

III. Système visuel

L'œil est le capteur qui permet de percevoir le monde extérieur, grâce à la transduction, i.e. la transformation des ondes électromagnétiques que sont les ondes lumineuses en signaux nerveux.

Stimulation lumineuse

Le spectre des longueurs d'ondes de la lumière visible (légèrement variable d'un sujet à l'autre) est compris entre 380 nm (limite de l'ultra-violet) et 760 nm (limite de l'infrarouge). L'œil peut détecter deux caractéristiques de la lumière: sa luminance (l'intensité d'une source dans une direction donnée, divisée par l'aire apparente de cette source dans cette même direction, exprimée en candela par mètre carré) et sa couleur (la longueur d'onde, exprimée en nanomètre).

Le système optique de l'œil

Le système optique de l'œil comporte une succession de 4 interfaces de réfraction de la lumière (air/cornée; cornée/humeur aqueuse; humeur aqueuse/cristallin; cristallin/humeur vitrée), un système d'ouverture variable (la pupille), un système d'accommodation (la modification de courbure du cristallin) et un plan de projection des images (la rétine).

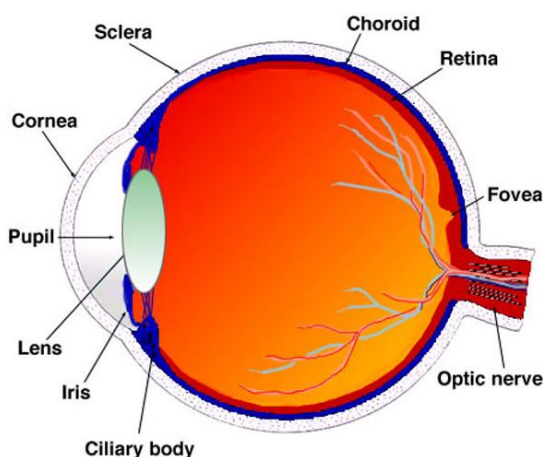


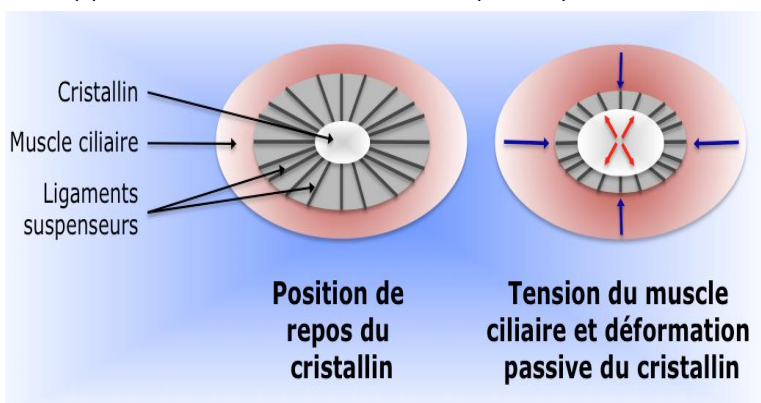
Figure : coupe sagittale de l'oeil et schéma élargi de la rétine

Le système optique de l'œil vise à obtenir une image rétinienne nette. Le point central de focalisation des rayons lumineux sur la rétine est la fovea où la résolution visuelle est maximale (perception maximale des détails de l'image). Plusieurs systèmes interviennent simultanément pour assurer la netteté des images.

1. La focalisation des rayons lumineux sur la rétine est avant tout assurée par une lentille convergente, le **cristallin**, qui est un corps transparent situé derrière l'iris. Le cristallin est suspendu par des ligaments (zonule ciliaire) attachés au corps ciliaire (muscle ciliaire). La contraction ou la relaxation du muscle ciliaire change la forme du cristallin; il s'agit du **processus d'accommodation** qui permet de maintenir une image nette sur la rétine.

