

L'autotomie chez les Amblypyges

par Peter WEYGOLDT*

Summary

The ability to autotomize parts of appendages is, among arachnids, known from spiders, harvestmen, and whip spiders. Among whip spiders (Amblypygi), the plane at which autotomy occurs corresponds with the patella-tibia articulation. The mobility of this articulation is reduced. The muscles of the patella converge to an apodem of the proximal end of the tibia. At the base this apodem bears a thin fracture zone. Contraction, in particular of the distal parts of the patellar muscles, causes this apodem to break off. Thereafter, the whip spider presses the distal end of its leg against the substrate and thus causes complete rupture of the tibia along the patella-tibia articulation. Regeneration of lost parts of legs is only possible at the natural plane of autotomy.

Résumé

La capacité d'autotomie partielle d'extrémités est connue, parmi les Arachnides, chez les araignées, les Opilions et les Amblypyges. Chez les Amblypyges, l'endroit de rupture se trouve dans l'articulation patella-tibia. Cette articulation possède une mobilité limitée. La musculature de la patella s'étend à un apodème à l'extrémité proximale du tibia et fonctionne comme promoteur. A la base de cet apodème se trouve une ligne mince de rupture. La contraction, en particulier des parties distales de la musculature de la patella, cause la rupture de cet apodème. Ensuite, l'Amblypyge appuie le bout distal de sa patte contre le substrat et cause ainsi la séparation du tibia et de la patella exactement dans l'articulation, et s'en débarrasse. La régénération de parties perdues d'extrémités est possible uniquement à cet endroit de rupture.

* Biologisches Institut I (Zoologie) der Albert-Ludwigs-Universität, Albertstrasse 21a, 7800 Freiburg im Breisgau, Allemagne.

Zusammenfassung

Die Fähigkeit zur Autotomie von Extremitätenteilen ist unter den Arachniden von den Araneae, Opiliones und Amblypygi bekannt. Bei den Amblypygi liegt die Bruchstelle im Patella-Tibia-Gelenk. Dieses Gelenk hat eine reduzierte Beweglichkeit. Die Patella-Muskulatur zieht zu einem zapfenartigen Apoden des proximalen Tibiaendes und fungiert als Promotor. An der Basis dieses Apodems befindet sich eine dünne Bruchlinie. Kontraktion vor allem der distalen Anteile der Patella-Muskulatur führt zum Abbrechen des Apodems. Anschließend drückt die Geißelspinne das distale Ende des Beines gegen das Substrat und bewirkt dadurch, daß sich die Tibia genau im Gelenk von der Patella löst und abgeworfen wird. Regeneration verlorener Extremitätenteile ist nur an dieser Bruchstelle möglich.

L'autotomie, c'est-à-dire la possibilité de rejet actif d'une partie du corps, est assez répandue chez les Arthropodes. Parmi les Arachnides, ce type de comportement, qui consiste en l'abandon des extrémités en cas de danger, par exemple lorsqu'elles ont été saisies par un agresseur, est connu chez de nombreux Aranéides, Opilions et chez les Amblypyges. La contraction soudaine et puissante d'un ou de plusieurs muscles est à l'origine de la rupture d'une extrémité au niveau d'une zone déterminée. Chez les Araneae et les Opilions, le point de rupture se situe à proximité de la base de la patte; leur mécanisme d'autotomie a été étudié par BAUER (1972), PARRY (1957) et WESGESTIAN-SCHALLER (1968). Chez les Amblypyges, par contre, la zone de rupture se situe au milieu de la patte, seuls le tibia et les structures qui lui sont rattachées peuvent être abandonnés par autotomie. Ce comportement a, chez les Amblypyges, une signification particulière car leurs pattes tactiles, longues et filiformes, et leurs pattes ambulatoires, minces et rigides, peuvent être facilement blessées ou sectionnées lors de combats intraspécifiques, lors de mues, etc... Comme les Amblypyges ont une longévité importante et muent durant toute leur existence, les extrémités perdues peuvent être régénérées. La signification particulière de l'autotomie dans la vie des Amblypyges rend l'étude de son mécanisme fort intéressante.

Les recherches sont effectuées sur des animaux fixés, sur des animaux vivants ainsi que sur des exuvies de *Tarentula marginemaculata*, *T. palmata* et *Heterophrynus longicornis*. Des observations faites sur de nombreuses autres espèces montrent que les résultats sont valables pour tous les Amblypyges.

