

les coûts de fabrication grimperont en flèche. Comme l'indique l'histoire des industries aéronautique, ferroviaire et automobile, l'industrie micro-électronique pourrait s'épanouir à la rencontre de barrières économiques et techniques sans précédent et, dans une large mesure, infranchissables : dans une industrie arrivée à maturité, la croissance proviendra à coup sûr des produits perfectionnés dans des gammes plus diversifiées.

Le stockage de l'information continuera de progresser. Un ralentissement de la miniaturisation des composants pourrait avoir des avantages inattendus, en permettant notamment l'assimilation des progrès par des développements en matière d'architecture des ordinateurs ou de programmation. Même dans l'industrie micro-électronique, la maturité peut être un atout merveilleux.

Jerry HUTCHESON a créé en 1976 la Société *VLSI Research*, que son fils, Dan HUTCHESON, a rejointe en 1979. Ce dernier fait partie du Conseil des applications de l'Université de Berkeley.

Laurent BENZONI, *Le rythme de l'innovation : l'anomalie de l'industrie des circuits intégrés*, Communication et Stratégies-IDATE, 1991.

Jean-Philippe DAUVIN, *Les semi-conducteurs*, Collection Cyclope, Éditions Economica, Paris, 1992.

Jerry D. HUTCHESON et G. Dan HUTCHESON, *Is Semiconductor Manufacturing Equipment Still Affordable ?*, in *Proceedings of the 1993 International Symposium on Semiconductor Manufacturing*, Institute of Electrical and Electronics Engineers, septembre 1993.

SIA 1994 National Technology Roadmap for Semiconductors, Semiconductor Industry Association, 1994.

Gordon E. MOORE, *Lithography and the Future of Moore's Law*, in *SPIE Proceedings on Electron-Beam, X-Ray, EUV, and Ion Beam Lithographies for Manufacturing*, vol. 2437, février 1995.

Gary STIX, *Toward Point One*, in *Scientific American*, vol. 272, n° 2, pp. 90-95, février 1995.

Donald A. HICKS et Steven BROWN, *Affordability Concerns in Advanced Semiconductor Manufacturing : The Nature of Industrial Linkage*, in *Proceedings of the 1995 International Symposium on Semiconductor Manufacturing*, Institute of Electrical and Electronics Engineers, septembre 1995.

Les circuits nerveux de la locomotion

STEN GRILLNER

Des réseaux de neurones spécialisés commandent les mouvements que font les vertébrés pour nager, courir ou voler. Chez la lamproie, ces réseaux sont aujourd'hui connus.

Lorsque nous marchons ou que nous courons, notre cerveau traite un nombre considérable d'informations : il décide quelle articulation doit être mise en mouvement, à quel moment elle doit se plier et de quel angle, puis il envoie des signaux dans les nerfs afin d'actionner les muscles. Même les créatures les plus simples se déplacent plus habilement que les robots, sur la terre, dans l'air ou dans l'eau.

La physiologie animale reste mal connue, mais on commence à comprendre comment les vertébrés coordonnent, presque sans effort, les mouvements complexes de centaines de muscles. La gestion des déplacements du corps est simplifiée par une remarquable organisation : la responsabilité de la coordination de ces actions est répartie entre plusieurs réseaux de neurones. Parmi ces réseaux spécialisés, certains fonctionnent parfaitement dès la naissance, tel celui qui maintient constamment en activité la respiration ; d'autres, tels ceux qui commandent la marche, la reptation ou la course, se développent plus lentement.

Les réseaux de neurones qui commandent les mouvements rythmiques sont les générateurs centraux de patrons moteurs rythmiques. Ils exécutent à volonté une action déterminée, sans imposer d'effort conscient. Les réseaux de neurones fondamentaux que nous utilisons pour respirer, pour mastiquer ou pour avaler sont situés dans notre tronc cérébral, voisin de la partie supérieure de notre moelle épinière. Étrangement, les circuits responsables de la marche et de la course (ainsi que de certains réflexes de protection) ne sont pas

situés dans notre cerveau, mais dans notre moelle épinière.

Depuis la fin des années 1960, nous étudions le câblage des neurones qui commandent la locomotion de divers animaux, afin de comprendre les mécanismes complexes du système nerveux humain. Nous avons élaboré un modèle des réseaux de neurones responsables des mouvements d'un vertébré simple : la lamproie.

