'existence de cette membrane nous explique l'absence d'hémorragie, ou l'insignifiance de l'hémorragie que l'on constate au niveau du moignon du basipodite, après l'autotomie. Les vaisseaux (artère et sinus veineux) qui traversent l'orifice central de la membrane, et qui ont leurs tuniques rompues par la chute du membre autotomisé, se comportent sans doute ici comme les petits vaisseaux des animaux vertébrés. Ces petits vaisseaux ne saignent pas non plus au niveau d'un traumatisme par arrachement. Une expérience fort simple démontre le rôle important que joue la *membrane obturatrice* dans l'hémostase du moignon autotomisé. Il suffit de perforer cette membrane d'un coup de scalpel, ou d'en enlever un petit lambeau, pour produire au niveau du moignon primitivement exsangue une effusion de sang qui peut entraîner la mort de l'animal.

On sait que la section de la patte, pratiquée à tout autre endroit que celui d'élection, entraîne également une hémorragie abondante, lorsque l'autotomie ne se produit pas.

de muscles dans son intérieur. L'axe de son articulation avec le premier article est parallèle à l'axe du corps. Les mouvements se font donc dans le même sens que pour l'articulation III-IV et pour l'articulation V-VI. Comme pour ces deux dernières articulations, je donne le nom d'*extenseurs* aux muscles du côté *dorsal*, et celui de *fléchisseurs* aux muscles du côté *ventral*.

Les *fléchisseurs* interviennent dans le mouvement de *flexion* de la patte, quand celle-ci se replie sur elle-même vers le côté *ventral* du corps. Les *extenseurs*, en se contractant, tendent à donner à toute la patte une direction rectiligne, et à éloigner l'extrémité distale du plan médian du corps. J'appelle, pour cet article, *fléchisseur*, le muscle que Lemoine et F. Demoor appellent *extenseur*; et réciproquement, j'appelle *extenseur*, celui qu'ils appellent *fléchisseur*.

La demi-circonférence ventrale du bord proximal du basipodite donne attache, à sa partie moyenne, à un tendon volumineux et épais: *l. f.²* C'est le tendon commun des muscles auxquels je propose de donner les noms de *long* et *court fléchisseurs* du second article. Ce tendon présente une base fort large, portant latéralement deux ailerons. Cette base donne attache, par ses deux faces, aux fibres du court fléchisseur du II^e article. Les fibres qui partent de la face ventrale du tendon se rendent à la demi-circonférence ventrale de la surface intérieure du I^{er} article; celles qui partent de la face dorsale du tendon s'infléchissent en arrière, et vont s'insérer à la surface intérieure de la face postérieure du I^{er} article.

La partie médiane du tendon commun des fléchisseurs du II^e article se prolonge en un tendon fort long qui traverse le I^{er} article, et sur lequel s'insèrent les fibres du long fléchisseur du II^e article *l. f.²*. Le long fléchisseur du second article est un muscle volumineux, qui remplit une partie de la loge épimérienne du corps avec laquelle s'articule le I^{er} article de la patte, et qui s'attache à toute la surface intérieure de la face ventrale de cette loge. Le muscle est en rapport en avant avec la masse charnue du fléchisseur du I^{er} article, et en arrière avec l'extenseur du I^{er} article, et du côté dorsal avec le long extenseur du II^e article.

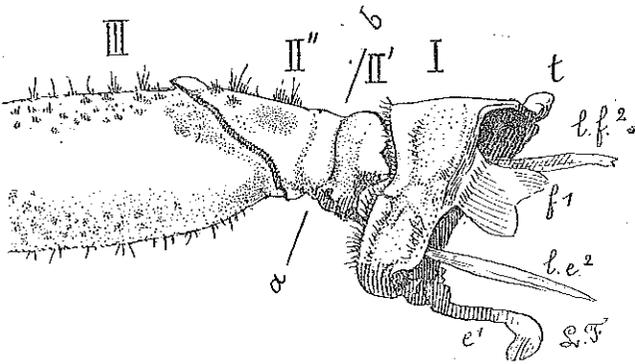


FIG. 3. — Base d'une patte ambulatoire gauche de *Platycarcinus pagurus*, vue par sa face antérieure. Le côté ventral est en haut. La patte a été arrachée du corps et les tendons dépouillés de leurs fibres musculaires.

I. Coxopodite ; II' et II'', Basipodite et Ischiopodite, soudés au niveau de *ab*, pour former le deuxième article ; III, Méropodite, *ab*, sillon d'autotomie du deuxième article.

Le bord proximal du II^e article donne naissance à un second tendon (*c. f.²*), beaucoup plus court et plus grêle, situé un peu en avant du tendon commun des fléchisseurs du II^e article. Les fibres qui partent de ce tendon appartiennent aux muscles *court et long fléchisseurs* du II^e article.

La demi-circonférence dorsale du bord proximal du II^e article donne attache, à son extrémité antérieure, dans le voisinage de la charnière antérieure de l'articulation entre les articles I et II, à un tendon assez solide, étroit et long (*l. e.²*). Les fibres musculaires qui en partent vont se fixer dans la loge musculaire du corps dont elles occupent la portion dorsale, au-dessus du long fléchisseur du II^e article, en arrière du fléchisseur du I^{er} article et en avant de l'extenseur du I^{er} article.

Quand le premier article est fixé au corps, par la contraction de ses muscles extenseur et fléchisseur, celle du long extenseur du II^e article a pour effet de porter cet article et la patte entière dans l'extension, c'est-à-dire en dehors de la ligne médiane du corps.

