

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.

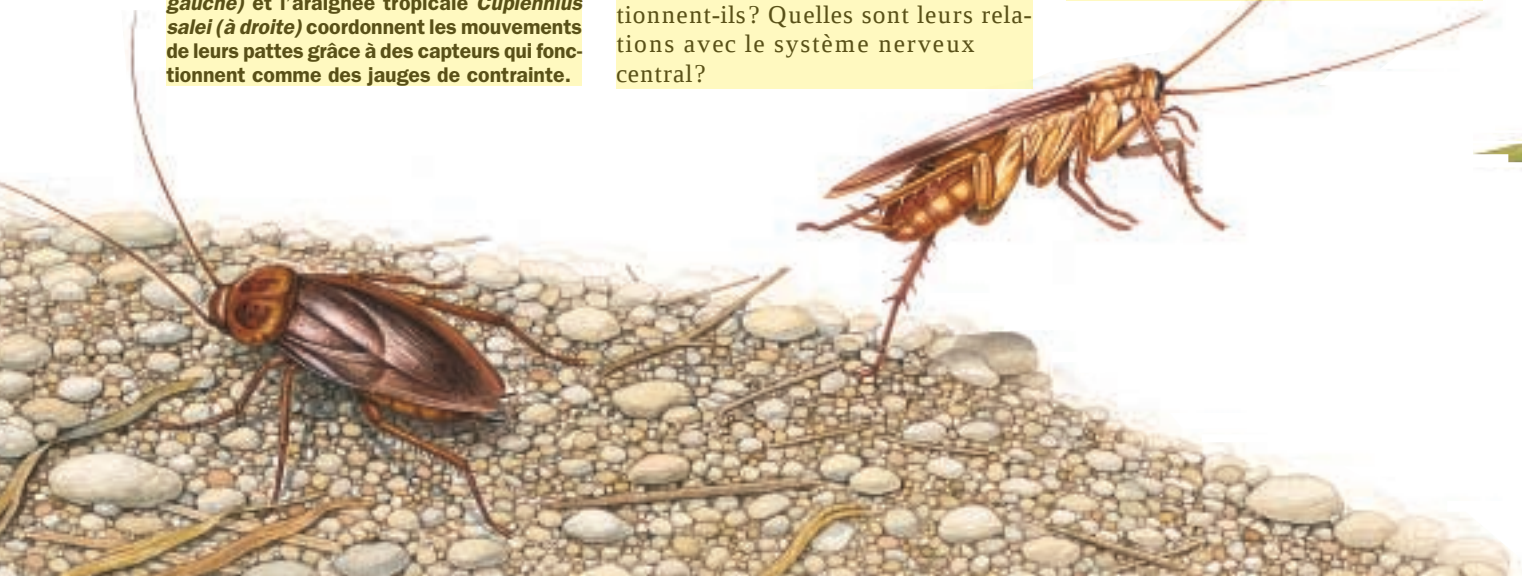
Les jauges modernes font pâle figure devant les capteurs des arthropodes, qui assurent une double fonction de mesure et de commande dans la coordination des pattes : les jauges de contrainte de certains animaux leur permettent même de mémoriser des itinéraires. Comment ces organes fonctionnent-ils ?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

