

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 fastigiux. 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.

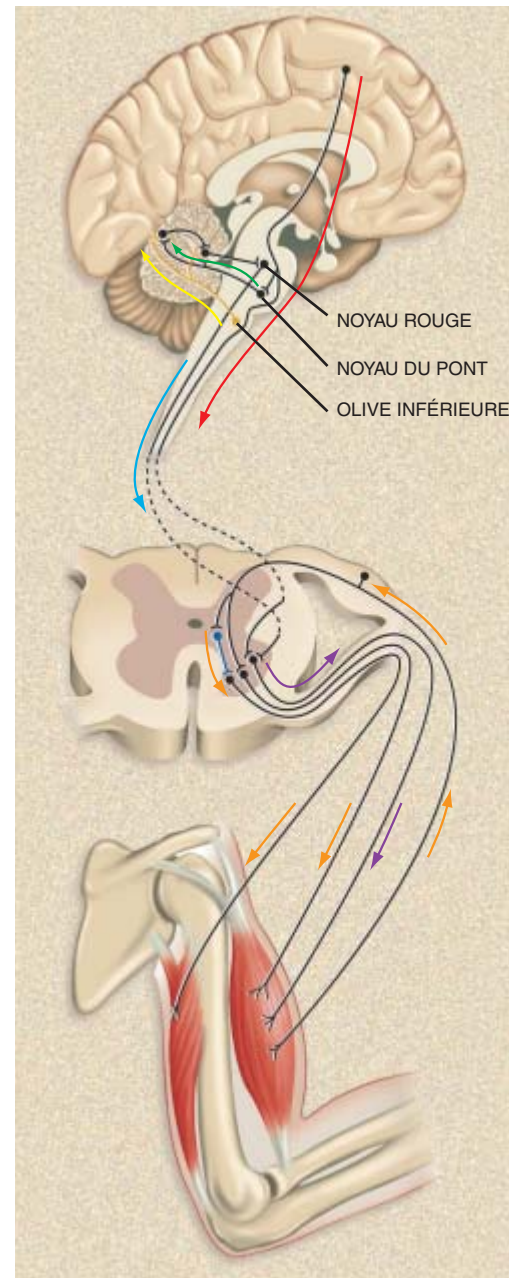
Les hémisphères cérébelleux sont composés de deux parties fonctionnellement distinctes. La partie intermédiaire, la plus médiane, s'étend sur les lobes antérieur et postérieur, et se projette sur les noyaux globuleux et emboliformes. Ceux-ci se projettent sur des régions de commande des muscles des membres, 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.

Observons maintenant le cortex du cervelet à un plus fort grossissement. Il est composé de cinq types principaux de neurones : les cellules de Purkinje, les cellules granulaires ou grains, les cellules de Golgi, les cellules étoilées et les cellules à panier (voir la figure 2). Ces neurones sont agencés selon une disposition si régulière et répétitive qu'elle a été comparée à la géométrie d'un cristal.

Les signaux qui arrivent à l'entrée du cortex activent les grains, qui sont les cellules les plus petites et les plus nombreuses de tout le système nerveux et sont les seuls neurones excitateurs du cortex. À la sortie, le signal élaboré par le cortex est envoyé aux noyaux cérébelleux par les axones des cellules de Purkinje, qui sont, elles, parmi les plus volumineuses du système nerveux. Tous les autres types de neurones sont des interneurones, c'est-à-dire des neurones qui ne contactent que des neurones proches.

Les voies de sortie sont dites efférentes et les voies d'entrées, afférentes. Deux voies d'entrée apportent des signaux au cervelet : les fibres moussues et les fibres grimpantes. Toutes ces fibres sont excitatrices et ont le glutamate pour neurotransmetteur. Les fibres de chaque type se divisent dans le cervelet et atteignent un noyau cérébelleux et la région correspondante du cortex. Cependant, malgré ces similitudes, leurs origines et les informations qu'elles apportent sont très différentes.

Les fibres moussues, ainsi nommées d'après leur aspect en microscopie électronique, sont les axones de neurones dont les corps cellulaires sont situés dans des régions très diverses du système nerveux. Elles transmettent des informations sensorielles et des copies des ordres moteurs. Les premières proviennent des organes de l'équilibre, du système visuel et, via la moelle épinière, des organes qui mesurent l'allongement et la tension des muscles. Les secondes sont issues du cortex moteur cérébral et des régions de la motricité automatique, notamment les volumineux noyaux du pont.

