

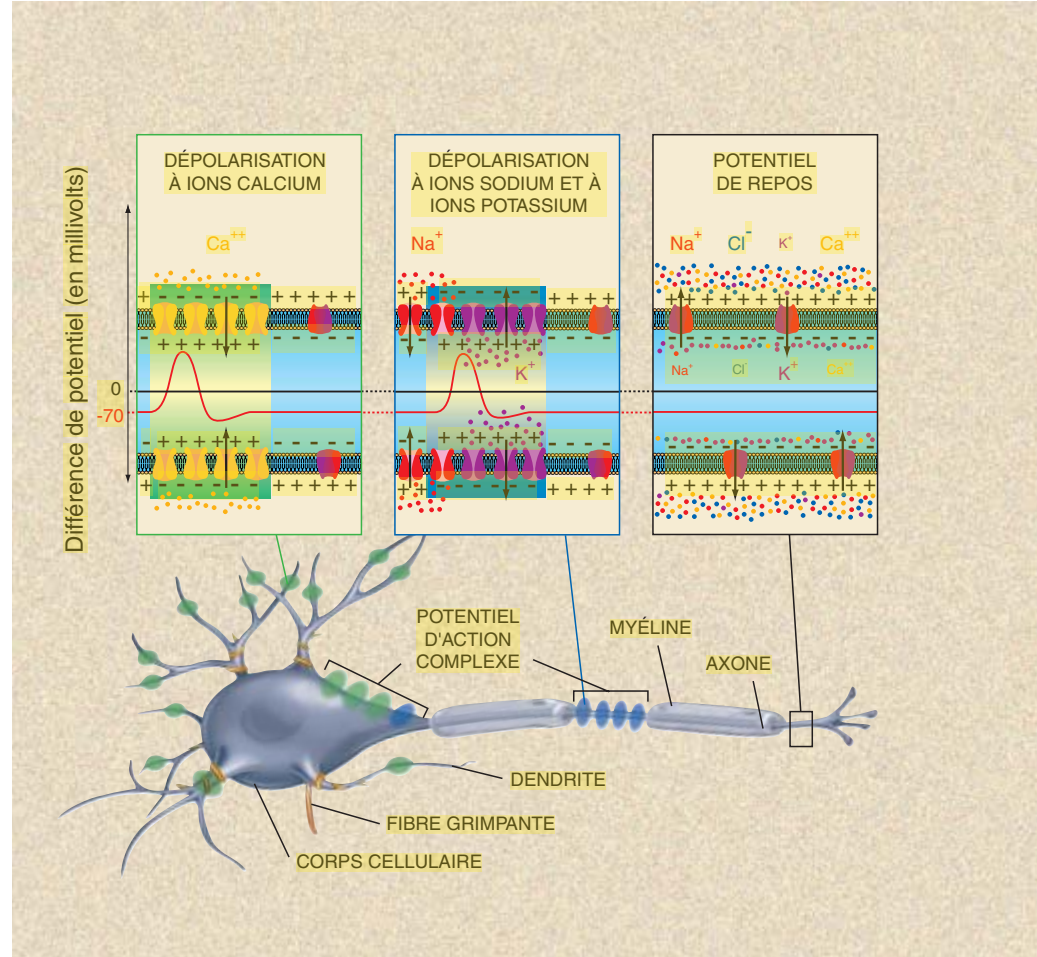
L'action des fibres grimpantes

Chaque fibre grimpante ne contacte pas plus d'une dizaine de cellules de Purkinje, dont chacune n'est contactée que par une seule fibre grimpante. Cette voie est très directe et précise, contrairement à la voie d'entrée par les fibres mousues, qui est indirecte et diffuse.

L'enroulement d'une fibre grimpante autour des dendrites d'une cellule de Purkinje assure environ 300 contacts synaptiques excitateurs qui entraînent l'ouverture simultanée de nombreux canaux à ions sodium et à ions potassium. L'intense dépolarisation qui en résulte est suivie de l'ouverture de canaux à ions calcium répartis sur la membrane des dendrites : des potentiels d'action à calcium se propagent dans les dendrites, à partir des branches maîtresses vers les ramifications. Cette propagation, dite rétrograde parce qu'en sens opposé à celui de la propagation des signaux d'entrée dans les dendrites, est rare dans le système nerveux. Elle relaie et distribue le signal de l'olive inférieure jusqu'aux extrémités des dendrites, où elle déclenche l'apprentissage moteur en diminuant l'affinité des récepteurs des cellules de Purkinje au glutamate émis par les fibres parallèles.

