

interambulacraires (les zones entre les «pétales» de la coquille d'un oursin) ; d'autres échinides du Permien avaient entre une et huit colonnes de plaques. Comme *Miocidaris* fut le seul genre à survivre, les échinides évoluèrent des formes ayant un nombre variable de plaques à celles qui n'en avaient que deux. Selon certains paléontologues, le squelette d'un échinide est plus solide quand il est composé de deux colonnes de plaques ; il aurait ainsi été mieux adapté pour résister aux prédateurs du monde postpermien.

Toutefois ces observations n'indiquent pas si la crise de la fin du Permien a ou non sélectionné certaines caractéristiques. Tous les échinides auraient-ils des plaques à deux colonnes même si l'extinction de la fin du Permien n'avait pas eu lieu ? La faune survivante est-elle constituée des groupes qui étaient les plus abondants et les plus répandus avant l'extinction, et qui avaient, par conséquent, le plus de chances de survivre ? On l'ignore.

En revanche, on sait que l'extinction en masse de la fin du Permien a eu, sur l'histoire de la vie, des conséquences supérieures à tout autre événement survenu après l'apparition des animaux complexes. Sans cette extinction, la composition du milieu littoral serait très différente. À l'école, les enfants apprendraient ce que sont les crinoïdes et les brachiopodes, et non les étoiles de mer ni les oursins. Sur la plage, ils pêcheraient les trilobites piégés, par la marée descendante, dans des flaques.

Douglas ERWIN est conservateur dans le Département de paléobiologie du Musée américain d'histoire naturelle de l'Institut Smithsonian.

David M. RAUP, *Extinction : Bad Genes or Bad Luck?*, W.W. Norton, 1991.

Permo-Triassic Events in the Eastern Tethys : Stratigraphy, Classification and Relations with the Western Tethys, sous la direction de Walter C. Sweet, Yang Zunyi, J.M. Dickins et Yin Hongfu, Cambridge University Press, 1992.

Douglas H. ERWIN, *The Great Paleozoic Crisis : Life and Death in the Permian*, Columbia University Press, 1993.

Douglas H. ERWIN, *The Permo-Triassic Extinction*, in *Nature*, vol. 367, pp. 231-236, 20 janvier 1994.

Les capteurs du mouvement

SASHA ZILL • ERNST-AUGUST SEYFARTH

Grâce à des capteurs qui mesurent les contraintes, les blattes, les crabes et les araignées coordonnent leurs mouvements. Leurs modes de locomotion inspirent les constructeurs de robots.

Une araignée avance lentement vers une mouche prise dans sa toile ; un crabe progresse latéralement, luttant contre le ressac ; une blatte se faufile dans une fissure pour s'abriter de la lumière. Les trois animaux ont un point commun : ils se déplacent en se fondant sur les informations enregistrées par les capteurs de force de leur exosquelette, l'enveloppe rigide qui les protège (chez ces animaux, le squelette est à l'extérieur). Sur les pattes de ces arthropodes, ces organes détectent les moindres déformations de l'exosquelette ; ils fonctionnent comme des jauges de contrainte, qui mesurent le rapport entre la variation de longueur d'un objet et sa longueur d'origine.

Depuis plusieurs dizaines d'années, les ingénieurs utilisent aussi de tels capteurs : les jauges de contrainte sont des lames métalliques ou semi-conductrices souples, dont la résistance électrique varie avec la contrainte subie. L'appareil le plus courant qui en utilise est sans doute le pèse-personne électronique. Lorsque nous montons sur la balance, nous déformons un fléau mécanique ; une jauge de contrainte,

qui en est solidaire, transforme la déviation du fléau en un signal électrique, traduit à l'affichage en une valeur de poids. D'autres jauges surveillent la déformation des ponts, des bâtiments, des automobiles ou des avions.