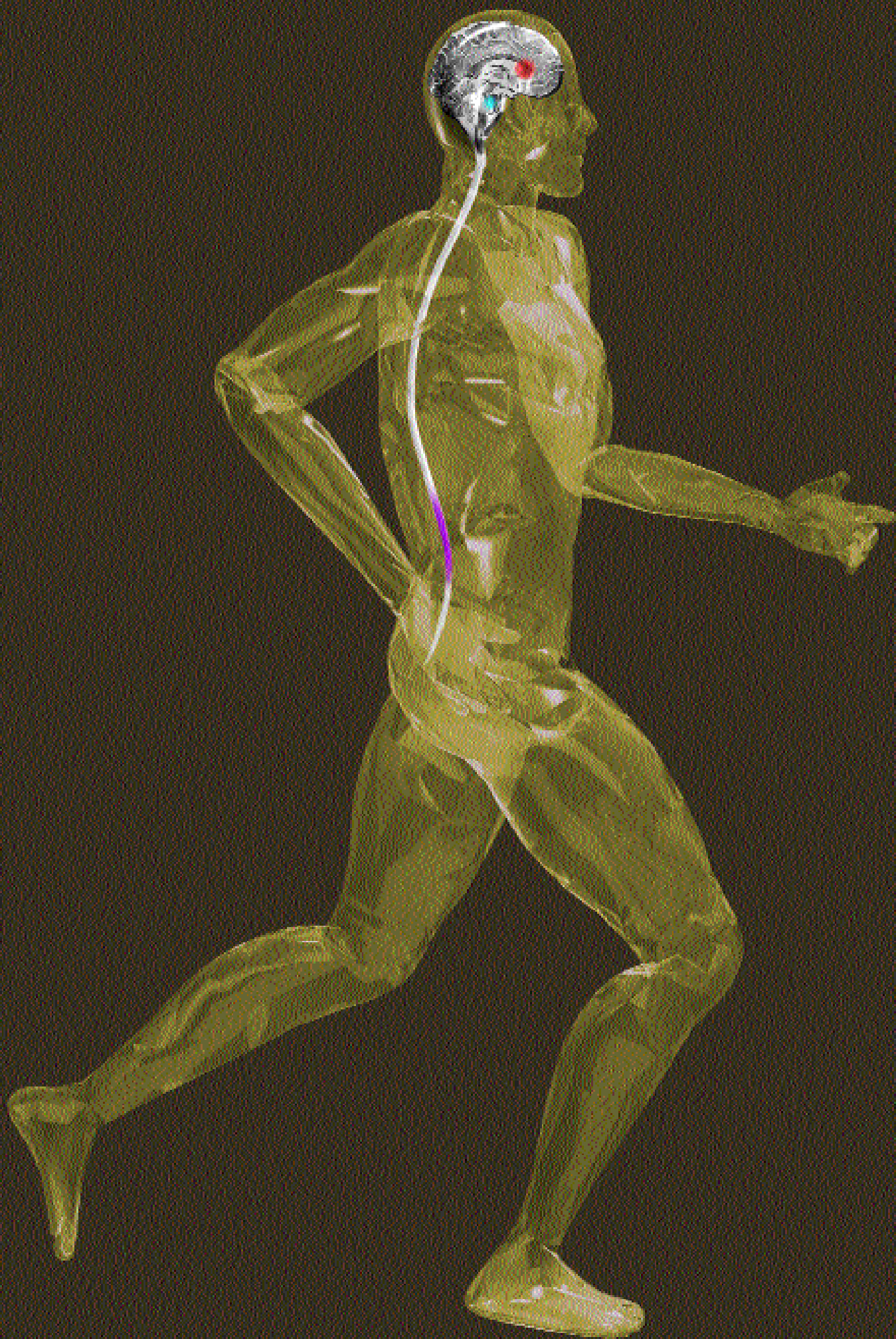
La moelle épinière émet des signaux

La connaissance de l'organisation du système nerveux central de l'homme doit beaucoup aux études menées sur des animaux. Le rôle de la moelle épinière dans la locomotion a été découvert au début de ce siècle, quand les neurophysiologistes anglais Charles Sherrington et Graham Brown ont observé que des mammifères dont la moelle épinière n'était plus reliée au cerveau pouvaient encore produire des mouvements alternés des membres. Bien plus tard, avec mes collègues, nous avons prouvé que ces mouvements correspondent à ceux qui sont utilisés pour la locomotion : les signaux nerveux fondamentaux pour la locomotion sont entièrement émis par la moelle épinière.

Comment le cerveau commande-t-il ces circuits et comment sélectionne-t-il celui qui doit être actif à un instant donné ? Dans les années 1960, à l'Académie des sciences de Moscou, Grigori Orlovski et Mark Shik ont observé que l'intensité de la stimulation de régions spécifiques du tronc cérébral d'un chat détermine sa vitesse de déplacement : lorsque cette stimulation augmente, le chat passe d'une marche lente au trot, puis au galop. Un signal simple, provenant d'une petite zone du tronc cérébral, active donc les mouvements complexes de nombreux muscles du tronc et des membres, en agissant sur les générateurs de patrons locomoteurs, situés dans la moelle épinière de l'animal.

Cette expérience qui éclairait les interactions du cerveau et de la moelle épinière, expliquait aussi pourquoi des animaux bougent encore après l'ablation de la majeure partie de leur cerveau : quelques mammifères, telle le rat, marchent, courent et, dans une certaine mesure, gardent leur équilibre après qu'on leur a retiré le cortex frontal ; bien qu'ils se déplacent alors comme des automates, sans éviter les obstacles placés sur leur chemin, ils actionnent les muscles de leurs membres et coordonnent leurs pas.

1. LA LOCOMOTION HUMAINE, comme celle de tous les vertébrés, est coordonnée par le système nerveux central. Dans la partie antérieure du cerveau, des réseaux de neurones spécialisés (*en rouge*) sélectionnent un des programmes moteurs possibles en activant des parties spécifiques du tronc cérébral (*en bleu*). Ce dernier déclenche alors les mouvements et commande leur vitesse en excitant des réseaux de neurones situés à l'intérieur de la moelle épinière (*en violet*). Ces réseaux locaux contiennent toutes les commandes nécessaires pour déclencher ou arrêter aux moments opportuns les contractions musculaires de la locomotion. Des réseaux de neurones du tronc cérébral commandent aussi la respiration, la mastication, la déglutition, des mouvements des yeux, ainsi que d'autres mouvements fréquents.

