

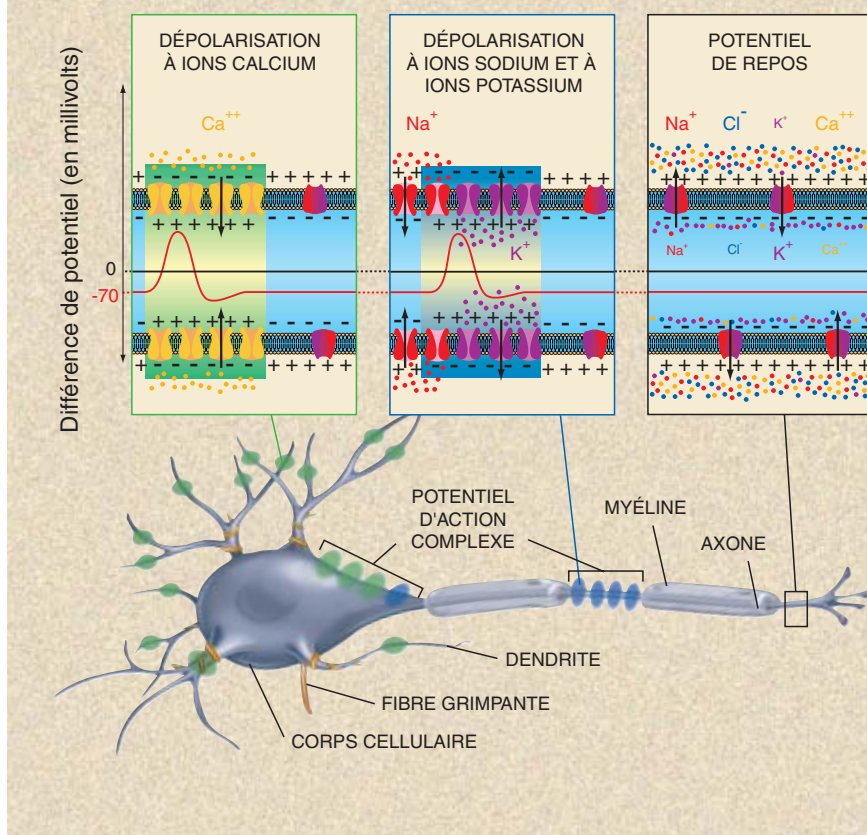
L'action des fibres grimpantes

Chaque fibre grimpante ne contacte pas plus d'une dizaine de cellules de Purkinje, dont chacune n'est contactée que par une seule fibre grimpante. Cette voie est très directe et précise, contrairement à la voie d'entrée par les fibres mousues, qui est indirecte et diffuse.

L'enroulement d'une fibre grimpante autour des dendrites d'une cellule de Purkinje assure environ 300 contacts synaptiques excitateurs qui entraînent l'ouverture simultanée de nombreux canaux à ions sodium et à ions potassium. L'intense dépolarisation qui en résulte est suivie de l'ouverture de canaux à ions calcium répartis sur la membrane des dendrites : des potentiels d'action à calcium se propagent dans les dendrites, à partir des branches maîtresses vers les ramifications. Cette propagation, dite rétrograde parce qu'en sens opposé à celui de la propagation des signaux d'entrée dans les dendrites, est rare dans le système nerveux. Elle relaie et distribue le signal de l'olive inférieure jusqu'aux extrémités des dendrites, où elle déclenche l'apprentissage moteur en diminuant l'affinité des récepteurs des cellules de Purkinje au glutamate émis par les fibres parallèles.

Les potentiels d'action à calcium des dendrites se propagent aussi jusqu'au corps cellulaire, et y entraînent une dépolarisation, formée d'un potentiel d'action à sodium et à potassium, suivi de potentiels d'action à calcium. Dans le cône axonique, une série de potentiels à sodium et à potassium naît alors. Ce potentiel d'action, dit complexe, est envoyé, via l'axone de la cellule de Purkinje, aux neurones des noyaux cérébelleux qu'il inhibe.

Paradoxale en apparence, cette inhibition, complète, mais transitoire, facilite la réexcitation de ces neurones quelques millisecondes plus tard : tous ceux qui ont été simultanément inhibés par la même cellule de Purkinje (ou par des cellules de Purkinje actives simultanément) redeviennent actifs au même instant. Ils émettent tous en même temps des bouffées de potentiels d'action, qui forment ensemble une impulsion envoyée vers le système moteur, où elle augmente l'ampleur d'un mouvement trop court ou accroît la force exercée par un muscle. Cette impulsion corrige un mouvement erroné.