Ces questions intéressent les spécialistes de robotique, qui construisent des machines qui marchent. De telles machines serviraient dans les environnements où les systèmes roulants sont inutilisables, sur la Terre ou sur d'autres planètes. Toutefois, elles n'ont pas encore satisfait pleinement leurs concepteurs : le robot *Dante*, de la NASA, un mécanisme à huit pattes articulées que l'on avait envoyé dans des cratères de volcans en Antarctique et en Alaska, avait été endommagé quand il s'était renversé. De surcroît, *Dante* était maladroit : la compréhension des jauges de contrainte des arthropodes permettrait une meilleure coordination de ses pattes.

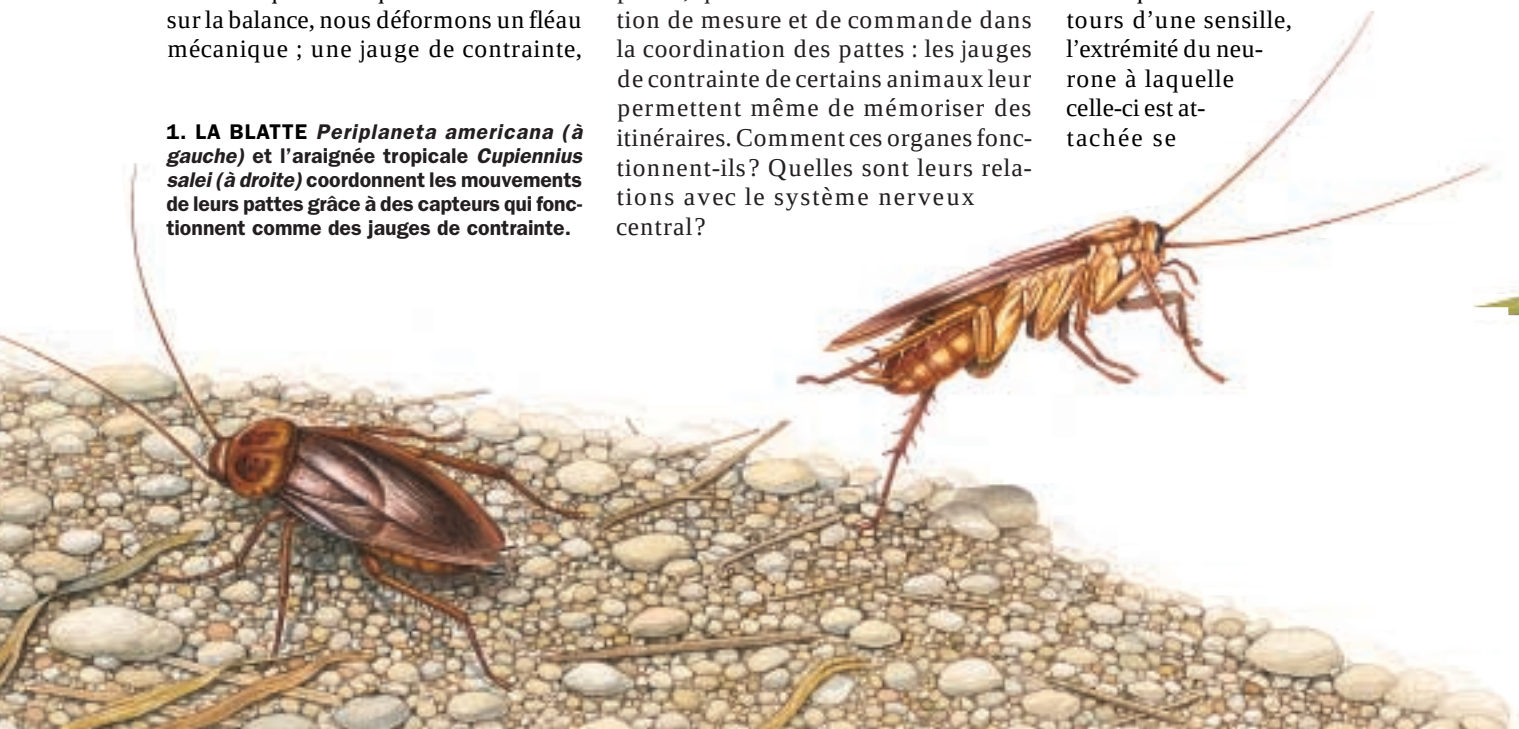
Les jauges modernes font pâle figure devant les capteurs des arthropodes, qui assurent une double fonction de mesure et de commande dans la coordination des pattes : les jauges de contrainte de certains animaux leur permettent même de mémoriser des itinéraires. Comment ces organes fonctionnent-ils ? Quelles sont leurs relations avec le système nerveux central ?