Les fibres grimpantes sont ainsi nommées parce qu'elles s'enroulent autour des dendrites des cellules de Purkinje à la façon de plantes grimpantes autour de branches d'arbres. À l'inverse des fibres moussues, toutes les fibres grimpantes sont les axones de neurones d'un seul noyau du tronc

cérébral, l'olive inférieure, qui reçoit à la fois des signaux sensoriels et des copies d'ordres moteurs issues de la moelle, du tronc cérébral, du cortex cérébral et des noyaux cérébelleux. Grâce à ces signaux, codés par les fréquences de potentiels d'action, l'olive inférieure détecte les erreurs de mouvements et envoie par les fibres grimpantes un signal au cervelet qui estime l'écart entre les mouvements effectués et les mouvements voulus. Le signal, transmis par les fibres grimpantes au cervelet, agit comme un professeur : à court terme, il corrige le mouvement en cours, et à long terme, il guide un apprentissage moteur.

L'organisation synaptique du cortex cérébelleux

Les signaux des fibres moussues parviennent au cortex cérébelleux par les synapses de ces fibres avec les courtes dendrites des grains, qu'atteignent aussi des axones des cellules de Golgi : l'ensemble forme un glomérule qui traite les informations afférentes. Les axones des grains, très fins et sans gaine de myéline, se divisent, à la surface du cervelet, en deux branches opposées qui forment des fibres parallèles, orientées perpendiculairement au plan de symétrie du corps, et longues de plusieurs millimètres. Ces fibres, très nombreuses, contactent par des synapses les dendrites des cellules de Golgi (qui reçoivent aussi des signaux, via d'autres synapses, directement des fibres moussues). En retour, les cellules de Golgi inhibent les dendrites des grains au niveau des glomérules et ferment une boucle de rétroaction.

Les fibres moussues, les grains et les cellules de Golgi constituent le circuit d'entrée du cortex cérébelleux (voir la figure 5). Ce circuit de tri et de traitement sélectionne, parmi les signaux afférents, ceux pertinents pour contrôler un mouvement, et en forme des combinaisons variées.

Les messages traités dans le circuit d'entrée sont transmis, via les fibres parallèles, au circuit de sortie formé par les cellules de Purkinje et par deux types d'interneurones inhibiteurs, les cellules étoilées et les cellules à panier. Chaque fibre parallèle contacte une centaine de cellules de Purkinje, dont les nombreuses dendrites, disposées comme les branches d'un espalier, sont toutes contenues dans des plans perpendiculaires à la direction des fibres

parallèles. Environ 400 000 fibres parallèles traversent l'arborisation dendritique de chaque cellule de Purkinje, et environ 80 000 la contactent, par des synapses au niveau d'épines dendritiques, des petites saillies des dendrites. Ces synapses, nous le verrons, sont le site d'apprentissage le mieux connu du cervelet.

Chaque cellule de Purkinje combine les messages qui lui parviennent par les fibres parallèles et forme un message efférent, une série de potentiels d'action simples, dits sodiques-potassiques (voir la figure 4), semblables à ceux émis par la plupart des neurones. La fréquence de ces potentiels d'action, qui atteint parfois 1 000 par seconde, mais reste le plus souvent comprise entre 10 et 100 par seconde, code le signal élaboré par la cellule et est transmis à des neurones des noyaux cérébelleux dont il diminue l'activité.

Des synapses existent aussi entre les fibres parallèles et les deux types d'interneurones qui inhibent les cellules de Purkinje voisines. Les cellules étoilées, à la surface du cortex cérébelleux, inhibent les dendrites des cellules de Purkinje et en commandent donc les entrées, tandis que les cellules à panier, en profondeur du cortex, inhibent le cône axonique, la jointure du corps cellulaire et de l'axone où naissent les potentiels d'action. Ces inhibitions exercées à l'entrée et à la sortie des cellules de Purkinje affinent le contrôle moteur.

Ainsi, les informations sont choisies et combinées dans chacun des deux circuits. Elles divergent dans le circuit d'entrée, où le message de chaque fibre moussue est transmis indirectement à des milliers de cellules de Purkinje. À l'inverse, elles convergent dans le circuit de sortie, où chaque cellule de Purkinje combine une centaine de milliers de signaux pour en élaborer un seul, qui dépend d'une seule fibre grimpante.

Puisque chaque cellule de Purkinje est contactée par maintes fibres parallèles, le signal de chacune contribue peu au message que cette cellule élabore. Néanmoins, toute modification des synapses entre les fibres parallèles et les épines dendritiques de la cellule de Purkinje retentit sur la combinaison des signaux et, ainsi, sur le message envoyé aux noyaux cérébelleux. La combinaison des signaux est réglée à long terme par les fibres grimpantes, qui, à court terme, suscitent aussi des signaux correcteurs envoyés vers les centres moteurs.