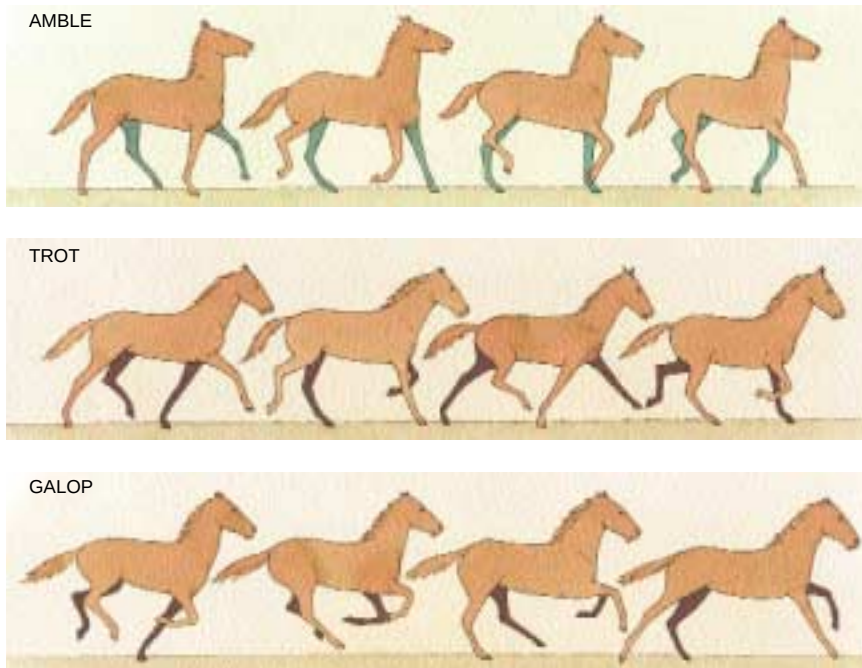


L'élucidation des circuits nerveux de la locomotion a pris des années. Des groupes de cellules du cerveau antérieur, nommés ganglions de la base, sont reliés (directement ou par l'intermédiaire de cellules-relais) à des neurones

cibles du tronc cérébral ; ces derniers commandent l'exécution de différents programmes moteurs. Au repos, les ganglions de la base inhibent les centres moteurs du cerveau, de sorte qu'aucun mouvement n'est produit. En revanche,

lorsque cette inhibition est supprimée, des mouvements coordonnés apparaissent. Les ganglions de la base contrôlent ainsi les programmes moteurs du système nerveux. Cet état d'inhibition contrôlée est capital : le déclenchement intempestif d'un programme moteur pourrait être désastreux.

Chez l'homme, certaines maladies des ganglions de la base provoquent des mouvements incontrôlables du visage ou des membres. Cet excès de mouvements, qui accompagne couramment la maladie de Huntington ou les cas de congestion cérébrale, est aussi produite par quelques traitements médicaux. D'autres maladies des ganglions de la base, telle la maladie de Parkinson, renforcent au contraire l'inhibition : les sujets atteints ont des difficultés à déclencher des mouvements.



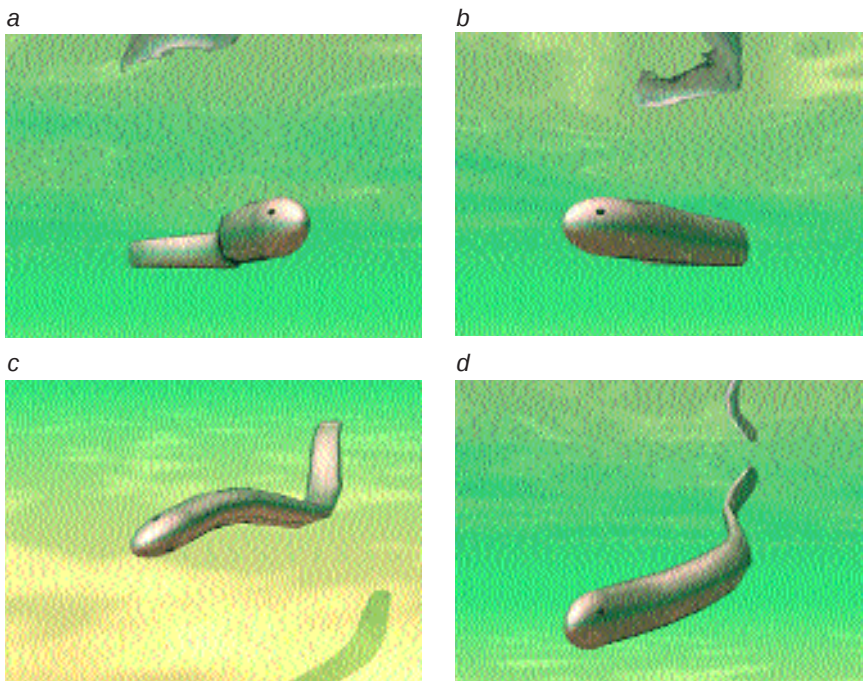
2. DES RÉSEAUX DE NEURONES qui commandent chaque membre interagissent de diverses manières pour produire les différentes allures d'un cheval telles que l'amble, le trot et le galop. À l'amble (*en haut*), le cheval déplace simultanément les membres antérieur et postérieur d'un même côté. Au trot (*au milieu*), les membres opposés diagonalement (avant droit et arrière gauche, ou avant gauche et arrière droit) sont sollicités simultanément. Au galop (*en bas*), les antérieurs, puis les postérieurs, interviennent ensemble.