Des canaux sensibles

Chacun des trois principaux groupes d'arthropodes, les insectes, les arachnides et les crustacés, possède des organes spécifiques, qui détectent les contraintes exercées sur l'exosquelette. Chez les insectes, cet organe est la sensille campaniforme, ainsi nommée à cause de sa forme en cloche (en latin, *campana* signifie cloche). Chez les araignées, l'organe correspondant est une sensille en forme de fente : un étroit canal traverse la cuticule, le tissu rigide de l'exosquelette, et aboutit, sur la face externe, à une mince membrane. Les organes sensibles aux forces des crabes ressemblent à des canaux dont l'extrémité est juste au-dessous de la surface de l'exosquelette (voir la figure 2).

Malgré des différences de détail, ces trois types d'organes sensoriels communiquent de façon similaire avec le système nerveux central. Chacun d'eux est relié à un neurone, sous l'exosquelette. Lorsqu'une contrainte déforme l'exosquelette aux alentours d'une sensille, l'extrémité du neurone à laquelle celle-ci est attachée se

1. LA BLATTE *Periplaneta americana* (à gauche) et l'araignée tropicale *Cupiennius salei* (à droite) coordonnent les mouvements de leurs pattes grâce à des capteurs qui fonctionnent comme des jauges de contrainte.



déforme simultanément. Le neurone émet alors des signaux électriques, qui se propagent vers le système nerveux central.

Bien que l'on connaisse depuis longtemps l'anatomie des capteurs des arthropodes, leur fonctionnement n'a été découvert que dans les années 1930, lorsqu'on a appris à enregistrer l'activité des neurones, à l'aide d'amplificateurs électroniques. John Pringle, de l'Université d'Oxford, a été le premier à étudier les arthropodes de cette façon. Il a remarqué que les capteurs étaient orientés dans des directions précises et il a supposé qu'ils étaient sensibles aux contraintes dans une direction particulière. En outre, les capteurs de contrainte étaient regroupés à proximité des articulations et aux extrémités des pattes, zones de l'exosquelette particulièrement soumises à des contraintes, et près de points de l'exosquelette solidaires des tendons des muscles : les sensilles des arthropodes réagissaient probablement aux contraintes créées par les contractions des muscles internes.

Plus récemment, Reinhard Blickhan et Friedrich Barth, de l'Université de Francfort, ont montré la grande sensibilité des jauges de contrainte des arthropodes. En attachant des jauges miniatures sur des segments de pattes, ils ont directement mesuré les contraintes exercées sur la patte de l'araignée tropicale *Cupiennius salei*. Ils ont notamment observé que la cuticule d'un arthropode est presque aussi dure qu'un os humain, à masse égale : la cuticule et l'os ont un module d'élasticité (le rapport entre la pression subie et la déformation relative) de l'ordre

de dix milliards de newtons par mètre carré. Pour déceler les déformations d'une structure aussi rigide, il faut des capteurs remarquablement sensibles : leur sensibilité au déplacement est du même ordre que celle de l'oreille humaine vis-à-vis du son.

Des études physiologiques ont prouvé la sensibilité directionnelle de ces capteurs des arthropodes. La sensille campaniforme des insectes réagit plus, à intensité égale, à une force qui la comprime transversalement. Chez les araignées, les canaux sensoriels sont également très directionnels. Des canaux de différentes longueurs sont regroupés sur les pattes en des ensembles en forme de harpe. Cette disposition favorise l'aptitude de l'araignée à trouver la direction des forces appliquées. Les récepteurs des crustacés ont des capacités similaires.

