

Une architecture précise

Un neurone (voir la figure 4) est une cellule composée d'un corps cellulaire, qui contient le noyau et les organites, et de ramifications de deux types : les dendrites, nombreuses, et un axone unique, parfois ramifié et souvent entouré d'une gaine de myéline. Cette gaine, blanche, autorise une transmission rapide des signaux. Les quantités d'ions chargés électriquement, notamment les ions sodium, potassium et calcium, ne sont pas identiques à l'intérieur et à l'extérieur de la cellule. Une différence de potentiel (d'environ -70 millivolts) existe entre les deux faces de la membrane du neurone.

Lorsqu'un neurone est actif, des protéines qui forment des canaux laissent

passer, localement, les ions (surtout les ions sodium et les ions potassium) d'un côté à l'autre de la membrane, jusqu'à inverser les charges électriques. Cette dépolarisation transitoire, nommée potentiel d'action simple, se propage le long de l'axone. L'information transmise par le neurone est codée par la fréquence de ces potentiels d'action.

Le plus souvent, les informations parviennent au neurone par les dendrites, puis atteignent le corps cellulaire où les diverses informations reçues sont combinées et traitées pour créer un signal. Ce dernier parcourt ensuite l'axone jusqu'à ses extrémités où il est transmis, via des synapses, aux dendrites d'autres neurones.

En coupe (voir la figure 2), le cervelet montre deux régions de matière

grise composées des corps cellulaires et des dendrites de neurones : l'une à la surface, nommée cortex cérébelleux, l'autre profonde, constituée de plusieurs groupes de neurones voisins, nommés noyaux cérébelleux. Le mot «noyau» désigne ici un groupe de neurones voisins, souvent reliés, dont la plupart participent à la même fonction.

Ces deux régions sont séparées par une couche intermédiaire de matière blanche formée par les axones myélinisés de neurones du cortex (les cellules de Purkinje) qui atteignent les noyaux cérébelleux. Chaque région du cortex est connectée à une région précise des noyaux cérébelleux : ces deux régions reçoivent les mêmes signaux et forment une unité fonctionnelle. Outre cette disposition en profondeur,

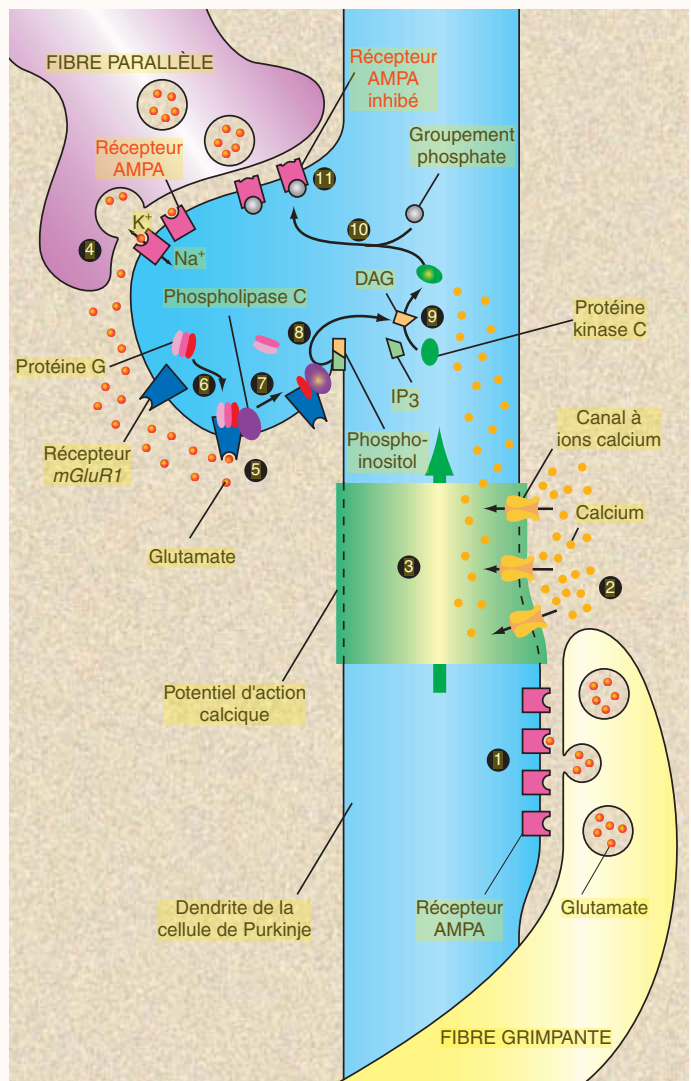
La dépression à long terme

L'apprentissage moteur se traduit dans les cellules de Purkinje par la dépression à long terme. Celle-ci diminue la transmission synaptique entre les fibres parallèles et les cellules de Purkinje : elle résulte de la fixation d'un radical phosphate sur les récepteurs canaux AMPA. Cette phosphorylation réduit l'affinité de ces protéines pour le neurotransmetteur, le glutamate. Elle a lieu quand augmentent simultanément les concentrations cytoplasmiques en diacylglycérol et en ion calcium.