Résultats concernant l'anatomie de la zone du point de rupture

Les Amblypyges se déplacent sur trois paires de pattes (fig. 1). Du fait de son rôle tactile, la première paire est très allongée, tibia et tarse étant subdivisés en de nombreux articles. Abstraction faite de cela, ces pattes sont analogues aux pattes ambulatoires qui sont constituées des parties suivantes (fig. 2): coxa, trochanter, fémur, patella, tibia (2-4 articles), métatarse et tarse en plusieurs articles. Le fémur et le tibia sont plus longs que les autres parties. La patella est tellement courte que lorsqu'on regarde superficiellement, on a l'impression qu'il s'agit d'une simple articulation entre le fémur et le tibia.

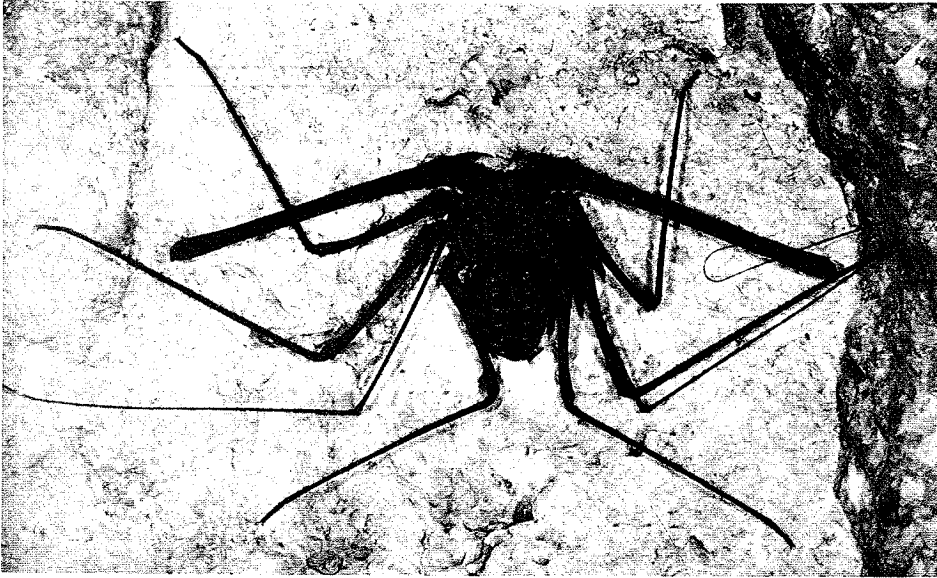


Figure 1. Un Amblypyge vivant, *Heterophrynus longicornis*.

L'articulation fémur-patella est une articulation charnière avec deux condyles situés dorsalement (fig. 2 B, C). La motilité de la patella par rapport au fémur est provoquée par la contraction de puissants muscles adducteurs qui partent de la partie proximale du fémur et se poursuivent par un sclérite (apodème dont la base n'est pas sclérifiée) proximo-ventral, fixé dans la patella et présentant une certaine mobilité. Il n'y a pas de muscles extenseurs; la pression artérielle fait office d'antagoniste au fléchisseur.

L'articulation patella-tibia est aussi une articulation charnière. Un puissant condyle (fig. 2 B) est présent dorsalement et un autre, bien moins puissant, se situe à la moitié ventrale de la face postérieure (fig. 2 C). La mobilité de cette articulation est fortement limitée. Sur des exuvies on peut, sans endommager l'articulation, replier le tibia sur le fémur de telle manière qu'ils forment entre eux un angle d'environ 25° , et l'étendre jusqu'à un angle de 170° . C'est l'articulation fémur-patella qui est en grande partie responsable de cette mobilité; par rapport à la patella, le tibia ne présente qu'une mobilité de 5° à 10° .

Du fait de la situation particulière des condyles, la mobilité du tibia par rapport à la patella se situe sur un autre plan que celle de la patella par rapport au fémur. Le tibia est fléchi et en même temps dirigé vers l'avant, il en résulte alors une «promotion». Trois muscles sont présent dans la patella: le premier, très puissant, s'insère sur la partie dorsale de la patella, le deuxième, également volumineux, s'insère dans la partie postérieure, et le troisième, moins puissant, s'insère dorsalement au niveau de l'extrémité distale du fémur (fig. 3). Les trois muscles convergent en un apodème ou cône du tibia, large, replié vers l'avant et ventralement dans la patella. La contraction de tous les muscles doit donc conduire à un fléchissement et une «promotion» mais qui, en fait, sont faibles ($5-10^\circ$) à cause de la structure caractéristique de l'exosque-