Quand le premier article n'est pas fixé, comme c'est par ex. le cas lorsqu'on a sectionné les tendons des deux muscles qui

meuvent cet article sur le tronc, la contraction de l'*extenseur long* du deuxième article a pour effet de porter la patte en avant et en dehors.

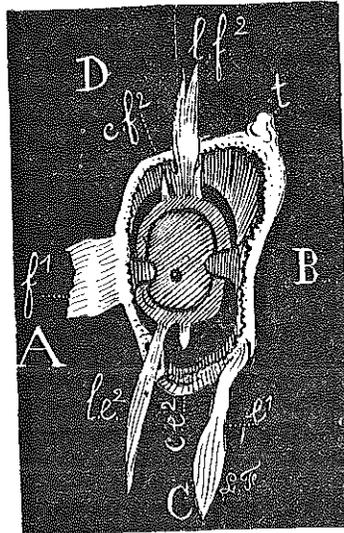


FIG. 4. — Premier et deuxième articles d'une patte ambulatoire gauche du *Platy-carcinus pagurus*, vus par la face interne du 1^{er} article. L'animal est censé placé sur le dos.

A, face antérieure; B, face postérieure; C, face dorsale; D, face ventrale du premier article.

f^1 , tendon du fléchisseur du premier article; e^1 , tendon de l'extenseur du premier article; f^2 et $c.f^2$, tendons des court et long fléchisseurs du deuxième article; $l.e^2$, tendon du long extenseur du deuxième article ou *muscle disjuncteur*; $c.e^2$, tendon du court extenseur du deuxième article.

Tous ces tendons ont été dépouillés de leurs faisceaux musculaires. Au fond de la préparation, se voit la membrane obturatrice attachée par son pourtour à l'anneau du deuxième article, et présentant l'orifice destiné au passage du nerf et des vaisseaux de la patte.

Si l'animal est suspendu par la patte, la contraction de ce muscle, agissant dans les mêmes conditions, aura pour effet de soulever tout le corps, qui s'inclinera légèrement, comme pour aller à la rencontre de la patte, la partie céphalique du corps se relevant un peu (voir fig. 5 et 6). Dans ce cas, la face anté-

rière de la portion distale du II^e article vient butter contre le tubercule articulaire postérieur du bord distal du I^{er} article de la patte située en avant de celle que l'on considère (voir plus loin).

Le *long extenseur* du II^e article intervient seul, comme nous allons le voir, dans l'acte de l'autotomie; aussi pourrait-on le nommer *muscle disjoncteur* ou muscle autotomiste.

Le bord proximal (demi-circonférence dorsale) du II^e article donne naissance, à côté et en arrière du tendon du long extenseur, à un tendon court et trapu *c.e*², d'où partent des fibres musculaires qui vont s'attacher à la surface interne de la portion dorsale du I^{er} article. C'est, pour moi, le *court extenseur* du II^e article. Il me semble répondre à ce que J. Demoor appelle *faisceau accessoire du fléchisseur* du II^e article.

Le *premier article* (I, *Coxopodite*) a la forme d'un large anneau plus ou moins quadrangulaire. On pourrait y distinguer quatre faces: une dorsale, une ventrale, une antérieure et une postérieure. Il s'articule, d'une part, par sa circonférence ou base externe, avec le II^e article, par une articulation à axe parallèle à l'axe du corps, agissant comme les articulations III-IV et V-VI; et, d'autre part, par sa circonférence ou base interne, avec les saillies chitineuses de la loge musculaire du corps, par une articulation à axe transversal, comme les articulations II-III et IV-V.

La surface intérieure du I^{er} article donne attache, par sa moitié ventrale, au court fléchisseur du deuxième article, et, par sa moitié dorsale, au court extenseur du même article. Le reste de la cavité du I^{er} article est occupé par les tendons du long extenseur et du long fléchisseur du II^e article, qui le traversent pour se rendre dans la loge musculaire.

Le bord proximal du I^{er} article donne attache à deux muscles: un fléchisseur et un extenseur. Le fléchisseur, *f*¹ se fixe par un tendon plat et large, vers le milieu de la demi-circonférence antérieure du bord proximal du I^{er} article. De là, ses fibres se rendent à la face antérieure de la loge épimérienne.

L'extenseur du premier article *e*¹ s'attache à la partie tout à

fait postérieure et externe de la loge épimérienne; son tendon, fort long, part de la demi-circonférence postérieure du bord proximal du I^{er} article; il s'attache à l'extrémité dorsale de cette demi-circonférence, près de la charnière dorsale de l'articulation.

§ III.

PUISSANCE MUSCULAIRE QUI PROVOQUE L'AUTOTOMIE.

Suspendons un crabe vigoureux (*Carcinus moenas*) par une patte ambulatoire, la troisième de droite, par exemple, en saisissant le troisième article entre le pouce et l'indicateur de notre main gauche, ou entre les mors d'une pince à dissection, et sectionnons brusquement, au moyen de ciseaux, l'extrémité supérieure de la patte, par exemple au niveau de la portion distale du III^e article (articulation du III^e article avec le IV^e). Aussitôt le corps de l'animal exécute un mouvement de bascule, le bord droit antérieur du céphalothorax se soulevant et s'inclinant, comme pour aller à la rencontre de la patte blessée. Ce mouvement a pour effet d'amener le contact de la face antérieure de l'extrémité distale du II^e article de la patte soulevée (la 3^e), avec le tubercule articulaire distal du bord postérieur du I^{er} article de la patte précédente (2^e patte). Dès que la troisième patte touche le premier article de la patte précédente, l'autotomie se produit, parfois accompagnée d'un bruit sec. L'animal tombe à terre, abandonnant entre les mors de la pince à dissection la portion caduque de la patte (portion distale du II^e article et du III^e article).