Si les arthropodes sont pourvus de jauges de contrainte, comment les utilisent-ils pour se déplacer ? Pour répondre à cette question, la blatte est un sujet de choix : dépourvue de tout moyen de défense, elle ne doit sa survie qu'à sa rapidité. Sa marche est donc particulièrement bien coordonnée.

Les sensilles campaniformes des blattes sont fixées à l'exosquelette par un capuchon dur de la cuticule. Les sensilles situées sur le segment tibial de la patte, autrement dit l'avant-bras, forment un réseau et sont réparties en deux sous-groupes : la partie des capuchons la plus proche du corps

est orientée perpendiculairement à l'axe longitudinal de la patte, et l'autre partie pointe parallèlement à l'axe de la patte. Il est intéressant de remarquer que les ingénieurs disposent souvent leurs jauges de contrainte de la même façon sur les structures qu'ils veulent surveiller ou analyser.

Flexion, extension !

Pour connaître les relations entre ces capteurs et les muscles, nous avons entravé des blattes, en agrafant leurs pattes sur un support, puis nous avons stimulé les capuchons de chacun des organes avec un filament de tungstène de quelques micromètres de diamètre ; simultanément nous enregistrons l'activité des muscles du tibia. Les récepteurs dont les capuchons sont perpendiculaires à l'axe de la patte réagissent aux flexions dorsales du tibia (vers le bas) ; ils excitent le muscle extenseur (dont la fonction est la même que celle du quadriceps, le muscle de la cuisse relié à la rotule, chez l'homme). Les sensilles dont les capuchons sont parallèles à la patte réagissent aux flexions ventrales (vers le haut) et inhibent le muscle extenseur.

De plus, les récepteurs réagissent aux contraintes créées par les contractions des muscles



de l'animal. Les sensilles aux capuchons perpendiculaires ne réagissent que lors de la contraction des muscles fléchisseurs (situés à l'arrière de la cuisse chez l'homme), et ceux qui possèdent des capuchons parallèles ne réagissent qu'à celle des muscles extenseurs.

Dans ces expériences, les blattes étaient entravées. Comment les sensilles participent-elles à la marche en conditions normales? Pour répondre à cette question, nous avons enregistré

l'activité des récepteurs chez des insectes qui se déplaçaient librement, et nous l'avons comparée à celle des muscles du tibia. Lorsqu'elles marchent, les blattes déplacent leurs pattes comme presque tous les animaux : elles soulèvent d'abord une patte, puis l'avancent au cours d'une phase de balancement ; elles baissent ensuite la patte en poussant vers l'arrière, pendant une phase d'appui. C'est pendant cette dernière phase que la patte soutient effective-

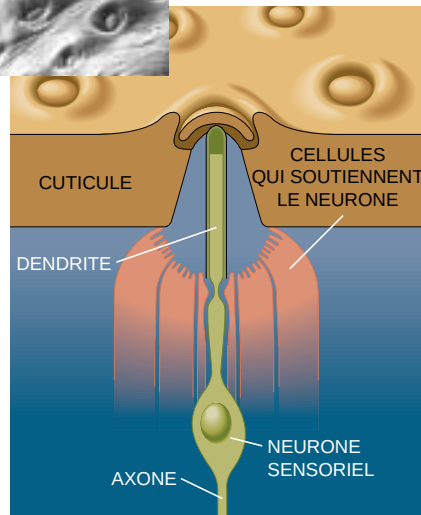
ment l'animal et le propulse. Les muscles fléchisseurs sont actifs pendant la phase de balancement, tandis que les muscles extenseurs se contractent pendant la phase d'appui.