L'accommodation est entièrement contrôlée par le système nerveux parasympathique. Le muscle ciliaire est presque entièrement contrôlé par des signaux nerveux transmis par la **troisième paire crânienne**, plus précisément par les fibres issues du noyau oculomoteur accessoire parasympathique (noyau d'Edinger-Vestphal). En condition de repos, les bords du cristallin sont étirés par les ligaments suspenseurs et le cristallin adopte une forme plate. La lentille est ainsi maintenue aplatie grâce à la tension exercée par l'élasticité propre des ligaments radiaires. La stimulation des fibres nerveuses parasympathiques de l'œil contracte le muscle ciliaire situé au point d'attache des ligaments à la choroïde et qui forme un anneau de fibres musculaires lisses autour des terminaisons externes des ligaments radiaires de la lentille. Cette contraction du muscle ciliaire libère la tension des ligaments du cristallin et celui-ci adopte une forme sphérique (plus convexe), sous l'effet de la rétraction élastique de

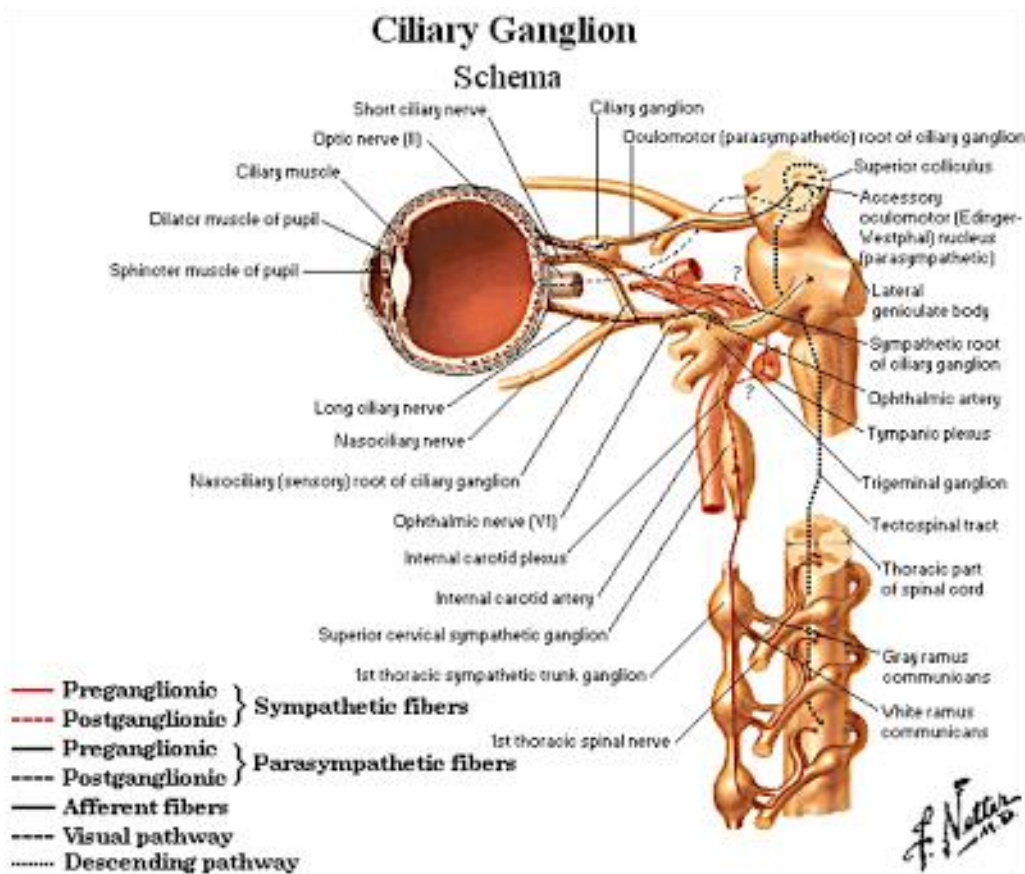
sa capsule. La contraction des fibres circulaires du muscle ciliaire réduit en effet le diamètre d'insertion des ligaments et permet à ceux-ci de moins tirer sur la capsule du cristallin. L'augmentation d'épaisseur du cristallin se traduit par l'augmentation de son pouvoir réfracteur et l'œil fait le point sur des objets plus rapprochés. Lorsqu'un objet s'approche de l'œil, la mise au point permanente du système repose sur l'augmentation des influx parasympathiques transmis au muscle ciliaire. Le défaut d'accommodation lié à l'âge, par perte des propriétés élastiques du cristallin se nomme presbytie. Par ailleurs, l'opacification du cristallin, avec l'âge par exemple, est responsable de la cataracte.