Ces conditions expérimentales sont les plus favorables à la manifestation de l'autotomie. En opérant ainsi, on pourra répéter l'expérience sur les huit pattes ambulatoires et sur les deux pinces du même individu, et provoquer successivement la rupture des dix membres, sans avoir, pour ainsi dire, à craindre d'insuccès. C'est ainsi qu'il convient d'opérer lorsqu'il s'agit de décider si l'autotomie est encore possible après telle ou telle mutilation des muscles.

L'extrémité de l'avant-dernier article (propodite) et le dernier article tout entier (dactylopodite) paraissent insensibles à la section⁽¹⁾; on peut impunément couper le doigt mobile de la pince ou la griffe des autres pattes. L'autotomie ne se produit que si l'on coupe la patte à partir des trois quarts internes du cinquième article, ou plus près du corps. La section est encore efficace lorsqu'elle est pratiquée dans le voisinage presque immédiat de l'endroit d'élection de l'autotomie.

Section des muscles qui s'attachent à l'ischiopodite. — Si l'on saisit, entre les mors effilés d'une petite pince à dissection, le milieu de la portion distale du second article, et si l'on coupe la patte en travers, au niveau de l'articulation avec le III^e article, ou même à travers l'extrémité distale du II^e article, l'autotomie se produit encore.

La section des muscles qui s'attachent à l'ischiopodite (c'est-à-dire les extenseurs du III^e article et le fléchisseur du IV^e article) n'empêche donc pas l'autotomie, ce qui semble indiquer que ces muscles ne jouent aucun rôle dans ce phénomène, ou tout au moins que leur intervention n'est pas nécessaire.

La structure de la partie caduque de la patte, formée d'une coque dure et rigide, renfermant des muscles à son intérieur, devait *a priori* faire admettre que les muscles de cette partie caduque ne peuvent agir dans la séparation mécanique du deuxième article.

Section des muscles fléchisseur et extenseur du premier article, des fléchisseurs (long et court) du deuxième article et du court extenseur du deuxième article. — Pour procéder à l'aise aux opérations de section des muscles qui s'attachent au premier et au second article, il est bon de rendre le crabe inoffensif en le débarrassant au préalable de ses pinces. On sectionne celles-ci

(1) Je n'ai jamais vu l'autotomie se produire après la section du dactylopodite de la première patte ambulatoire, comme l'affirme Frenzel : *Ueber die Selbstverstümmelung (Autotomie) der Thiere* (ARCHIV FÜR DIE GES. PHYSIOLOGIE, 1891, Bd. I, p. 207).

dans le voisinage de l'articulation du III^e et du IV^e article, ce qui produit immédiatement la chute des deux membres par autotomie.

Les tendons des muscles du I^{er} et du II^e article sont sectionnés au niveau de leurs attaches au bord proximal, au moyen de fins ciseaux ou d'un très petit scalpel. On divise d'abord la membrane articulaire, puis on sectionne les tendons. Il est nécessaire, dans ces opérations, de connaître exactement la disposition anatomique des parties sur lesquelles on opère. On se rappellera notamment la situation excentrique du tendon de l'extenseur du I^{er} article et du tendon du long extenseur du II^e article. L'extenseur du I^{er} article s'attache près du tubercule articulaire dorsal du bord proximal postérieur du I^{er} article, loin du milieu de ce bord. Le long extenseur du II^e article s'attache près du tubercule articulaire antérieur du bord proximal (demi-circonférence dorsale) du II^e article, loin du milieu de ce bord.

La réussite de chaque section tendineuse sera contrôlée par l'examen des mouvements de l'articulation. Les muscles sectionnés doivent être paralysés, et l'articulation correspondante doit être dans un relâchement complet.

On peut sectionner simultanément sur la même patte les deux muscles (extenseur et fléchisseur) du premier article, et trois des tendons qui s'attachent à la portion proximale du II^e article, savoir: les deux tendons des fléchisseurs du II^e article et celui du court extenseur du II^e article. Après cette mutilation considérable, qui donne lieu à une hémorragie abondante, et qui ne respecte qu'un seul muscle, le *long extenseur* du II^e article, parmi tous ceux de la portion non caduque de la patte, l'autotomie ne s'en produit pas moins avec la même facilité, la même constance et les mêmes caractères qu'avant l'opération de la section.

Les deux muscles du I^{er} article, les fléchisseurs et le court extenseur du II^e article semblent donc n'avoir pas plus d'action sur la production de l'autotomie que les muscles situés dans la partie caduque de la patte.

Section du long extenseur du II^e article. — La section isolée du tendon du long extenseur du II^e article, qui peut se faire par une plaie insignifiante, pratiquée au niveau de l'articulation entre le I^e et le II^e article, supprime constamment et irrévocablement le réflexe d'autotomie.

Ce muscle est donc indispensable à l'autotomie : il en est l'agent actif et exclusif. Il mérite donc le nom de *muscle disjoncteur* ou de *muscle autotomiste*. Cette appellation a l'avantage de ne pas prêter à la même confusion que les termes d'extenseur (Fredericq) et de fléchisseur (Lemoine, Demoor), qui, tour à tour, ont servi à désigner ce muscle.