La libération de glutamate (1) par la fibre grimpante ouvre les canaux à calcium de la cellule de Purkinje (2) et déclenche un potentiel d'action à calcium (3). À mesure qu'il se propage, des ions calcium entrent dans la cellule par des canaux.

La concentration en diacylglycérol augmente quand est activé un autre type de récepteur du glutamate, le récepteur *mGluR1*, différent du récepteur AMPA. Cette augmentation résulte de l'activité des fibres parallèles qui libèrent le neurotransmetteur, le glutamate (4). Ces molécules se fixent aux récepteurs *mGluR1*. Ces récepteurs sont des protéines membranaires qui ne sont pas des canaux, mais qui ont une extrémité extracellulaire, du côté synaptique, et une autre intracellulaire, dans le cytoplasme. Quand une molécule de glutamate se lie du côté synaptique (5), le récepteur change de conformation et acquiert, à l'intérieur, une affinité pour une protéine G. Cette protéine se lie alors au récepteur *mGluR1* (6), puis se scinde en deux parties, dont l'une active (7) l'enzyme, nommée phospholipase C, qui hydrolyse (8) une molécule lipidique de la membrane, le phospho-inositol, en une molécule de diacylglycérol et une d'inositol triphosphate.

En présence d'ions calcium, le diacylglycérol active (9) la protéine kinase C, qui fixe (10) un groupement phosphate au récepteur AMPA, dont l'affinité pour le glutamate est ainsi réduite (11). Quant à l'inositol triphosphate, il entraîne une sortie d'ions calcium du réticulum endoplasmique, où ils sont d'ordinaire en réserve. Toutefois, cet effet est faible : la concentration cytoplasmique en ions calcium augmente surtout quand une entrée massive est provoquée par un potentiel d'action à calcium, dû à l'activité des fibres grimpantes.



une organisation à deux dimensions est apparente à la surface du cortex, selon deux directions à angle droit, à la façon d'un tableau à double entrée : des plis transverses très apparents, perpendiculaires à l'axe du corps, et des bandes longitudinales, fonctionnelles, mais non apparentes anatomiquement, parallèles à cet axe (voir la figure 2).

À l'instar du cortex cérébral, les plis de la surface du cervelet augmentent la surface de tissu nerveux pour un petit volume, et donc le nombre de neurones. Chez les mammifères, le cervelet présente de nombreux folioles délimités par des petits plis, réunis en dix lobules délimités par des plis plus marqués qui, eux-mêmes, forment trois lobes séparés par des plis profonds, les scissures. Chaque lobe (les lignes du tableau) est caractérisé par la nature des principales informations sensorielles qui lui parviennent. Le lobe flocculo-nodulaire, le plus postérieur, reçoit surtout des messages issus des organes de l'équilibre, telle l'oreille interne. Le lobe antérieur reçoit surtout des messages proprioceptifs, c'est-à-dire des informations qui renseignent sur la tension et l'allongement des muscles. Entre les deux, le lobe postérieur reçoit de nombreux messages visuels qui informent sur la position et le déplacement des objets et des membres situés dans le champ visuel.

À l'inverse du cortex cérébral, des régions voisines du cervelet peuvent recevoir des informations issues de parties distantes de l'organisme, tandis que des régions distantes du cortex cérébelleux peuvent recevoir des informations de la même partie de l'organisme.

L'organisation en plis est complétée par une disposition en bandes (les colonnes du tableau) orientées parallèlement au plan de symétrie du corps : le vermis, central, et les hémisphères cérébelleux latéraux. Du plan de symétrie vers le côté, les bandes commandent successivement la posture du tronc, les mouvements des membres et de la main et, enfin, la préparation motrice.

De chaque côté du plan de symétrie du corps sont disposés trois noyaux cérébelleux, chacun en dessous d'une des bandes parallèles du cortex cérébelleux, et chaque bande atteint, via des axones, le noyau situé en dessous. On dit que chaque bande se projette sur un noyau.

Les noyaux cérébelleux forment l'étage de sortie du cervelet et envoient des axones, dits descendants, vers les régions motrices du tronc cérébral et de

la moelle épinière, et des axones ascendants vers le thalamus et le cortex cérébral. Les ordres moteurs élaborés par le cervelet sont envoyés vers les motoneurones, tandis qu'une copie en est envoyée vers les aires motrices où les mouvements sont préparés.