Pour enregistrer l'activité électrique des sensilles, nous avons implanté des sondes dans une patte, près du nerf qui contient les neurones reliés aux récepteurs. Au début de la phase d'appui, l'animal place une patte sur la surface de marche et

BLATTE



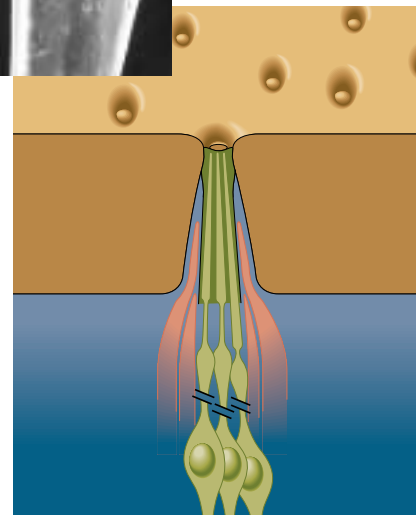
SENSILLE
CAMANIFORME
20 MICROMÈTRES
DE DIAMÈTRE



CRABE



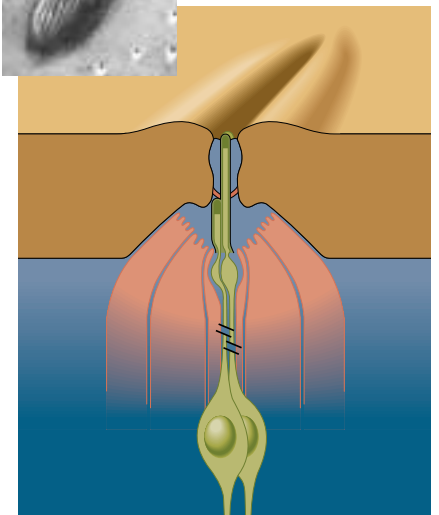
ORGANE SENSIBLE
AUX FORCES
5 MICROMÈTRES
DE LONG



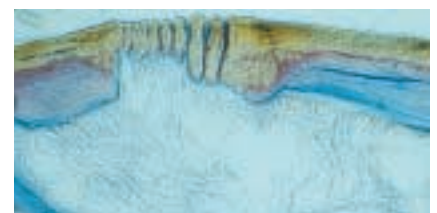
ARAIGNÉE



ORGANE SENSORIEL
EN FORME DE HARPE
GRAND AXE :
17 MICROMÈTRES



2. LES CONTRAINTES QUI S'EXERCENT sur l'exosquelette des arthropodes sont détectées par des organes sensoriels, situés en divers endroits des pattes (flèches rouges, rangée du haut). Les micrographies en montrent la forme (cartouches en noir et blanc). Ces organes sont caractérisés par la présence de canaux traversant la cuticule (dessins, au milieu). Des neurones traversent ces canaux et sont reliés à des membranes minces, situées près de la surface de l'exosquelette. Chaque neurone est prolongé par un axone, qui le relie au système nerveux central. Une coupe en couleurs d'une partie de la cuticule d'une patte d'araignée (en bas, à droite) montre les fentes des canaux, d'une largeur de quelques micromètres.



MUSCLE
EXTENSEUR



MUSCLE
FLÉCHISSEUR

APPUI
BALANCEMENT

3. LA MARCHÉ DE LA BLATTE résulte d'un ensemble de cycles à deux temps : l'appui et le balancement de chaque patte. On a représenté ici le cycle de la patte arrière droite (en rose). Dans la phase d'appui, la patte prend appui sur une surface et propulse l'insecte (1,2) ; dans la phase de balancement, la patte est soulevée et ramenée vers l'avant (3,4). Des mesures d'activité musculaire (à gauche) montrent que les muscles extenseurs sont actifs pendant la phase d'appui, tandis que les muscles fléchisseurs prennent le contrôle pendant la phase de balancement.

s'appuie sur elle de tout son poids. Cette force courbe la face supérieure (dorsale) du tibia : les sensilles dont les capuchons sont perpendiculaires à l'axe de la patte sont activées. Elles commandent alors la contraction du muscle extenseur, ce qui propulse l'animal.

