

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.

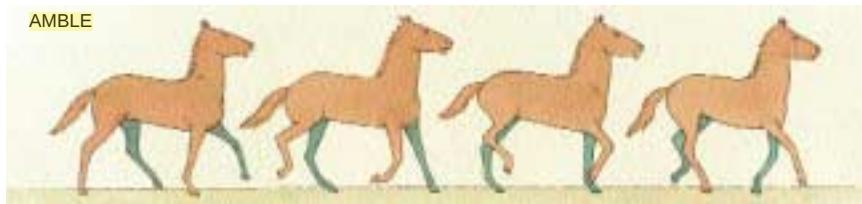
1. LA LOCOMOTION HUMAINE, comme celle de tous les vertébrés, est coordonnée par le système nerveux central. Dans la partie antérieure du cerveau, des réseaux de neurones spécialisés (en rouge) sélectionnent un des programmes moteurs possibles en activant des parties spécifiques du tronc cérébral (en 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.



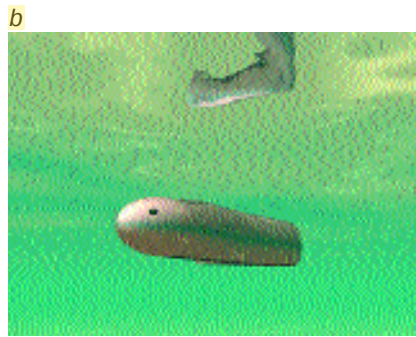
2. DES RÉSEAUX DE NEURONES qui commandent chaque membre interagissent de diverses manières pour produire les différentes allures d'un cheval telles que l'amble, le trot et le galop. À l'amble (*en haut*), le cheval déplace simultanément les membres antérieur et postérieur d'un même côté. Au trot (*au 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).