Mais la tâche que vous assignez au muscle disjoncteur, demandera-t-on peut-être, n'est-elle pas au-dessus de ses forces? Rappelez-vous qu'il faut un effort de traction de 3 $\frac{1}{2}$ à 5 kilogrammes pour arracher une des pattes du Crabe; et encore, la rupture ne se produit pas au lieu d'élection, preuve qu'à ce niveau la résistance à la rupture dépasse cette valeur de 3 $\frac{1}{2}$ à 5 kilogrammes. Est-il raisonnable d'attribuer à un petit muscle, qui n'a pas beaucoup plus d'un dixième de centimètre carré de surface transversale utile, un effort pouvant dépasser 5 kilogrammes?

Pour répondre à cette question, il fallait déterminer l'effort de traction nécessaire pour rompre l'adhérence du basipodite et de l'ischiopodite, c'est-à-dire pour produire l'autotomie, en appliquant cet effort de traction au point d'attache du tendon du long extenseur.

On arrache une patte sur un Crabe mort ou sur un Crabe chloroformisé. On supprime le premier article, on enlève la houppe musculaire qui pend à la surface de rupture, en respectant seulement le tendon du long extenseur. Ce tendon est fixé solidement entre les mors d'une petite pince à ressort. On soulève la patte par son extrémité libre, qu'on saisit de la main gauche; on suspend à la pince à ressort un petit plateau de balance, que l'on charge de poids jusqu'à ce que la rupture du basipodite et de l'ischiopodite se produise à l'endroit d'élection.

L'expérience donne un résultat fort remarquable. La patte,

qui résistait à une traction de $3\frac{1}{2}$ à 5 kilogrammes, dirigée suivant son axe et se répartissant sur sa circonférence entière, cette même patte se rompt sous un effort de traction dix, quinze ou vingt fois plus faible, quand la traction s'exerce au niveau de l'insertion du tendon du long extenseur, c'est-à-dire à un point limité de sa périphérie.

Le tableau suivant nous donne les résultats numériques de quelques expériences de rupture obtenues par traction sur le long extenseur du second article :

| ANIMAL. | NUMÉRO D'ORDRE de la patte. | POIDS provoquant la rupture (en grammes). |
|-------------------------------------|--------------------------------|---|
| I. | " | Entre 220 et 270 |
| | " | — 220 et 270 |
| | " | Moins de . . 170 |
| | " | Entre 270 et 320 |
| | " | — 220 et 270 |
| II. | 5 ^e | Moins de . . 125 |
| | 5 ^e | Entre 215 et 225 |
| | 2 ^e | — 295 et 315 |
| III. Gros Crabe pesant 57 gr. | 4 ^e | Entre 275 et 300 |
| | 4 ^e | — 300 et 305 |
| | 3 ^e | — 345 et 355 |
| | 3 ^e | — 360 et 370 |
| | 2 ^e | — 305 et 315 |
| | 2 ^e | — 375 et 385 |
| IV. Petit Crabe. | 5 ^e | Entre 155 et 160 |
| | 3 ^e | — 200 et 225 |
| V. Petit Crabe. | 5 ^e | Entre 120 et 125 |
| | 5 ^e | — 170 et 175 |
| | 3 ^e | Moins de . . 325 |
| | 2 ^e | — . . 225 |

On voit qu'il suffit de 250 grammes comme effort moyen de traction pour rompre la patte. La cinquième patte (4^e ambulatoire) s'arrache généralement par une traction notablement plus faible (minimum 125 grammes, maximum 225 grammes).

Il n'y a rien d'exagéré à demander au long extenseur du II^e article, un effort d'un quart de kilogramme.

En attribuant au muscle une surface transversale utile d'un dixième de centimètre carré, ce qui est certainement trop peu, on arrive à le doter d'une force de 2,500 grammes par centimètre carré.

Cette force de 2,500 grammes par centimètre carré est très inférieure aux valeurs déterminées par M. Plateau (1) pour les muscles adducteurs des valves des mollusques lamellibranches, ainsi qu'à la force que l'on attribue aux muscles de l'homme. Elle correspond à la force admise généralement pour les muscles de grenouille, mais est supérieure à celle que M. Plateau a déduite de ses expériences sur le muscle fléchisseur de la pince du Crabe (un peu plus d'un kilogramme par centimètre carré). Elle est analogue à celle que Lorenzo Camerano a trouvée pour les muscles de plusieurs crustacés décapodes (2).

§ IV.

NÉCESSITÉ DE LA FIXATION DE LA PARTIE DISTALE DE LA PATTE DANS L'AUTOTOMIE.

Pour que le muscle long extenseur du II^e article (muscle disjoncteur) puisse exercer, sur l'extrémité proximale de cet article, un effort de traction correspondant à un poids de 250 grammes environ, il est nécessaire de fournir à la portion périphérique de la patte, un point d'appui suffisant, c'est-à-dire offrant une résistance supérieure à cette traction de 250 grammes. On doit donc retenir la portion distale du II^e article, si l'on veut que la portion proximale en soit séparée par la contraction du muscle disjoncteur.

(1) Bull. Acad. roy. de Belgique, 3^e sér. VI, 1883 et VII, 1884.

(2) *Ricerche intorno alla forza assoluta dei muscoli dei Crostacei decapodi*. Memorie della R. Acc. d. Sc. di Torino. Ser. II, Tom. XLII, 1892.