La Ferrari et la 2CV

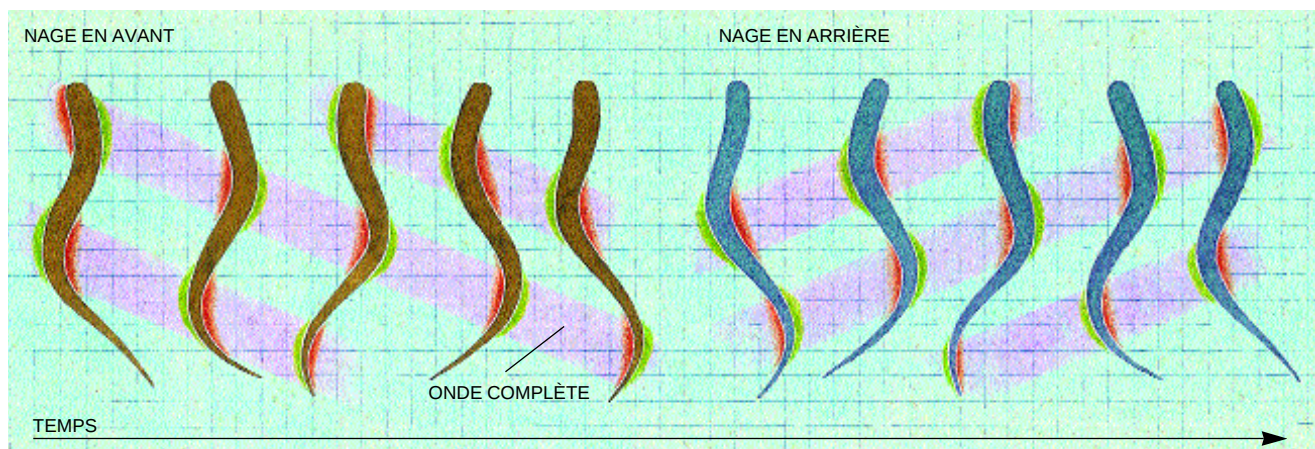
La médecine ne progresse que lentement dans la compréhension de ces maladies et dans la mise au point de thérapeutiques. Le système nerveux humain contient près de 1 000 milliards de neurones : comment espérer y retrouver des circuits ? Face à cette difficulté, mes collègues et moi-même avons étudié des vertébrés plus simples que l'homme, avec la même organisation de base, mais avec moins d'éléments.

Un extraterrestre qui voudrait comprendre comment fonctionnent les automobiles aurait intérêt à démonter d'abord une 2CV Citroën des années 1950 (s'il peut s'en procurer une...) : un tel véhicule contient tous les organes essentiels d'une voiture (moteur à combustion interne, transmission, freins, direction), mais fabriqués à partir d'une conception simple et disposés de façon que leur révision soit facile. Si l'extraterrestre commençait ses recherches en démontant une Ferrari à moteur turbo, il aurait sans doute plus de difficulté à en comprendre le fonctionnement. Nous avons adopté la même démarche pour étudier le système nerveux.

Après quelques études, nous avons choisi d'analyser la lamproie, un poisson de forme allongée. La lamproie est un vertébré primitif dont le système nerveux est composé d'un petit nombre de cellules (un millier seulement dans chaque segment de la moelle épinière). En outre, le sys-



3. LA SIMULATION PAR ORDINATEUR de la nage d'une lamproie a montré que les modèles neuronaux révélés par les études de neurophysiologie décrivent bien la locomotion de l'animal réel. Ces images synthétiques montrent une lamproie qui nage en ligne droite (a), qui tourne (b), qui se couche sur le côté (c), ou qui plonge (d).



4. LA NAGE ONDULATOIRE de la lamproie, un poisson filiforme, est une forme simple de locomotion. En réaction à des signaux émis par le cerveau, des ondes successives de contraction et d'extension musculaire (en rouge et en vert respectivement) se propagent le long

du corps du poisson, de la tête vers la queue, le propulsant ainsi vers l'avant (à gauche). Le cerveau peut aussi commander la propagation d'ondes similaires de la queue vers la tête ; la lamproie nage alors à reculons (à droite).

tème nerveux central de ce poisson peut être conservé *in vitro* et étudié plusieurs jours après son extraction de l'animal ; dans ces conditions, les réseaux moteurs restent actifs.

Dès le début de nos travaux sur la lamproie, à la fin des années 1970, Peter Wallen et moi-même avons essayé de comprendre les caractéristiques fondamentales de la nage de cet animal. Comme les autres poissons, la lamproie se propulse vers l'avant par une contraction des muscles qui la fait onduler de la tête vers la queue. Pour produire cette onde propulsive, l'animal contracte alternativement les muscles qui incurvent chaque section de sa colonne vertébrale d'un côté, puis de l'autre ; il coordonne aussi les contractions des segments consécutifs, afin que l'onde soit régulière. Les commandes nerveuses responsables de ces deux types de coordination sont répartis le long de la moelle épinière : quand on isole la moelle épinière d'une lamproie et qu'on la coupe en plusieurs morceaux, chacun conserve une activité alternée caractéristique, et les segments voisins d'une même section sont toujours coordonnés.

Le décalage qui sépare l'activation des segments adjacents reste constant pour une onde donnée, mais



5. LA LAMPROIE, *Petromyzon marinus*, qui atteint un mètre de long, est un animal idéal pour l'étude de la locomotion des vertébrés. Comme son système nerveux comprend un petit nombre de cellules, le tronc cérébral (triangle marron) et la moelle épinière (en beige) peuvent être prélevés et conservés en laboratoire (voir la photographie).

il dépend de la vitesse du poisson. Le temps nécessaire pour que l'onde parcoure toute la longueur du corps varie, de trois secondes environ pour une nage lente, à 0,1 seconde pour une nage rapide. Lorsque le poisson nage à reculons, on observe les mêmes contractions caractéristiques.

Nous avons identifié les neurones qui commandent la locomotion et nous avons établi leur schéma de câblage. Pour savoir quelles cellules étaient reliées, nous avons placé une micro-électrode (dont l'extrémité a un diamètre d'environ un micromètre) à l'intérieur d'une cellule du tronc céré-

bral et nous avons simultanément enregistré les réactions de cellules de la moelle épinière avec une autre micro-électrode. Cette recherche de paires de cellules nerveuses correspondantes a été extrêmement fastidieuse, mais elle a révélé l'organisation des centres de la locomotion.