Le muscle travaille jusqu'à la fin de la phase d'appui, lorsque des contractions prolongées courbent la face inférieure (ventrale) du tibia. Cette courbure active alors les récepteurs dont les capuchons sont parallèles à l'axe de la patte : ils inhibent le muscle extenseur et activent le muscle fléchisseur, qui balance la patte de la blatte vers l'avant pour préparer le pas suivant. Ainsi, grâce aux informations que lui fournissent ses jauges de contrainte biologiques, l'animal suit les contraintes de courbure alternativement dorsale et ventrale qui s'exercent sur sa patte et ajuste ses mouvements en conséquence.

Des chaussures pour les crabes

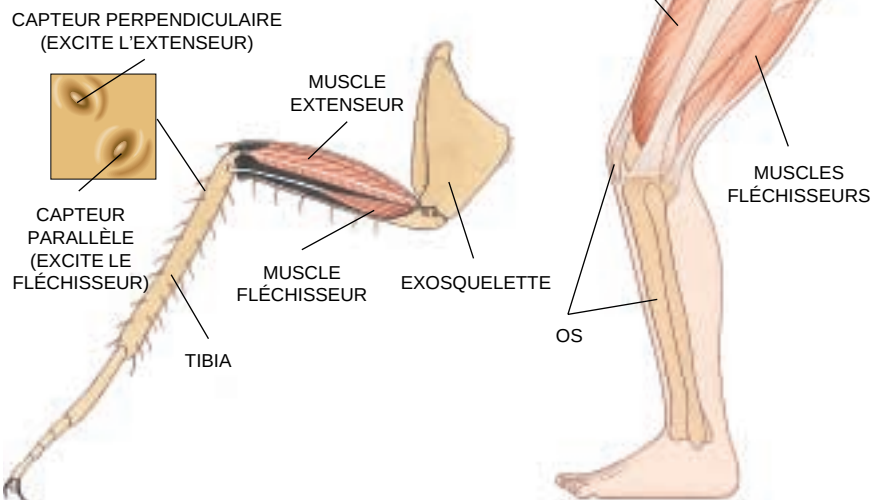
Le mécanisme que nous avons exploré chez la blatte s'apparente à un enchaînement de réflexes. Les organes sensibles aux forces participent toutefois à des tâches de coordination plus complexes. Les crabes, par exemple, sont confrontés à des problèmes différents de ceux qui se posent aux blattes : ils ont dix pattes, ce qui requiert davantage de coordination, et nombre d'entre eux, tel le crabe vert *Carcinus maenas*, se déplacent latéralement. Les pattes du crabe servent donc aussi bien à pousser qu'à tirer l'animal.

Les organes de détection des contraintes du crabe sont étroitement regroupés sur le dactyle, le segment équivalent au « pied », à l'extrémité de la patte. Cette position leur permet de suivre les forces qui s'exercent le long de la patte : ils réagissent aux courbures du dactyle et aux contraintes qui résultent de contractions musculaires. Ces organes sensibles aux forces modulent aussi l'activité du muscle de marche principal du crabe, le muscle abaisseur, qui appuie la patte sur la surface de marche.

Fred Libersat et François Clarac, alors au laboratoire CNRS d'Arcachon, ont découvert que les capteurs participent à des comportements plus com-

plexes que des réflexes. Pour tester la locomotion de ces animaux, ils avaient chaussé des crabes d'un petit sabot bien ajusté, une sorte d'étrier miniature, dont le serrage pouvait être réglé par une vis. Ils déformaient ainsi le dactyle d'une patte pendant les déplacements du crabe et en stimulaient en permanence les récepteurs.