La partie centrale du cortex cérébelleux, le vermis, ainsi nommé à cause de son apparence de ver annelé, s'étend sur les trois lobes et se projette sur les deux noyaux les plus proches du plan de symétrie, les noyaux fastigiaux. Ces régions règlent la posture du corps dans le champ de gravité. Le lobe flocculo-nodulaire se projette sur les noyaux vestibulaires du tronc cérébral, qui traitent les informations de l'oreille interne. L'ensemble de ces régions assure l'équilibre du corps.

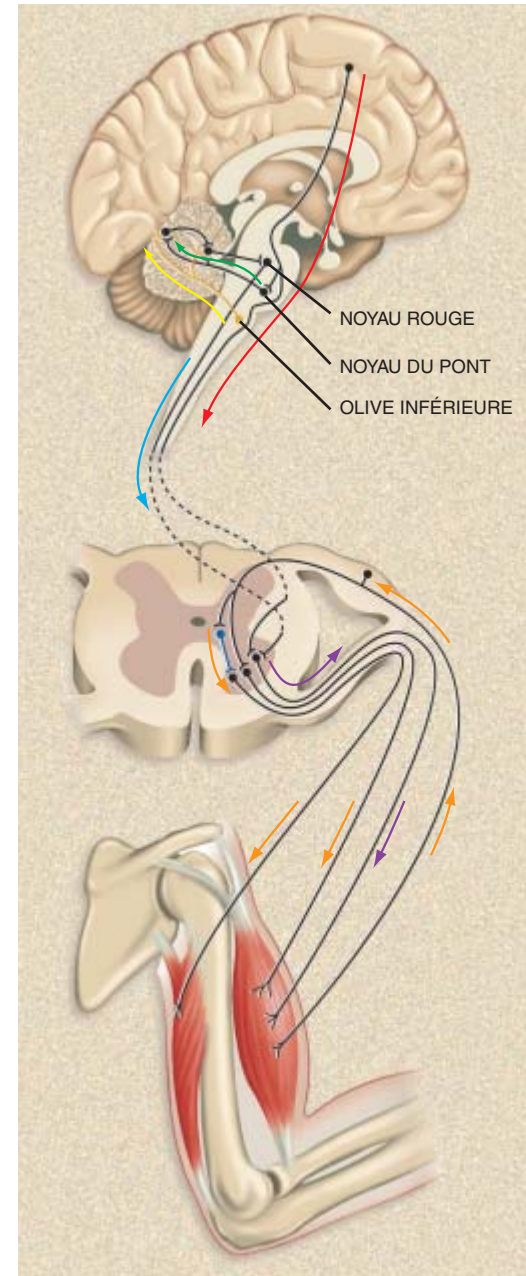
Les hémisphères cérébelleux sont composés de deux parties fonctionnellement distinctes. La partie intermédiaire, la plus médiane, s'étend sur les lobes antérieur et postérieur, et se projette sur les noyaux globuleux et emboliformes. Ceux-ci se projettent sur des régions de commande des muscles des membres, en particulier le noyau rouge, dont les signaux moteurs atteignent les motoneurones. Importante chez les mammifères non primates, cette voie de commande motrice a régressé chez les primates à mesure du développement des fonctions motrices du cortex cérébral.

La partie latérale des hémisphères, une expansion du lobe postérieur, est très développée chez les primates. Elle reçoit surtout des signaux issus du cortex cérébral moteur, et se projette sur le noyau cérébelleux le plus latéral et le plus volumineux, le noyau dentelé, qui n'envoie des messages que vers des aires du cortex cérébral moteur, via plusieurs noyaux du tronc cérébral et du thalamus. Cette boucle, qui part du cortex cérébral et y revient, participe à la préparation des gestes complexes avant de les exécuter.

Un cristal de neurones

Alors que chaque aire du cortex cérébral a une organisation particulière, les neurones du cortex cérébelleux sont tous connectés de la même manière. Cette régularité indique une fonction unique que chaque foliole du cervelet assure pour réguler ou pour préparer les mouvements d'une partie du corps. Cette fonction consiste à combiner les informations sensorielles et motrices, cha-

cune codée par la fréquence des successions, nommées trains, de potentiels d'action, afin d'anticiper les mouvements résultant des ordres moteurs quelques millisecondes avant qu'ils ne s'accomplissent, puis d'émettre un signal correcteur qui se combine au signal moteur du cortex cérébral.



3. PLUSIEURS CIRCUITS NEURONAUX, ici simplifiés, commandent un mouvement. Le cortex cérébral envoie un signal moteur (en rouge) vers la moelle épinière. Une copie (en vert) de cet ordre est transmise au cervelet qui envoie un signal (en bleu) vers la moelle épinière. Les deux signaux s'additionnent dans un motoneurone en un signal (en violet) qui stimule le muscle. Un signal réflexe (en orange) déclenché par une stimulation directe ne passe que par la moelle épinière. Un signal d'erreur (en jaune) peut être envoyé de l'olive inférieure vers le cervelet.