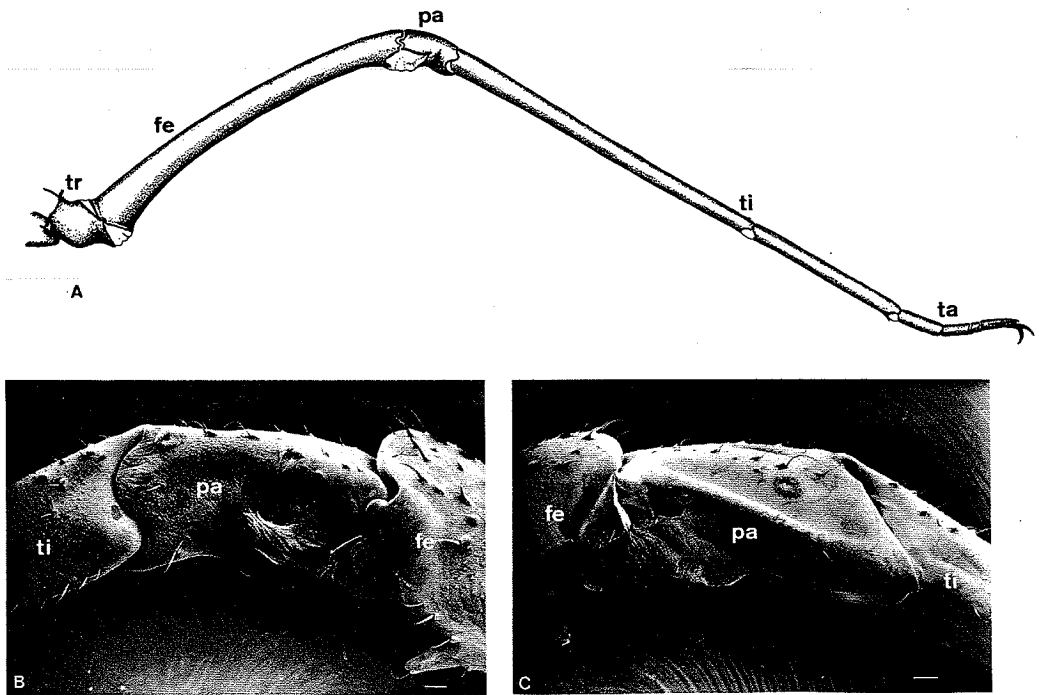


Figure 2. — A. Troisième patte ambulatoire gauche d'*Heterophrynus longicornis* (vu de face). — B. Photo REM des articulations fémur-patella et patella-tibia d'une patte droite d'*H. longicornis* (vu de face). — C. Les mêmes articulations, vues par derrière. fe = fémur, pa = patella, ti = tibia, tr = trochanter.

lette et de la membrane articulaire peu développée. Il n'y a pas de muscle extenseur ou «remotor» au niveau de l'articulation patella-tibia. Le mouvement antagoniste dépend là aussi d'un mécanisme hydraulique.

Les muscles de la patella sont particulièrement volumineux. En fait, le muscle qui s'étend depuis le fémur jusqu'à l'apodème tibial est mince. Le muscle antérieur de la patella provient pourtant de l'ensemble de la partie dorsale de la patella et le postérieur de l'ensemble de la surface postérieure (fig. 3) où s'est même développée une faible «crista» interne. Sur des préparations éclaircies, on peut constater que le début de la partie distale de ce muscle est particulièrement vigoureux; il se prolonge presque transversalement à travers la patella jusqu'à l'apodème tibial. Ce muscle est responsable de l'autotomie, la contraction entraînant une rupture à la base de l'apodème.

Le processus de l'autotomie

La contraction des muscles chez l'animal vivant étant impossible à observer, on ne peut déterminer le mécanisme de l'autotomie que d'après des données anatomiques.

Lors de l'autotomie, le tibia sera séparé de la patella exactement au niveau de l'articulation. On peut obtenir le même résultat en séparant le fémur et le tibia d'une exuvie. Si on effectue une traction dans deux directions opposées, la rupture se fait à n'importe quel endroit du tibia. Mais si, lors de la traction, le tibia et le fémur forment entre eux un angle supérieur à 170-180°, on obtient une rupture qui en tous

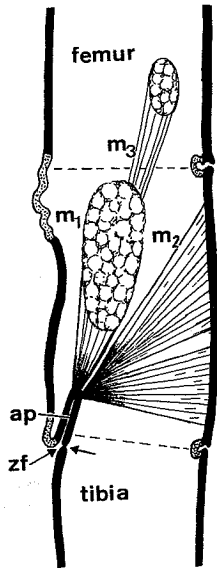


Figure 3. Coupe frontale schématique à travers les articulations fémur-patella et patella-tibia. Seuls les muscles m_1 , m_2 et m_3 de la patella sont dessinés. Noir: parties sclérotisées dures de la cuticule; ponctué: membranes molles, mobiles, d'articulations. ap = apodème, zf = ligne de rupture à la base de l'apodème.

