

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.

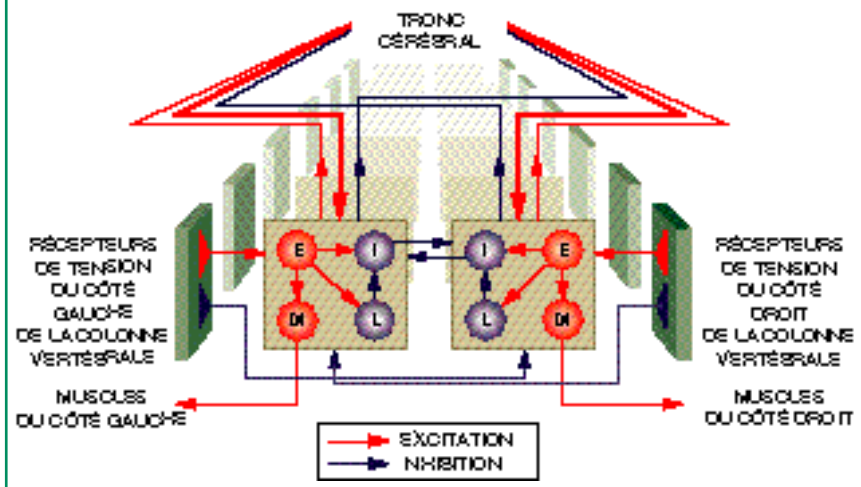
Malgré le schéma nerveux et une foule d'autres informations sur les diverses cellules du système nerveux de la lamproie, nous avons difficilement trouvé une prévision qui permettrait de tester notre hypothèse. Aussi, afin de vérifier si notre description des neurones et de leurs interactions expliquaient 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.