Crabe placé sur le dos; pattes non fixées extérieurement. — On place un Crabe sur le dos, après lui avoir au préalable enlevé les pinces par autotomie. On sectionne brusquement l'une des pattes par le milieu : aussitôt, le long extenseur se contracte et la patte se porte dans l'extension. Pour que l'autotomie ait lieu, il faut que ce mouvement d'extension soit arrêté par le doigt de l'expérimentateur, glissé entre la carapace et la patte, ou par tout autre corps résistant, une autre patte de l'animal, par exemple, contre laquelle vient buter la partie distale de la patte blessée. Le muscle, continuant à se contracter, sépare la portion proximale de la portion distale du membre (voir la fig. 1).

La patte blessée peut ne pas rencontrer le point d'appui qu'elle cherche : dans ce cas, l'autotomie ne se produit pas. L'insuccès est donc fréquent dans l'expérience d'autotomie instituée ainsi, sur un animal qu'on abandonne à lui-même sur le dos et auquel on coupe une patte, sans lui offrir de point d'appui extérieur.

La résistance que l'on doit offrir à la partie distale de la patte n'est pas nécessairement fort considérable, surtout si l'on fournit ce point d'appui loin de l'endroit d'élection, par exemple au niveau de l'articulation du III^e article avec le IV^e, car le bras de levier sur lequel on agit est fort long, et par conséquent, très favorable. On se rend parfaitement compte, dans cette expérience, de la valeur de l'effort qu'exécute le muscle long extenseur au moment de l'autotomie, lorsqu'on arrête au moyen du doigt le mouvement d'extension de la patte qui va procéder à la mutilation.

L'autotomie peut se produire sur un animal couché sur le dos, dans les positions les plus variées de la patte. La condition essentielle, c'est que le mouvement de la patte, dû à la contraction du muscle disjoncteur, soit arrêté par la fixation de sa partie distale. Cette partie distale, comme je l'ai dit, peut trouver un point d'appui à la base d'une autre patte, ou sur n'importe quel point de la surface d'une patte voisine. Ceci nous explique les cas d'autotomie se produisant sur des pattes plus ou moins fléchies, plus ou moins éloignées de la carapace,

paraissant, à un examen superficiel, entièrement libres, mais prenant cependant, à leur base, un point d'appui sur une patte voisine (1).

(1) C'est sans doute ce qui a conduit Frenzel et J. Demoor à admettre que la patte du Crabe pouvait s'autotomiser sans point d'appui extérieur. Etant donnée la structure de la patte du Crabe, l'autotomie sans point d'appui me paraît un non-sens. C'est, me semble-t-il, comme si mon doigt, coiffé d'un dé, avait la prétention de se retirer du dé sans que celui-ci fût retenu ou trouvât un point d'appui extérieur.

Au reste, voici l'explication proposée par Demoor :

« Fredericq a démontré que le muscle extenseur (muscle que nous préférons nommer fléchisseur) est seul indispensable à la *mutilation réflexe défensive* des Crustacés.

« Nous nous rallions à cette conclusion. Il décrit le mécanisme de ce phénomène comme il suit : « Dès qu'on irrite... au niveau duquel s'effectue la rupture. » Ce mécanisme existe, mais nous croyons qu'il est accessoire et non fondamental. Voici pourquoi :

« A. Nous voyons se produire l'autotomie chez des individus venant de muer, chez qui la carapace et la patte sont d'une mollesse extrême, et chez qui la rupture du membre est relativement difficile, à cause de l'élasticité des tissus, non encore imprégnés de calcaire.

« B. L'autotomie se produit (notamment par l'action de la térébenthine) chez *Pachygrapsus*, *Portunus depurator*, *Pilumnus listellus*, sans mouvements préalables des membres. Celui-ci ne touche ni le sol, ni la carapace; ses articulations sont en demi-flexion et demi-extension.

« Nous attribuons à l'autotomie un mécanisme (beaucoup plus complexe que celui décrit par Fredericq) qui consiste essentiellement en une *tendance* des pièces proximale et distale du deuxième article à tourner en sens contraire. L'effort de torsion qui se manifeste ainsi dans la patte amène la rupture au niveau du *locus minoris resistentiae*. Nous ne donnons cette théorie que comme hypothétique, aucune preuve directe ne pouvant être apportée pour la justifier d'une façon formelle.

« Le muscle fléchisseur (extenseur, selon Fredericq) de la base de la patte a son insertion fixe dans la loge musculaire du corps; son insertion mobile a lieu sur le bord proximal de la pièce résultant de la fusion du basipodite avec l'ischiopodite; ce muscle présente un faisceau accessoire, qui a son insertion mobile commune avec celle du faisceau principal, et son insertion fixe sur la paroi interne du coxopodite. Les fibres de ce faisceau accessoire ont une direction autre que celle de la masse principale. La force résultant de la contraction de ces éléments ne détermine pas une flexion directe du deuxième article de la patte sur le premier, mais elle tend à produire une flexion avec déviation en arrière. Dans le mésopodite, s'insèrent le fléchisseur et l'extenseur du carpopodite; chez le Crabe, le premier de ces muscles possède des insertions musculaires fixes dans la partie distale du deuxième article du membre. Le mouvement produit par ces muscles, dans le plan passant par l'axe des deux articles, se fait dans une direction à peu près verticale, mais légèrement déviée en avant et en bas. En somme, les parties proximale et distale du deuxième somite de la

Toutes les expériences d'autotomie concernant les quatre pattes ambulatoires réussissent donc sans que la patte ait à s'appuyer sur les bords du bouclier dorsal (*tergum*) de la carapace. On peut enlever le *tergum* en entier : l'autotomie se

patte sont sollicitées, dans des sens différents, par la contraction des muscles. Cette sollicitation des parties dans deux directions, angulaires l'une par rapport à l'autre, résulte de la disposition générale des muscles fléchisseurs et extenseurs du deuxième et du quatrième article; elle est exagérée par l'existence du faisceau accessoire du deuxième article et des insertions du fléchisseur du quatrième article dans l'ischio-podite.

