

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.

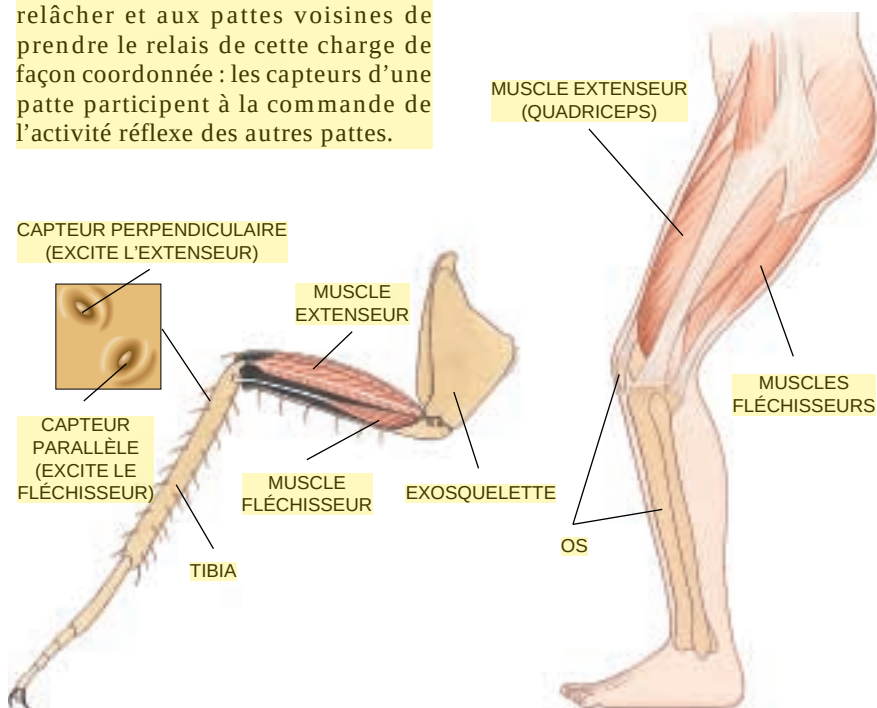
Fred Libersat et François Clarac, alors au laboratoire CNRS d'Arcachon, ont découvert que les capteurs participent à des comportements plus com-

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.

Des jauges à mémoire

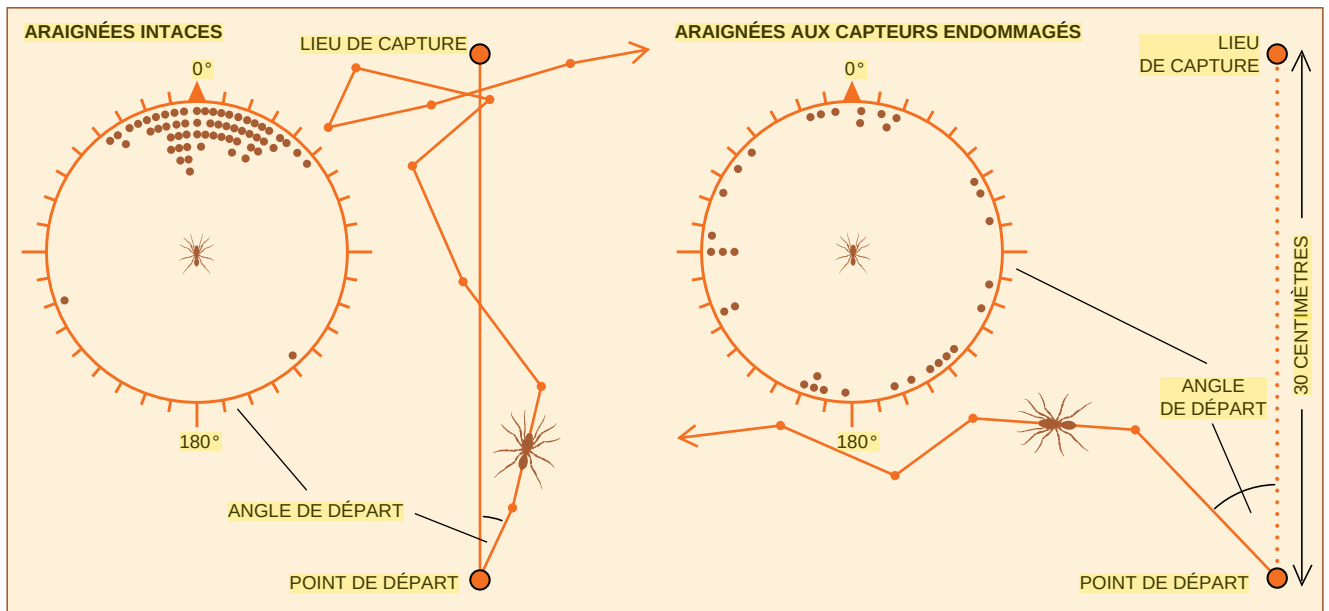
Des organes sensibles aux forces ont des fonctions encore plus perfectionnées : des araignées les utilisent pour mémoriser des informations relatives à leurs déplacements, comme le montre l'expérience suivante. On place une araignée tropicale sur une surface plane, on l'aveugle, et on lui présente une mouche vivante : elle localise rapidement cette dernière par les vibrations qu'elle émet. On oblige alors l'araignée à s'éloigner de sa proie, en marchant, jusqu'à une certaine distance du site de capture, où on la laisse libre : elle repart vers le point d'origine, même si la mouche en a été enlevée. Quand on a éloigné l'araignée du site de capture en lui faisant suivre une trajectoire



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.