Les potentiels d'action à calcium des dendrites se propagent aussi jusqu'au corps cellulaire, et y entraînent une dépolarisation, formée d'un potentiel d'action à sodium et à potassium, suivi de potentiels d'action à calcium. Dans le cône axonique, une série de potentiels à sodium et à potassium naît alors. Ce potentiel d'action, dit complexe, est envoyé, via l'axone de la cellule de Purkinje, aux neurones des noyaux cérébelleux qu'il inhibe.

Paradoxale en apparence, cette inhibition, complète, mais transitoire, facilite la réexcitation de ces neurones quelques millisecondes plus tard : tous ceux qui ont été simultanément inhibés par la même cellule de Purkinje (ou par des cellules de Purkinje actives simultanément) redeviennent actifs au même instant. Ils émettent tous en même temps des bouffées de potentiels d'action, qui forment ensemble une impulsion envoyée vers le système moteur, où elle augmente l'ampleur d'un mouvement trop court ou accroît la force exercée par un muscle. Cette impulsion corrige un mouvement erroné.



4. L'ACTIVITÉ D'UN NEURONE, ici une cellule de Purkinje, est due aux échanges d'ions à travers sa membrane. Au repos (à droite), les concentrations en ions (représentés par des points : le sodium, en rouge ; le potassium, en violet ; le chlore, en bleu ; le calcium, en orange) sont inégales de part et d'autre de la membrane : il en résulte une différence de potentiel d'environ -70 millivolts. Cette différence est entretenue par des protéines, nommées pompes à sodium et à potassium (en rouge et en violet). Le signal transmis par un neurone est une dépolarisation locale (représentée par le trait rouge) due le plus souvent à des mouvements d'ions sodium (en rouge) et potassium (en violet) à travers des protéines qui forment des canaux (au centre). Les pompes à sodium et à potassium rétablissent ensuite le potentiel de repos. Les fibres grimpantes actives (en jaune sur le neurone) déclenchent un autre type de potentiel d'action, le potentiel d'action à calcium (à gauche) qui se propage vers l'extrémité des dendrites et atteint aussi le corps cellulaire. Un potentiel d'action complexe est une suite de dépolarisations.

Le fonctionnement des cellules de Purkinje

Ainsi, selon l'activité de la fibre grimpante, une cellule de Purkinje fonctionne en deux modes alternatifs, de calcul ou de régulation, et émet deux types de potentiels d'action. Quand le mouvement se déroule régulièrement, la fibre grimpante est inactive et la cellule de Purkinje combine les nombreux signaux qu'elle reçoit des fibres parallèles en un seul signal efférent. Celui-ci, codé dans la fréquence des potentiels d'action simples, anticipe les conséquences des signaux moteurs. C'est le mode de calcul. Par exemple, pendant la course, ce signal peut être la vitesse escomptée du pied 40 millisecondes plus tard.

Cependant, quand le mouvement change soudainement, par exemple au cours d'un enchaînement de gestes, ou bien quand quelque chose d'anormal se passe, telle la rencontre d'un obstacle,

le mouvement effectué n'est plus le mouvement attendu. L'olive inférieure détecte cet écart et la fibre grimpante devient active. Elle exerce une puissante stimulation qui interrompt temporairement l'émission de potentiels d'action simples et déclenche un potentiel d'action complexe. Ce potentiel a deux effets, l'un en aval sur les neurones des noyaux cérébelleux, où il déclenche une impulsion envoyée vers les voies motrices, afin de rattraper le mouvement, l'autre en amont sur les dendrites des cellules de Purkinje, où il détermine, à long terme, l'apprentissage moteur en modifiant l'efficacité des synapses entre les fibres parallèles et les cellules de Purkinje. C'est le mode de régulation.

Le contraste est très marqué entre les fibres mousues et les fibres grimpantes : les messages des fibres mousues atteignent, via les fibres parallèles, de nombreuses cellules de Purkinje, mais influent peu sur chacune d'elles, tandis