De la lamproie à l'homme, des perspectives thérapeutiques ?

Les principes d'organisation des systèmes de commande de l'activité locomotrice sont voisins, chez tous les vertébrés, de ceux décrits par Sten Grillner chez la lamproie. Chez les mammifères quadrupèdes, les réseaux générateurs spinaux de marche, localisés dans les segments cervicaux et lombaires de la moelle épinière, commandent les contractions des muscles de chacun des membres. L'activité des quatre membres est coordonnée par des neurones qui connectent les quatre générateurs de marche. Le cerveau sélectionne différents programmes locomoteurs (marche, trot, galop) en activant différents circuits du tronc cérébral. Ces circuits activent les générateurs de marche par des fibres nerveuses descendantes qui libèrent des neuromédiateurs : noradrénaline, sérotonine et probablement glutamate.

Chez le rat, une section transverse de la moelle épinière thoracique entraîne des désordres sensoriels et moteurs semblables à ceux de la paraplégie humaine. La station érigée, le mouvement dirigé et les mouvements locomoteurs sont perdus dans les membres postérieurs. Dans la moelle située derrière la lésion, les fibres nerveuses qui proviennent du tronc cérébral dégénèrent. La noradrénaline et la sérotonine ne sont plus détectables sur des coupes histologiques de moelle épinière.

Toutefois les générateurs spinaux de marche ont un fonctionnement autonome s'ils sont excités par des substances pharmacologiques qui reproduisent l'action des neuromédiateurs. Les mouvements locomoteurs obtenus dans ces conditions sont voisins des mouvements de l'animal intact. Ce déclenchement artificiel de la locomotion est possible plusieurs mois après la section de la moelle épinière : les générateurs spinaux de marche restent donc longtemps fonctionnels, mais la dégénérescence des fibres nerveuses réduit leur excitabilité.

À Montpellier, Alain Privat, et ses collègues de l'INSERM, ont greffé des neurones dans la moelle épinière de rats paraplégiques. Ils ont prélevé des cellules nerveuses embryonnaires sécrétrices de sérotonine et de noradrénaline dans des régions précises du tronc cérébral, les ont mises en suspension dans un milieu de survie et ont injecté quelques millimètres cubes de cette suspension dans la moelle épinière. En un mois environ, les neurones embryonnaires s'intègrent dans le tissu nerveux du receveur : ils émettent des axones sur plusieurs segments de moelle et établissent des contacts synaptiques avec les neurones.

Nous étudions la récupération des capacités motrices de ces rats paraplégiques transplantés : les générateurs

spinaux de marche lombaires sont réactivés. La posture de ces animaux est plus propice à la marche que celle des animaux non transplantés, et une légère stimulation tactile déclenche, dans les membres postérieurs, une série de mouvements locomoteurs coordonnés. L'état clinique général des animaux transplantés est bien meilleur que celui des animaux de contrôle, et la fonte musculaire et les changements phénotypiques, importants chez les rats paraplégiques, sont réduits.

La transplantation de neurones guérira-t-elle les paraplégiques humains ? Bernard Russel, de l'Hôpital Raymond Poincaré, à Garches, rapporte le cas d'un patient dont les membres postérieurs furent animés de mouvements rythmiques après un traitement activant les récepteurs de la noradrénaline. Cette observation et quelques autres font penser que la moelle épinière lombaire de l'homme contient un générateur spinal de marche, comme chez les autres vertébrés. Plusieurs groupes testent, chez des sujets paraplégiques volontaires, la réactivité du générateur de marche lombaire à des injections, dans le liquide céphalo-rachidien baignant la moelle épinière, de substances qui imitent l'action des neuromédiateurs. Si ces essais sont concluants, on pourra envisager une substitution du traitement pharmacologique par une transplantation, dans la moelle épinière lombaire, de cellules émettrices de noradrénaline ou de sérotonine. Ce procédé présenterait l'avantage de délivrer le neuromédiateur de manière plus régulière et directement sur les cellules cibles.

Aujourd'hui, le clinicien qui veut redonner une autonomie ambulatoire à un paraplégique est confronté à deux difficultés majeures. Il doit assurer une station debout et il doit provoquer le mouvement. Le problème de la station debout est résolu par des appareillages externes qui, placés sur les membres, diminuent leurs degrés de liberté, et par l'usage de déambulateurs. Pour le mouvement, la voie étudiée est celle de la stimulation électrique rythmique des muscles ou des nerfs, selon un programme aussi proche que possible de la commande locomotrice naturelle. L'efficacité de ce procédé serait accrue si des cellules greffées stimulaient directement le générateur de marche en émettant des neuromédiateurs. La transplantation pourrait aussi augmenter la résistance des muscles à la fatigue en diminuant leur atrophie. Nous devons mener encore beaucoup d'expérimentations avant de faire marcher des paralytiques

Didier ORSAL
CNRS, Laboratoire de physiologie
et biologie de la motricité

Nous avons notamment observé que les cellules nerveuses du tronc cérébral communiquent par de longs prolongements, les axones, avec les neurones de la moelle épinière qui participent à la commande de la locomotion. En réaction à des signaux provenant du cerveau, des réseaux locaux de cellules, dans chaque segment de la moelle, produisent des bouffées d'activité nerveuse. Ces réseaux agissent comme des circuits spécialisés : dans un segment donné du corps de la lamproie, ils excitent les neurones situés sur l'un des côtés, tandis qu'ils inhibent les neurones du côté opposé. D'autres cellules nerveuses spécialisées, les neurones moteurs, relient les nerfs de la moelle épinière aux fibres musculaires qui font bouger la lamproie.