4. L'ACTIVITÉ D'UN NEURONE, ici une cellule de Purkinje, est due aux échanges d'ions à travers sa membrane. Au repos (à droite), les concentrations en ions (représentés par des points : le sodium, en rouge ; le potassium, en violet ; le chlore, en bleu ; le calcium, en orange) sont inégales de part et d'autre de la membrane : il en résulte une différence de potentiel d'environ -70 millivolts. Cette différence est entretenue par des protéines, nommées pompes à sodium et à potassium (en rouge et en violet). Le signal transmis par un neurone est une dépolarisation locale (représentée par le trait rouge) due le plus souvent à des mouvements d'ions sodium (en rouge) et potassium (en violet) à travers des protéines qui forment des canaux (au centre). Les pompes à sodium et à potassium rétablissent ensuite le potentiel de repos. Les fibres grimpantes actives (en jaune sur le neurone) déclenchent un autre type de potentiel d'action, le potentiel d'action à calcium (à gauche) qui se propage vers l'extrémité des dendrites et atteint aussi le corps cellulaire. Un potentiel d'action complexe est une suite de dépolarisations.

Le fonctionnement des cellules de Purkinje

Ainsi, selon l'activité de la fibre grimpante, une cellule de Purkinje fonctionne en deux modes alternatifs, de calcul ou de régulation, et émet deux types de potentiels d'action. Quand le mouvement se déroule régulièrement, la fibre grimpante est inactive et la cellule de Purkinje combine les nombreux signaux qu'elle reçoit des fibres parallèles en un seul signal éfférent. Celui-ci, codé dans la fréquence des potentiels d'action simples, anticipe les conséquences des signaux moteurs. C'est le mode de calcul. Par exemple, pendant la course, ce signal peut être la vitesse escomptée du pied 40 millisecondes plus tard.

Cependant, quand le mouvement change soudainement, par exemple au cours d'un enchaînement de gestes, ou bien quand quelque chose d'anormal se passe, telle la rencontre d'un obstacle,

le mouvement effectué n'est plus le mouvement attendu. L'olive inférieure détecte cet écart et la fibre grimpante devient active. Elle exerce une puissante stimulation qui interrompt temporairement l'émission de potentiels d'action simples et déclenche un potentiel d'action complexe. Ce potentiel a deux effets, l'un en aval sur les neurones des noyaux cérébelleux, où il déclenche une impulsion envoyée vers les voies motrices, afin de rattraper le mouvement, l'autre en amont sur les dendrites des cellules de Purkinje, où il détermine, à long terme, l'apprentissage moteur en modifiant l'efficacité des synapses entre les fibres parallèles et les cellules de Purkinje. C'est le mode de régulation.

Le contraste est très marqué entre les fibres mousues et les fibres grimpantes : les messages des fibres mousues atteignent, via les fibres parallèles, de nombreuses cellules de Purkinje, mais influent peu sur chacune d'elles, tandis

Calcul d'une fonction inverse approchée.

La fonction inverse autorise des mouvements conformes aux mouvements voulus et la perception précise des mouvements effectués. La nécessité d'une telle fonction résulte de ce que tout organe sensoriel déforme la grandeur qu'il mesure, et que tout membre a une inertie, un poids et une viscosité, qui tendent à déformer le mouvement programmé.

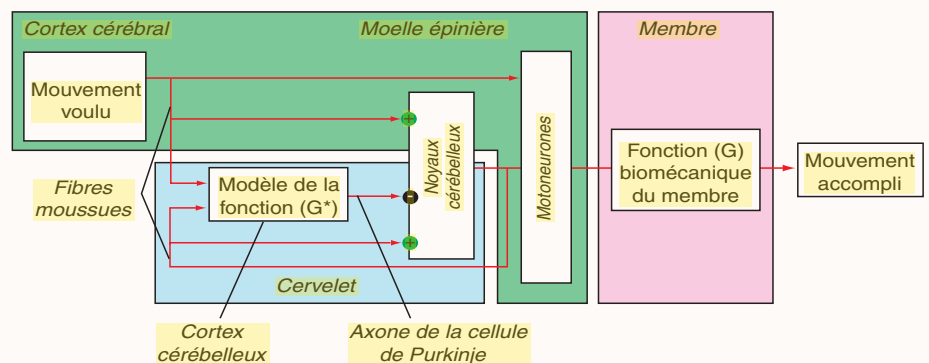
Par définition, lorsqu'on applique successivement la fonction, notée G , et sa fonction inverse à une variable, cette variable reste inchangée. Pour déplacer la main selon une trajectoire précise, on prépare l'ordre moteur en tenant compte de la mécanique du bras. La fonction inverse est alors appliquée avant la fonction directe.