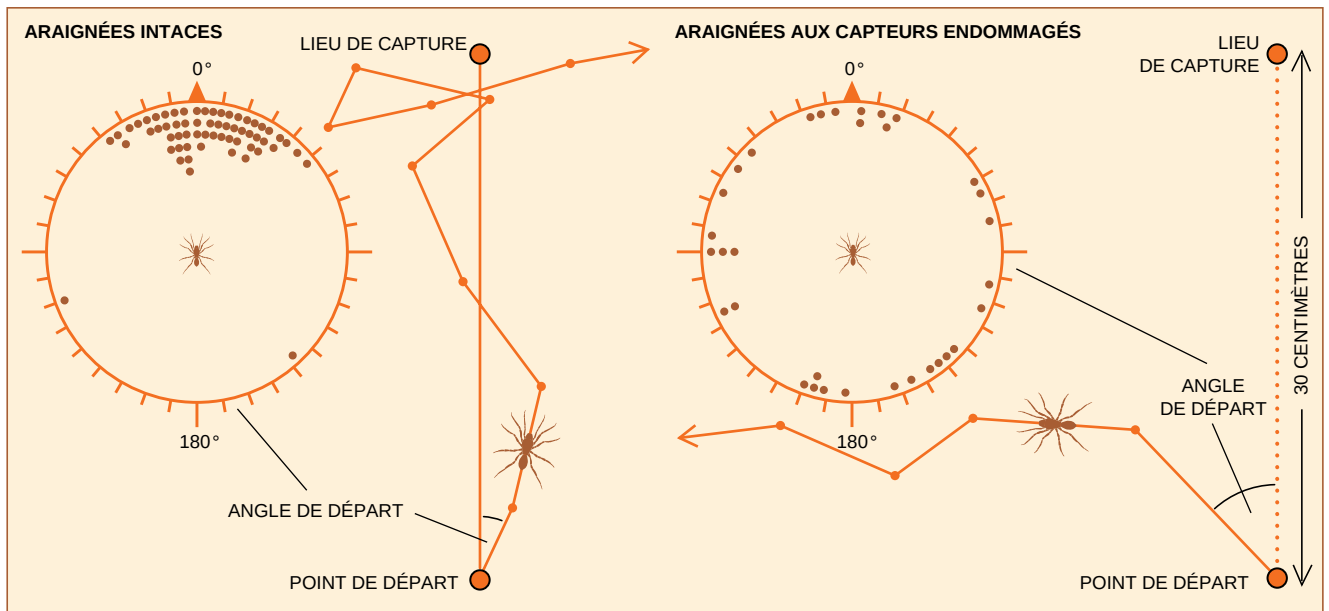
Lorsque l'on comprime ainsi le dactyle du crabe, la durée et l'amplitude de l'activité du muscle abaisseur de la patte appareillée diminuent. D'autre part, l'activité des muscles abaisseurs des pattes voisines est modifiée : ils sont actifs plus longtemps et ils fonctionnent selon un mode alterné de part et d'autre de la patte comprimée. Autrement dit, lorsqu'une charge s'applique sur une patte, les capteurs de cette patte ordonnent au muscle abaisseur de se relâcher et aux pattes voisines de prendre le relais de cette charge de façon coordonnée : les capteurs d'une patte participent à la commande de l'activité réflexe des autres pattes.



4. LES PATTES DES BLATTES et les jambes humaines fonctionnent grâce à des muscles similaires. Les muscles fléchisseurs, à l'arrière de la cuisse, correspondent aux muscles fléchisseurs de l'insecte, et le quadriceps aux muscles extenseurs. Les organes sensibles aux forces de l'insecte sont orientés de façon à détecter des contraintes dans toutes les directions et à commander des muscles spécifiques.



5. LA COORDINATION DES PATTES du crabe est perturbée par une action qui s'exerce sur ses organes sensibles aux forces, comme le montre cette expérience où l'on place un petit étrier qui courbe l'extrémité d'une patte (la patte numéro 3). La stimulation continue des organes sensoriels empêche le fonctionnement des muscles abaisseurs de la patte et excite les muscles analogues des pattes voisines.



6. L'ARAIGNÉE CUPIENNIUS mémorise ses déplacements grâce à ses organes sensoriels en forme de fentes. Aveuglées, la plupart de ces araignées repartent dans la direction où elles avaient précédemment capturé une mouche (à gauche), même si elles progressent en zigzag. Les

points représentés sur le diagramme circulaire correspondent aux angles de départ. Au contraire, des araignées chez qui ces organes sensoriels sont endommagés repartent dans des directions aléatoires (à droite), le plus souvent sans jamais atteindre le point de capture.

sinueuse, elle ne retourne pas à son point de départ en suivant cette trajectoire, mais coupe les angles : elle a mémorisé l'emplacement de la mouche.