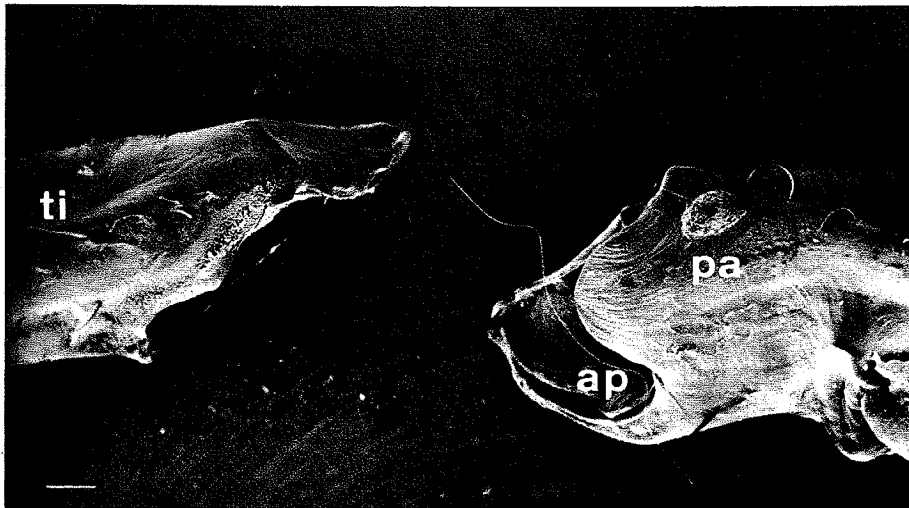


Figure 4. L'articulation patella-tibia d'une exuvie d'*H. longicornis* après la séparation des deux parties. L'apodème du tibia reste dans la patella.

points rappelle l'autotomie naturelle (fig. 4). Ceci montre que l'emplacement de l'autotomie n'est pas simplement une zone de plus grande fragilité.

Sur un animal vivant, on peut provoquer l'autotomie en maintenant le tibia ou en effectuant une pression sur le tibia. Les animaux de laboratoire, habitués à être manipulés, n'autotomisent pas facilement; si on maintient une patte, ils se laissent faire ou se libèrent. Ce n'est que si l'on blesse ou presse fortement le tibia qu'il est rejeté. L'Amblypyge peut cependant autotomiser sans qu'il y ait influence d'une traction. Si on fait une section du tibia, le moignon est rejeté la nuit suivante, lors de la période d'activité de l'animal. Pour cela, l'Amblypyge pousse le moignon contre le support et lui inflige une flexion telle que l'angle formé avec le fémur soit supérieur à 170° ou bien il accroche le moignon derrière un obstacle et le sectionne de cette façon.

Dans le processus naturel d'autotomie, la perte de sang est peu importante. Au niveau de la zone de rupture apparaît une goutte de sang en forme de demi-sphère qui ne tombe pas mais coagule lentement. Par contre, si l'on fait une section au niveau du tibia, il apparaît 3 à 5 gouttes de sang qui tombent lorsqu'elles ont atteint 3 à 4 fois le diamètre de la section; la perte de sang est tellement importante que l'Amblypyge est transitoirement incapable du moindre mouvement.

La régénération de certaines parties des membres autotomisés est possible. Des Amblypyges en état de régénération muent plus tôt que des animaux du même âge. Des pattes ambulatoires régénérées ont immédiatement la longueur normale; par contre, les pattes tactiles sont tout d'abord plus courtes que les normales bien que le nombre d'articles puisse être plus élevé. La régénération ne se fait qu'au niveau de la zone de rupture naturelle. Si on sectionne le tibia distalement par rapport à la zone de rupture, l'Amblypyge autotomise ensuite le moignon du tibia restant et il s'en suit une régénération normale. Par contre, si on sectionne le fémur en position proximale par rapport à la zone de rupture, l'Amblypyge garde toute sa vie un moignon du fémur.