« Nous devons admettre que l'autotomie est un réflexe qui suppose une coordination musculaire spéciale, déterminant la prédominance des efforts discordants des muscles que nous avons analysés plus haut.

« Ce réflexe a une coordination musculaire spécifique, puisque, chez les espèces à autotomie facile, il se produit isolément et d'une façon très nette; puisque, par l'action de la térébenthine, on le provoque seul; puisqu'on l'anéantit par la morphine sans détruire pour cela le réflexe de la rétraction exagérée de la patte.

« On observe cependant chez tous les Crustacés, et principalement chez le *Carcinus naevis* et chez le *Portunus puber*, que lorsqu'on provoque l'autotomie, il se déclare une réaction violente et préalable du membre avec une poussée de la patte contre le bord de la carapace. On note donc, dans ces cas, les phénomènes mis en lumière par Fredericq.

« Comment expliquer ces manifestations, si nous ne les admettons pas comme cause de la chute du membre ?

« Nous croyons que le mécanisme donné par le professeur de Liège intervient comme adjuvant. Le faisceau accessoire que nous avons décrit dans le deuxième article de la patte, dépend, en effet, du fléchisseur de ce somite. Son individualité fonctionnelle n'est pas absolue. Son effet spécial doit être d'autant plus énergique que la contraction générale de tout le muscle est plus forte. Or, c'est précisément le travail de ce muscle qui porte le membre en haut et amène le contact de la patte avec la carapace dorsale.

« Un point d'appui périphérique se réalise ainsi. L'action du fléchisseur du quatrième article en faveur de la chute du membre deviendra maintenant plus efficace par l'action des efforts qui se manifesteront surtout dans la partie proximale.

« Les mouvements généraux constatés dans les membres ne sont donc pas les causes actives de l'autotomie; ils sont des moyens qui favorisent le développement des forces auxquelles nous croyons devoir rapporter le phénomène. »

La théorie proposée par Demoor est en contradiction directe avec les résultats de toutes les expériences relatées au paragraphe précédent. Je puis donc me dispenser d'en faire une critique détaillée. Je tiens cependant à présenter quelques observations au sujet des faits A et B que Demoor objecte à mon explication :

A. L'autotomie, nous dit-il, ne devrait pas se produire chez les Crabes mous,

produit tout aussi facilement, et les phénomènes décrits précédemment ne s'en trouvent nullement modifiés.

Crabe sur le dos. Pattes fixées. — Non seulement l'application de la patte ambulateur contre le *tergum* n'est pas nécessaire au mécanisme de l'autotomie, mais cette application rend la rupture impossible. Plaçons un Crabe sur le dos, après lui avoir enlevé les pinces. Saisissons une des pattes ambulateur entre le pouce et l'index de la main gauche, en appuyant les trois doigts restants sur la face ventrale de l'animal, de manière à fixer le corps. Si nous coupons, au moyen de ciseaux, l'extrémité distale de la patte saisie, l'autotomie se produit immédiatement. L'expérience réussit également bien, que la patte sur laquelle on opère soit maintenue dans une position moyenne, intermédiaire entre la flexion et l'extension, ou qu'on l'ait fléchie complètement vers la face ventrale de l'animal, ou qu'on l'ait inclinée au maximum en avant ou en arrière. La seule position dans laquelle l'autotomie ne réussisse jamais, est précisément celle de l'extension forcée, que l'on réalise en

et cependant elle se produit malgré l'élasticité des tissus. J'avoue ne pas bien comprendre la portée de cette objection. Mon explication ne présuppose pas plus de rigidité des pattes que celle de Demoor. Demoor ne serait en droit de m'objecter le cas des Crabes mous que si, chez ces derniers, la section des tendons donnait d'autres résultats que chez les Crabes normaux.

J'ai fait, en 1882, à Roscoff, un certain nombre d'expériences d'autotomie sur des Crabes qui venaient de muer. Mes souvenirs ne sont pas assez précis pour me permettre d'affirmer avoir pratiqué sur eux les expériences de section des tendons relatées précédemment. D'une façon générale, je puis dire que les Crabes mous se comportèrent, au point de vue de l'autotomie, exactement comme les Crabes à carapace dure.

D'ailleurs, sur un Crabe mort, décalcifié par l'acide nitrique, la rupture de la patte, à l'endroit d'élection, s'obtient avec une facilité étonnante. Il suffit pour cela d'exercer une traction insignifiante sur la portion distale de la patte.

B. En ce qui concerne l'autotomie dans l'essence de térébenthine, n'ayant pas sous la main les espèces citées par Demoor, je me suis reporté sur *Carcinus maenas*, que l'on peut avoir vivant à Liège chaque semaine, pendant la belle saison. J'en ai placé plusieurs dans l'essence de térébenthine, et j'ai obtenu, chez presque tous, la cassure d'une ou de plusieurs pattes. Mais je n'ai pu me convaincre de l'existence de l'autotomie sans point d'appui, avancée par J. Demoor.

appliquant la patte par le méropodite contre le bord et contre la portion ventrale du *tergum*.

Ce résultat négatif était d'ailleurs facile à prévoir. En plaçant la patte dans l'extension forcée, nous rapprochons d'une façon exagérée le point d'attache mobile du long extenseur du II^e article de son point d'attache fixe, et nous ne laissons plus de jeu au raccourcissement du muscle.