Cependant, le calcul d'une fonction inverse est souvent impossible. Il faut alors calculer une fonction inverse approchée, grâce à une boucle de rétroaction. Pour simplifier le calcul, les fonctions sont supposées linéaires, mais le principe utilisé est encore valable quand elles ne sont pas linéaires.

En réalité, les fonctions biomécaniques ne sont pas du tout linéaires notamment à cause des délais de transmission importants dans les voies motrices. En outre, le circuit illustré ici, qui représente de façon schématisée le fonctionnement du cervelet, est instable quand les fonctions sont linéaires. Toutefois, ce défaut peut se contourner et le circuit permet alors de piloter des actionneurs réels quand la fonction inverse approchée est estimée par un réseau de neurones qui anti-

cipe le mouvement résultant de l'ordre moteur après le délai de transmission dans les voies motrices. Ce circuit contient une voie directe qui transmet aux motoneurones le signal codant la trajectoire voulue et une voie indirecte correctrice laquelle leur apporte un signal correcteur via les cellules de Purkinje. Ce signal tient compte des propriétés du membre et de l'accélération. Cette voie indirecte modélise l'ensemble des voies cérébelleuses (le modèle est noté G^*).

Ce circuit a servi de modèle à l'élaboration d'un système de commande d'un bras articulé mû par des muscles artificiels pneumatiques. Un circuit qui schématise l'olive inférieure détectait les erreurs de pointage et guidait l'apprentissage d'un réseau ayant l'architecture du cervelet, qui apprend la fonction mécanique des muscles et du bras. Après chaque essai de pointage vers diverses positions, l'erreur était mesurée et utilisée pour modifier les connexions dans le réseau. Le système de commande a ainsi appris à pointer à la position et à la vitesse fixées par l'expérimentateur.



que ceux des fibres grimpantes atteignent peu de cellules de Purkinje, mais commutent momentanément leur mode de fonctionnement. Les fibres moussues apportent les informations que le cervelet combine pour coordonner les mouvements, tandis que les fibres grimpantes apportent les signaux qui indiquent comment les combiner.

La commande du mouvement

Pour que les mouvements réussissent, les ordres moteurs doivent tenir compte des caractéristiques physiques des membres, telles que l'inertie et l'orientation par rapport au champ de gravité, la raideur et la viscoélasticité des muscles, qui varient d'un mouvement à un autre et au cours de chaque mouvement. Par ailleurs, les contractions des muscles antagonistes doivent être coordonnées : quand un muscle se contracte, les muscles antagonistes se relâchent, mais restent un peu tendus. Quand un mouvement est décidé par le cortex cérébral, le cervelet ajuste les contractions musculaires pour que le

membre suive la trajectoire voulue. Pour préparer les ordres moteurs, le problème est alors de remonter de l'effet à la cause, de la trajectoire voulue à la séquence des contractions musculaires nécessaires. Le système nerveux central doit élaborer une fonction inverse de la fonction mécanique des membres, afin de calculer des ordres moteurs permettant de suivre la trajectoire décidée.

Cependant, il est impossible de calculer une fonction inverse exacte, sauf pour des mouvements très simples, car la solution n'est pas unique dans la plupart des cas, et nulle méthode générale de calcul n'existe. C'est un des grands problèmes de la robotique. Toutefois, il est possible de calculer une fonction approchée grâce à une boucle de rétroaction interne au système nerveux, donc courte et, par conséquent, rapide. Cette boucle doit contenir un modèle de la mécanique du membre à déplacer (voir l'encadré de la page 80). Un tel modèle consiste en un réseau de neurones, qui réside vraisemblablement dans le cortex du cervelet, et dont le signal de sor-

tie est codé par la fréquence des potentiels d'action simple dans les axones des cellules de Purkinje, et anticipe le mouvement qui résultera des ordres moteurs après leur transmission dans les voies motrices.

Ainsi, en utilisant des informations sur la trajectoire voulue, les ordres moteurs en cours et l'état du corps connu grâce aux informations sensorielles, le cortex du cervelet anticipe les conséquences des ordres moteurs quelques dizaines de millisecondes à l'avance. Les noyaux cérébelleux reçoivent ces signaux anticipateurs et des copies des ordres moteurs, puis élaborent des signaux qui ajustent les contractions musculaires au mouvement voulu.

Ces signaux sont envoyés aux motoneurones, via des noyaux du tronc cérébral, et une copie est envoyée au cortex cérébral, via le thalamus. L'ensemble des voies cérébelleuses calcule ainsi une fonction inverse approchée, au moyen d'un modèle de la fonction mécanique directe du corps placé dans une boucle de rétroaction.