Des réseaux polyvalents

Ces réseaux de neurones de la moelle épinière ne sont pas que des relais du cerveau. Si le tronc cérébral donne l'ordre de nager, la coordination des mouvements musculaires est confiée aux réseaux locaux, qui traitent aussi les informations sensorielles qui leur parviennent et ajustent leur comportement en conséquence. Ils réagissent notamment aux neurones récepteurs de tension, qui perçoivent la courbure de la colonne vertébrale de la lamproie.

Lorsqu'un côté du corps est contracté et que l'autre est étiré, les récepteurs de tension qui sont excités du côté étiré prennent en charge deux actions : ils excitent les neurones moteurs du côté étiré, afin de contracter les muscles de ce côté, et ils inhibent les neurones du côté opposé, afin de faire cesser la contraction. Ces signaux et d'autres mécanismes cellulaires complexes entretiennent les mouvements oscillatoires fondamentaux du système neuromusculaire de la lamproie.

En poursuivant l'examen des neurones de la moelle épinière de la lamproie, nous avons établi que certains des réseaux de neurones locaux se prolongent, par des axones, le long de la moelle épinière. Dans chaque segment, des cellules spécifiques d'inhibition envoient des signaux, par ces axones, vers la queue de l'animal, sur au moins un cinquième de la longueur de la colonne vertébrale. D'autres cellules, dites d'excitation, ont des axones plus courts, mais dirigés dans les deux directions : par elles, l'activité en un point

de la moelle épinière se répercute dans les régions adjacentes.

Comment les signaux échangés par les segments déclenchent-ils le mouvement ondulatoire ? Nous avons supposé que les signaux nerveux entraînent l'oscillation du segment le plus proche de la tête de la lamproie à un rythme trop rapide pour que cette oscillation se propage par inertie le long de la colonne vertébrale. Couplé au premier segment, le deuxième segment suivrait les mouvements rapides du premier, mais avec un léger décalage ; le troisième segment suivrait le deuxième avec un mouvement légèrement retardé, et ainsi de suite tout le long de la colonne vertébrale. Les retards croissants seraient responsables de l'onde uniforme observée.

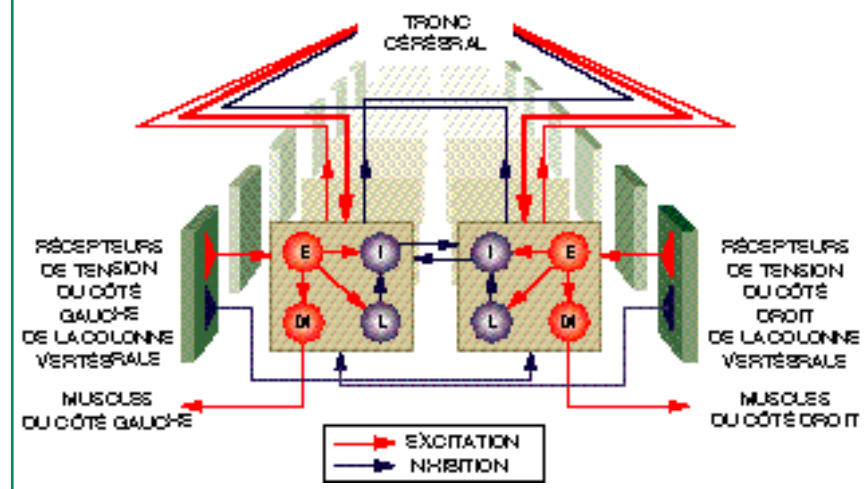
Malgré le schéma nerveux et une foule d'autres informations sur les diverses cellules du système nerveux de la lamproie, nous avons difficilement trouvé une prévision qui permettrait de tester notre hypothèse. Aussi, afin de vérifier si notre description des neurones et de leurs interactions expliquaient vraiment comment la lamproie nage, nous avons simulé ces mécanismes sur ordinateur. Nous avons d'abord écrit des programmes qui reproduisent le comportement des différents neurones utilisés pour la locomotion. Puis nous avons fait interagir ces cellules en testant plusieurs mécanismes. Nous avons finalement trouvé un modèle informatique qui reproduit des patrons de commandes nerveuses similaires à ceux que nous

Traitement parallèle

Chaque segment de la moelle épinière de la lamproie contient un réseau de neurones. Des groupes de neurones (*carrés marron de face*) sur les côtés gauche et droit de la colonne, sont excités par des signaux émis par le tronc cérébral de l'animal. À l'intérieur de ces groupes, des neurones spécialisés (*disques de couleur*) réagissent en émettant vers les cellules voisines des signaux excitateurs (*en rouge*) ou inhibiteurs (*en violet*). Des neurones excitateurs (*E*), situés d'un côté du segment de moelle épinière, activent des neurones moteurs (*M*) qui contractent les muscles de ce côté. Ces cellules excitatrices agissent aussi sur des neurones inhibiteurs (*I*) qui réduisent l'excitation du groupe de neurones situés du côté opposé et relâchent les muscles.

L'excitation, qui contracte un côté de l'animal, s'achève de différentes manières. Des neurones récepteurs de tension (*triangles violets*), situés de l'autre côté de la moelle épinière, émettent des signaux qui inhibent la contraction. Simultanément, d'autres récepteurs de tension (*triangles rouges*) excitent les neurones situés du côté de l'extension et commandent la contraction. En outre, de gros neurones inhibiteurs (*L*) situés du côté de la contraction peuvent, sur commande du tronc cérébral, inhiber les cellules *I* : le côté opposé devient actif et renvoie des signaux inhibiteurs.