Il faut cependant ici faire une restriction pour la première patte, celle qui porte la pince. Au repos, cette patte se trouve naturellement appliquée contre la carapace. En la maintenant contre le *tergum*, on ne lui donne donc pas une position forcée, et l'on n'empêche pas le raccourcissement du long extenseur du II^e article. Aussi, la première patte est-elle la seule chez laquelle l'autotomie réussisse pendant qu'on la maintient contre la carapace. C'est aussi la seule qui puisse s'autotomiser en prenant un point d'appui contre la carapace du *tergum* (1).

Crabe suspendu par la patte. — Quand on opère comme il est dit à la page 182, c'est-à-dire en tenant l'animal suspendu en l'air par une patte dont on coupe l'extrémité, on voit ordinairement la partie antérieure du corps se relever légèrement et aller comme à la rencontre de la patte blessée (voir fig. 4 et 5). Ce mouvement se produit de la même façon, alors que l'on a

(1) C'est donc à la première patte seule que s'appliquerait strictement le terme de *carapace* dont je m'étais servi, en 1882, pour désigner les parties dures du corps de l'animal, contre lesquelles la patte prend un point d'appui dans l'acte de l'autotomie — si l'on prend le terme de *carapace* dans le sens étroit de bouclier dorsal ou de *tergum*. C'est ainsi que Frenzel et Demoor m'ont compris : aussi ont-ils pris texte de ce fait que l'autotomie des pattes ambulatoires est possible sans que la patte vienne s'appuyer contre le *tergum*, pour nier d'une façon générale la nécessité d'un point d'appui extérieur et pour rejeter mon explication. Dans mon idée, le terme de *carapace* était employé dans un sens moins restreint, et servait à désigner toute partie dure du corps de l'animal.

La condition sine qua non de la rupture, disais-je, est l'intégrité du muscle extenseur 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 (Arch. zool. exp., 1883, p. 423).

sectionné tous les muscles du 1^{er} et du 2^e article, sauf le long extenseur du II^e article. C'est donc ce muscle qui, prenant

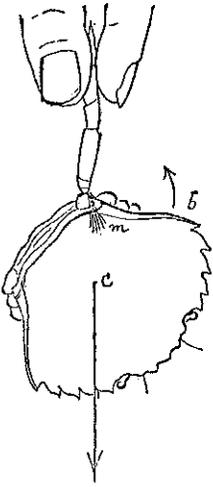


FIG. 5.

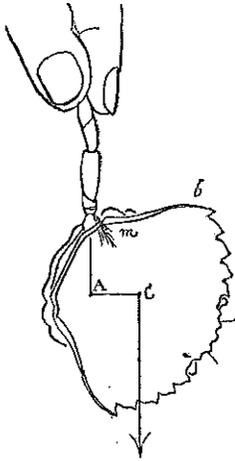


FIG. 6.

FIG. 5. — Petit Crabe suspendu par la dernière patte de droite et se disposant à pratiquer l'autotomie de cette patte. Le bord *b* de la carapace est soulevé dans la direction de la flèche par l'action du muscle *disjoncteur* *m*. *C*, centre de gravité.

FIG. 6. — Le même, au moment où le mouvement de soulèvement de la carapace est achevé, et où l'autotomie se produit.

cette fois son point d'appui fixe sur le II^e article, soulève son point d'attache dans la loge épimérienne, et, par l'intermédiaire de celle-ci, relève tout le corps de l'animal. Dans ce mouvement de soulèvement du corps de l'animal, le I^{er} article de la patte précédente (tubercule articulaire distal postérieur du I^{er} article) vient buter contre la face antérieure lisse de la portion distale du II^e article de la patte opérée. Ce II^e article se trouvant ainsi fixé par rapport à la carapace, et le muscle extenseur continuant à se contracter, la séparation de la portion proximale du II^e article d'avec sa portion distale devient possible et se réalise, et l'animal tombe en abandonnant la portion distale de sa patte.

Si l'on a soin, dans cette expérience, d'enlever en entier, au préalable, les pattes précédentes et suivantes, y compris leur premier article, on aura beau soulever le Crabe par une patte et sectionner l'extrémité distale de celle-ci, l'autotomie ne se produira plus, parce que l'extrémité distale du II^e article ne trouve plus de point d'appui; et que le poids du corps de l'animal, agissant par l'intermédiaire du tendon du long fléchisseur sur la portion proximale du II^e article, n'est pas suffisant pour rompre l'adhérence avec la portion distale retenue entre les doigts de l'expérimentateur, quoique, dans cette expérience, le corps de l'animal, agissant par un bras de levier fort long, exerce une traction représentant certainement plusieurs fois le poids du corps entier.

Ce résultat négatif, je l'ai constamment observé en opérant sur les premières pattes ambulatoires. Au contraire, en expérimentant sur la dernière patte et même sur l'avant-dernière, on obtient parfois l'autotomie dans les conditions que je viens de décrire, toutes les autres pattes ayant été extirpées y compris leur premier article. Dans ce cas, le poids seul de l'animal, multiplié par un bras de levier favorable, peut faire équilibre à un effort de 150 à 200 grammes, et suffit à la fixation de l'attache épimérienne du long extenseur (voir fig. 6). La 3^e et la 4^e patte ambulatoires sont précisément celles où un effort de traction relativement faible (ne représentant qu'un petit nombre de fois le poids du corps) suffit pour rompre le second article à l'endroit d'élection. Ce sont aussi ces pattes sur lesquelles la carapace, en se relevant, agit suivant le bras de levier le plus favorable pour produire l'autotomie (voir fig. 5 et 6).