Discussion

La possibilité de pratiquer l'autotomie n'existe pas chez tous les Arachnides, elle s'est développée de façon convergente chez les Araneae, les Opilions et les Amblypyges. Il existe une différence dans la situation des zones de rupture. Chez les Amblypyges, la possibilité d'autotomie se situe au niveau de l'articulation patella-tibia, par des modifications qui sont en relation étroite avec le mode de vie. Ceci peut être comparé avec les Uropyges et les Araneae, ordres les plus proches des Amblypyges qui n'ont pas la possibilité de rejeter le tibia au niveau de l'articulation patella-tibia. Chez les Uropyges, il y a dans la patella des muscles «pro-» et «remotor» pour le tibia. L'articulation est simple et ne possède qu'un condyle dorsal. La contraction des muscles «pro-» ou «remotor» conduit à la «pro-» ou «remotion», la contraction simultanée des deux muscles conduisant probablement au fléchissement du tibia vers la patella. Chez les araignées, l'articulation patella-tibia est une articulation charnière avec deux condyles (l'un ventral, l'autre dorsal) et deux muscles «pro-» et «remotor». Les Amblypyges, en relation avec leur mode de vie dans des fissures étroites, ont les pattes dans une position telle que l'articulation du «genou» n'est pas dirigée vers le haut mais vers l'arrière (fig. 1). Les faces antérieures des pattes sont dirigées vers le haut, les postérieures vers le bas. En fait, les Amblypyges peuvent également orienter leurs pattes autrement lorsqu'ils fuient rapidement hors de leur refuge. Ils courent alors

latéralement, le corps dressé. Par contre, dans les fissures étroites, la seule possibilité de déplacer les tarsi est un mouvement vers le haut sans élévation de l'articulation du genou, c'est-à-dire une promotion du tibia. Ceci est facilité par le fait que tous les muscles de la patella convergent vers la partie antérieure du tibia et sont fixés à un profond apodème. Une partie du muscle postérieur de la patella qui, chez les Araneae fait fonction de muscle «remotor» (le muscle 22 de PARRY, 1957 et RUHLAND & RATHMAYER, 1978) traverse presque transversalement la patella vers l'apodème tibial et doit, par une forte contraction, provoquer le fléchissement ou la rupture de cet apodème. Il s'en suit la possibilité de développement d'une zone d'autotomie efficace à la base de cet apodème par la présence d'une zone fragile.

Bibliographie

- BAUER, K.H., 1972. — Funktionsmechanismus der Autotomie bei Spinnen (Araneae) und seine morphologischen Voraussetzungen. — *Z. Morph. Tiere*, **72** : 173-202.
- DILLON, L.S., 1952. — The myology of the araneid leg. — *J. Morph.*, **90** : 467-480.
- FRANK, H., 1957. — Untersuchungen zur funktionellen Anatomie der lokomotorischen Extremitäten von *Zygiella x-notata*, einer Radnetzspinnen. — *Zool. Jb. Anat.*, **76** : 423-460.
- FRIEDRICH, P., 1906. — Regeneration der Beine und Autotomie bei Spinnen. — *Arch. Roux' Entwicklungsmech.*, **20** : 469-506.
- OPPENHEIM, S., 1908. — Regeneration und Autotomie bei Spinnen. — *Zool. Anz.*, **33** : 56-60.
- PARRY, D.A., 1957. — Spider leg muscles and the autotomy mechanism. — *Quart. J. Micr. Sci.*, **98** : 331-340.
- RUHLAND, M. & RATHMAYER, W., 1978. — Die Beinmuskulatur und ihre Innervation bei der Vogelspinne *Dugesiella hentzi* (Ch.) (Araneae, Aviculariidae). — *Zoomorphologie*, **89** : 33-46.
- MCVEAN, A.R., 1973. — Autotomy in *Carcinus maenas* (Decapoda: Crustacea). — *J. Zool. London*, **169** : 349-364.
- MCVEAN, A.R., 1975. — Autotomy.
- WASGESTIAN-SCHALLER, C., 1968. — Die Autotomie-Mechanismen an den Laufbeinen der Weberknechte (Arach. Opiliones).
- WEISS, O., 1907. — Regeneration und Autotomie bei der Wasserspinne (*Argyroneta aquatica* Cl.). *Roux' Arch. Entwicklungsmech.*, **23** : 643-645.
- WEYGOLDT, P., 1970. — Lebenszyklus und postembryonale Entwicklung der Geißelspinne *Tarantula marginemaculata* C.L. Koch (Chelicerata, Amblypygi) im Laboratorium. — *Z. Morph. Tiere*, **67** : 58-85.
- WOOD, F.D., 1926. — Autotomy in Arachnida. — *J. Morph. Phys.*, **42** : 143-195.