Bien que ces circuits locaux de la moelle épinière puissent agir de façon autonome, ils renvoient généralement au cerveau des informations sur leur activité. Ces signaux sont combinés avec d'autres types de données sensorielles, telles que des indications visuelles ou des informations provenant du centre de l'équilibre situé dans l'oreille interne, pour modifier les mouvements de l'animal.



observons dans les situations de locomotion réelle : nous pensons que les circuits que nous avons décrits représentent les éléments essentiels de l'appareil locomoteur de la lamproie.

Nos simulations ont retrouvé les commandes nerveuses des contractions alternées, d'un côté et de l'autre, de la colonne vertébrale, et elles ont précisé nos premières idées sur le délai d'activation des segments successifs de la moelle. Ce délai provient des neurones qui s'étendent le long de la colonne vertébrale et qui inhibent les segments dans la direction de la queue. Les segments proches de la tête, les plus excitable, sont activés avant les autres. L'activation des segments de la moelle, l'un après l'autre, tout le long du corps de l'animal, est ainsi retardée de la tête vers la queue. Ce comportement est réversible : lorsque l'excitabilité est plus forte vers la queue, la lamproie nage à reculons. Malgré son câblage préexistant, le réseau spinal de la lamproie conserve un degré de flexibilité considérable. Des travaux plus récents, de modélisation complète de la lamproie, prennent en compte les propriétés contractiles des fibres musculaires et la viscosité de l'eau : ils montrent que les réseaux de neurones que nous avons décrits suffisent pour que la lamproie nage.

La lamproie s'est individualisée à partir de la lignée principale des vertébrés, il y a environ 450 millions d'années, alors que les vertébrés n'avaient pas encore de membres. Les mécanismes de sa locomotion se retrouvent-ils chez les vertébrés plus évolués ?

À l'Université de Bristol, Alan Roberts a étudié les mécanismes cellulaires de la locomotion chez un autre

vertébré, le têtard, et il a retrouvé des systèmes nerveux analogues à ceux de la lamproie. L'organisation neuronale d'autres vertébrés, des poissons aux primates, ressemble à celle que nous avons identifiée : des régions particulières du tronc cérébral commandent les mouvements, et la moelle épinière traite les signaux correspondants à l'aide de réseaux de neurones spécialisés.

Les mécanismes cellulaires utilisés pour la locomotion de ces autres animaux restent toutefois mal connus. Des générateurs de patrons locomoteurs ont été identifiés, et certains de leurs composants ont été testés, mais on est encore loin de connaître leur organisation interne. De nouvelles techniques d'isolement de la moelle épinière chez d'autres classes de vertébrés (mammifères, oiseaux et reptiles) sont toutefois apparues ces dernières années : bientôt, sans doute, nous comprendrons comment ces animaux marchent, courent ou volent.

Comme les premiers vertébrés se déplaçaient par une nage ondulatoire, les réseaux de neurones qui ont évolué pour la commande des nageoires, des pattes ou des ailes ne devraient pas différer beaucoup de ceux que nous avons décrits pour la lamproie. L'évolution invente peu : elle modifie et améliore ce qui existe déjà. Nous serions surpris que les systèmes de commande de la locomotion chez l'homme diffèrent beaucoup de ceux de la lamproie. Pour soigner des lésions de la moelle épinière, on pourrait rechercher et activer chez les malades des générateurs de patrons locomoteurs rendus silencieux. Un tel progrès est peut-être plus proche qu'on ne le pense : une Ferrari à moteur turbo n'est jamais qu'une voiture un peu perfectionnée.

Sten GRILLNER dirige l'Institut Nobel de neurophysiologie, à Karolinska.

S. GRILLNER, *Neurobiological Bases of Rhythmic Motor Acts in Vertebrates*, in *Science*, vol. 228, pp. 143-149, 12 avril 1985.

Jean-Pierre GASC, *Les déplacements des vertébrés*, in *Pour la Science*, juillet 1989.

Ian STEWART, *Les règles de la locomotion*, in *Pour la Science*, juin 1994.

La marche humaine et sa pathologie, sous la direction de Jacques Péliissier et Vincent Brun, éditions Masson, 1994.

Sabine RENOUS, *Locomotion*, Éditions Dunod, 1994.

Daniel RICHARD et Didier ORSAL, *Neurophysiologie*, Tome 2 : *Motricité et grandes fonctions du système nerveux central*, éditions Nathan, 1994.

Ö. EKEBERG, A. LANSNER et S. GRILLNER, *The Neural Control of Fish Swimming Studied through Numerical Simulations*, in *Adaptive Behavior*, vol. 3, n° 4, pp. 363-384, printemps 1995.

S. GRILLNER, T. DELIAGINA, Ö. EKEBERG, A. EL MANIRA, R.H. HILL, A. LANSNER, G.N. ORLOVSKI et P. WALLÉN, *Neural Networks That Co-ordinate Locomotion and Body Orientation in Lamprey*, in *Trends in Neuroscience*, vol. 18, n° 6, pp. 270-279, juin 1995.

L'assainissement du Rhin

KARL-GEERT MALLE

Les pays européens qui se partagent le Rhin s'efforcent, ensemble, de nettoyer cette ressource économique et écologique vitale.

Dans les années 1960 et au début des années 1970, en plein redéploiement économique de l'Europe, la pollution organique et inorganique du Rhin atteignit des niveaux assez élevés pour décimer des dizaines d'espèces de poissons ou d'autres animaux qui vivaient dans le fleuve depuis des milliers d'années. La majeure partie du fleuve devint impropre à la baignade, et la production d'eau potable fut menacée.