Cette mémorisation provient des jauges de contrainte, non des indications extérieures de type visuel, olfactif, ou liées à la pesanteur : quand on détruit les organes sensibles aux forces situés près des articulations des pattes, les araignées ne savent plus s'orienter ; elles partent dans de mauvaises directions, sont incapables de corriger leurs erreurs au cours du trajet et manquent finalement leur cible. L'absence des capteurs de force est pourtant leur seul handicap pour capturer la proie. En l'absence d'indications externes qui leur permettent de s'orienter, ces animaux nocturnes utilisent des informations relatives à leurs propres mouvements, que leur fournissent les détecteurs de contraintes.

L'étude des jauges de contrainte des arthropodes améliore notre connaissance de ces invertébrés, mais elle fournit aussi des indications importantes aux spécialistes de la robotique. Elle confirme, tout d'abord, que les ingénieurs ont sans doute choisi correctement la disposition du matériau conducteur des jauges artificielles : cette organisation en réseau ou en bandes adjacentes donne, comme chez les arthropodes, une sensibilité directionnelle, et une précision accrue par

la réalisation simultanée de plusieurs mesures.

En outre, plusieurs équipes d'ingénieurs tentent d'utiliser des réseaux de capteurs simples pour obtenir des comportements aussi complexes que ceux des arthropodes. Un robot aussi agile et aussi bien équilibré qu'un arthropode aurait de nombreux usages. Il serait adapté au déplacement sur des terrains accidentés où des véhicules à roues ne peuvent pas circuler. Aussi pourrait-il se déplacer dans des sites de stockage de déchets toxiques ou dans les cratères volcaniques de la Terre, sur la Lune ou sur Mars. La Marine américaine, notamment, voudrait mettre au point des robots ressemblant à des crabes qui partiraient des bateaux, atteindraient le rivage et rechercheraient des mines.

Une équipe de l'Université de Case Western Reserve a construit des robots à six pattes en s'inspirant du système nerveux des arthropodes : la commande des mouvements est répartie dans différents segments. Ces robots parviennent à marcher assez rapidement sur un réseau de lames largement espacées. Une telle conception remédie partiellement à des problèmes qui se posent avec la plupart des robots à plusieurs pattes : ceux-ci doivent, pour faire un pas, procéder à de laborieux calculs à partir de données fournies par de nombreux capteurs.

Les jauges de contrainte biologiques sont apparues chez les arthropodes il y a plus de 300 millions d'années : nous avons un certain retard à combler pour les utiliser aussi bien. Nous devons attendre encore un peu avant de voir des robots aussi perfectionnés que leurs modèles vivants.

Sasha ZILL est professeur à la Faculté de médecine de l'Université Marshall, à Huntington. Ernst-August SEYFARTH est professeur de zoologie et de neurosciences à l'Université de Francfort.

Sasha N. ZILL et David T. MORAN, *The Exoskeleton and Insect Proprioception*, in *Journal of Experimental Biology*, vol. 91, pp. 1-24 et 57-75, 1981.

Neurobiology of Arachnids, sous la direction de F.G. Barth, Springer-Verlag, 1985.

F. LIBERSAT, F. CLARAC et S. ZILL, *Force-Sensitive Mechanoreceptors of the Dactyl of the Crab : Single-Unit Responses during Walking and Evaluation of Function*, in *Journal of Neurophysiology*, vol. 57, n° 5, pp. 1618-1637, mai 1987.

Biological Neural Networks in Invertebrate Neuroethology and Robotics, sous la direction de R.D. Beer, R.E. Ritzmann et T. McKenna, Academic Press, 1993.

Ernst-August SEYFARTH et Andrew S. FRENCH, *Intracellular Characterization of Identified Sensory Cells in a New Spider Mechanoreceptor Preparation*, in *Journal of Neurophysiology*, vol. 71, n° 4, pp. 1422-1427, avril 1994.