Le mouvement que la contraction du long extenseur imprime à la patte, par rapport au corps, est donc un peu différent, suivant que le poids du corps intervient ou non comme facteur du mouvement. Lorsque l'animal est suspendu par la patte, et qu'on blesse celle-ci, cette patte, qui se prépare à l'autotomie, vient buter en avant et en dehors contre le point d'appui fixe constitué par la base de la patte précédente, d'où la réussite pour ainsi dire infaillible de l'expérience d'autotomie.

Au contraire, lorsque le Crabe est couché librement sur le dos, le poids du corps n'intervient plus, et la patte blessée se porte directement dans l'extension, sans s'incliner en avant. Elle ne rencontre plus forcément le point d'appui du tubercule du coxopodite de la patte précédente. L'autotomie, dans ce cas, dépend du hasard des mouvements des pattes voisines. Il faut que l'une d'elles vienne s'interposer pour fournir le point d'appui indispensable.

§ V.

CONCLUSIONS.

La mutilation réflexe défensive, l'autotomie des membres, se produit chez le Crabe dans la continuité du second article de la patte, au niveau du sillon qui correspond à la soudure du *basipodite* et de l'*ischiopodite*. La surface de rupture est nette : les vaisseaux et le nerf mixte de la patte sont les seuls organes mous déchirés à ce niveau.

Un diaphragme spécial, la *membrane obturatrice*, tendu à travers l'extrémité distale du *basipodite*, assure l'hémostase dans le moignon de la patte autotomisée. Le nerf mixte et les vaisseaux traversent cette membrane au niveau d'un orifice étroit, situé excentriquement.

La portion non caduque du II^e article de la patte ambulatoire, ou *basipodite*, ne contient pas de fibres musculaires. Elle donne attache, par sa circonférence proximale, aux tendons de quatre muscles : 1. *court fléchisseur* (côté ventral) et 2. *court extenseur* (côté dorsal), s'attachant au *coxopodite*; 3. *long fléchisseur* (ventral) et 4 *long extenseur* (dorsal), s'attachant à la loge épimérienne du corps. Le premier article ou *coxopodite* donne attache aux tendons d'un *fléchisseur* [5] et d'un *extenseur* [6] dont les fibres s'insèrent également dans la loge épimérienne du corps.

La section des muscles contenus dans la partie caduque de la patte, et celle de cinq (1, 2, 3, 5 et 6) des six muscles qui s'attachent à la partie non caduque de la patte, n'ont aucune influence sur l'autotomie, qui s'effectue avec la même facilité

qu'avant l'opération. La section isolée du long extenseur [4] supprime irrévocablement le réflexe d'autotomie. Ce muscle mérite donc le nom de muscle *disjoncteur* ou de muscle *autotomiste*.

La patte du Crabe mort résiste à une traction de 3 1/2 à 5 kilogrammes, quand cette traction est dirigée suivant l'axe de la patte et qu'elle se répartit sur toute la circonférence de cette dernière. Cette même patte se rompt à l'endroit, d'élection, sous un effort moyen de traction de 250 grammes, quand la traction s'exerce à un point limité de sa périphérie, au niveau de l'insertion du tendon du muscle disjoncteur.

L'autotomie peut se produire dans toutes les positions des pattes, à l'exception de l'extension forcée (pour les pattes ambulatoires). Pour que l'autotomie soit réalisée par la contraction du muscle disjoncteur, il faut que la portion caduque distale de la patte trouve un point d'appui, soit contre le doigt de l'opérateur, soit contre les pattes dures de la carapace de l'animal (*tergum* pour la première patte; parties dures d'une patte voisine, tubercule articulaire du 1^{er} article de la patte située en avant, lorsqu'il s'agit d'une patte ambulatoire). Il faut également que l'attache épimérienne du muscle disjoncteur soit fixée: dans certains cas, le poids du corps de l'animal agissant par un bras de levier favorable peut suffire à cette fixation.

APPENDICE

M. Jean Demoor, auquel j'avais soumis une épreuve du présent travail, me communique la note suivante :

“ Je n'ai pas interprété le terme *carapace* ainsi que M. Fredericq le suppose. Les explications données par cet auteur, la description de ses expériences montrent clairement que le point important de la question est l'*existence d'un point d'appui externe*, et non pas du tout la nature et la position de ce lieu de résistance.

“ C'est précisément parce que telle était mon opinion au moment où j'étudiais la question de l'autotomie au point de vue des fonctions nerveuses des Crustacés, que mon attention fut appelée sur les données mécaniques du problème, par des faits observés sur des Crabes méditerranéens. (Voir dans mon texte cité, page 24 de ce travail, le § B.) Mes expériences sur ce point ayant été faites consciencieusement et ayant été répétées plusieurs fois, je suis forcé de maintenir exacts les faits cités.

“ M. Fredericq n'a pas observé l'autotomie sans point d'appui externe chez *Carcinus maenas*. Je n'ai jamais essayé l'expérience sur cette espèce, je l'ai faite exclusivement sur les trois espèces que je me procurais très facilement à Banyuls-sur-Mer. Il est à noter d'ailleurs — et la chose est importante — que *Pachygrapsus*, *Portunus depurator*, *Pilumnus listellus* s'autotomisent beaucoup plus facilement que *Carcinus maenas*, sur lequel M. Fredericq a opéré. „

JEAN DEMOOR.