Il fallut dix ans pour que les mesures prises par les pays riverains parviennent à assainir progressivement des segments de plus en plus longs du fleuve, de sorte que, s'il reste encore beaucoup à faire, ce travail apparaît aujourd'hui comme une remarquable coopération internationale de contrôle de la pollution. L'assainissement du Rhin est un modèle que l'on cherche à appliquer à d'autres pollutions échappant aux cadres nationaux.

Aujourd'hui les travaux d'assainissement ont redonné vie à l'une des plus belles rivières du monde. D'innombrables poètes et écrivains ont chanté ce fleuve fabuleux, qui baigne cinq pays avant de se déverser dans la mer du Nord, aux Pays-Bas. Né dans les Alpes suisses, le Rhin coule vers le Nord et vers l'Ouest sur 1 320 kilomètres, à travers des montagnes escarpées, le lac de Constance, la Forêt noire, les larges vallées alsaciennes, les villes de Strasbourg, de Bonn, de Düsseldorf et de Rotterdam. La Volga et le Danube sont plus longs et plus puissants que le Rhin, mais leur débit est moins régulier et leur importance économique est inférieure.

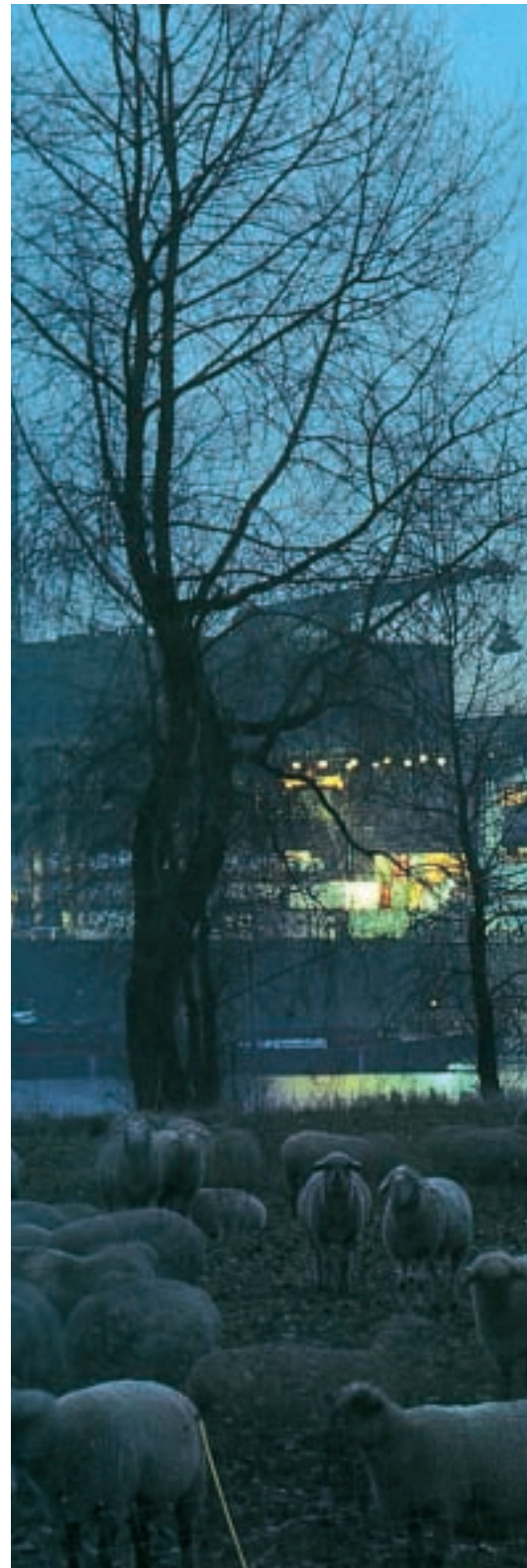
Le bassin versant des eaux du Rhin couvre 190 000 kilomètres carrés, où vivent 50 millions de personnes. Plus

de huit millions d'entre elles tirent leur eau potable du fleuve, tandis que le lac de Constance abreuve dix autres millions de personnes. En tout, 20 pour cent de l'eau du Rhin est détournée et utilisée, soit pour la consommation humaine, soit pour des usages industriels. En outre, des usines hydroélectriques, construites après la Première Guerre mondiale sur le territoire français, fournissent 8,7 millions de mégawattheures par an.

Le fleuve est navigable sur 800 kilomètres, de la mer du Nord jusqu'aux chutes d'eau de Schaffhouse, en aval du lac de Constance. Chaque jour, plus de 500 péniches y transportent des carburants, des dérivés du pétrole, du sel, des phosphates, du charbon, du gravier, des automobiles, etc. ; chaque année, 150 millions de tonnes de biens sont ainsi transportées sur le Rhin.

L'une des principales raisons de l'importance du Rhin est la régularité de son débit. En hiver et au printemps, le fleuve est alimenté par les précipitations en plaine et dans les parties les plus hautes du bassin versant ; en été, la fonte des neiges alpines prend la relève. Le lac de Constance et d'autres lacs suisses font office de réservoirs. Entre 1925 et 1992, le débit moyen du fleuve a été de 2 350 mètres cubes par seconde, avec un rapport de 2,1 seulement entre le débit annuel maximal (3 170 mètres cubes par seconde en 1966) et le débit annuel minimal (1 510 mètres cubes par seconde en 1971).

Avant la fin de la Seconde Guerre mondiale, le Rhin était quasi dépourvu d'usines d'épuration. Seules les principales villes déversaient directement



1. L'INDUSTRIE ET L'AGRICULTURE ont beaucoup pollué le Rhin, mais des réglementations industrielles plus contraignantes, des efforts individuels des riverains et des subventions accordées aux fermiers qui limitent l'utilisation de certains produits chimiques ont récemment réduit l'impact des activités économiques sur le fleuve.