2. Les variations de diamètre de l'iris déterminent la taille de la pupille et la

quantité de lumière qui pénètre dans l'œil afin de s'adapter aux conditions d'exposition lumineuse. La variation de surface de la pupille modifie ainsi la quantité de la lumière qui pénètre dans l'œil dans un rapport de 1 à 30 environ chez l'homme. La stimulation sympathique contracte les fibres de l'iris, provoquant la dilatation pupillaire alors que la stimulation parasympathique contracte le muscle circulaire de l'iris et ferme la pupille.

La stimulation parasympathique, contrôlant le diamètre pupillaire, est un mécanisme réflexe déclenché par une lumière intense pénétrant dans l'œil. Ce réflexe réduit l'ouverture de la pupille et diminue la quantité de lumière atteignant la rétine. La réduction du diamètre pupillaire provoque cependant un accroissement de la profondeur du foyer optique (la position du plan du capteur où l'image est nette). En cas



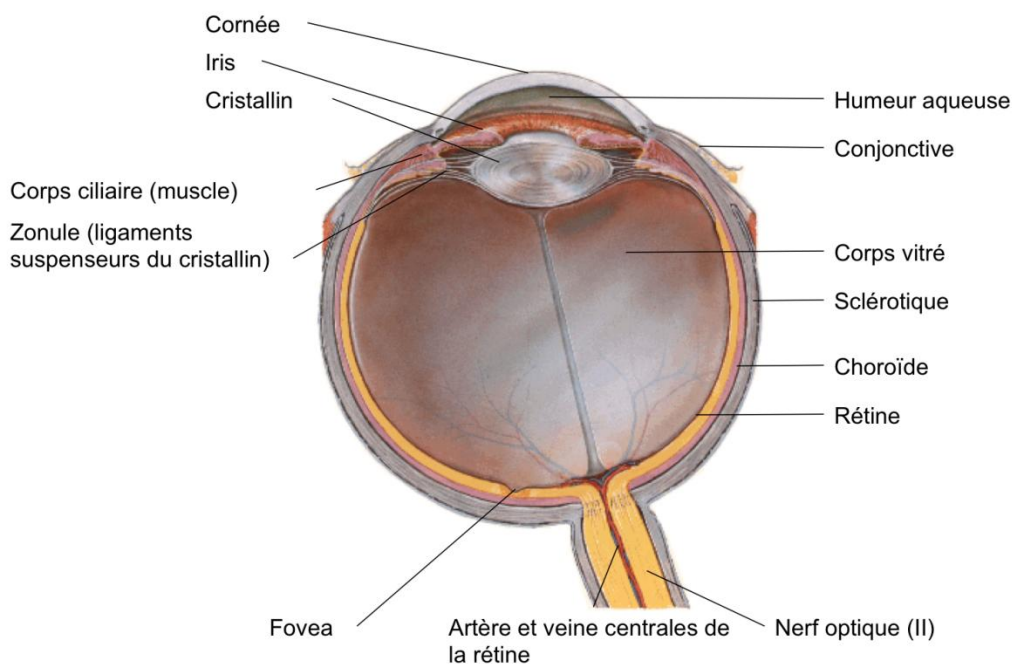
de réduction de la pupille, la profondeur du foyer étant augmentée, le cristallin rapproche le point de convergence des rayons lumineux pour que ce point se retrouve sur la rétine et que celle-ci perçoive une image nette.

Ex. Anisocorie induite (mydriase droite induite par tropicamide en vue de la réalisation d'un fond d'oeil) (source)



3. Enfin, les **muscles extraoculaires** assurent la rotation de l'œil dans l'orbite et participent à la focalisation des images sur la fovea rétinienne.

Structure de l'œil



L'œil contient **trois tuniques**:

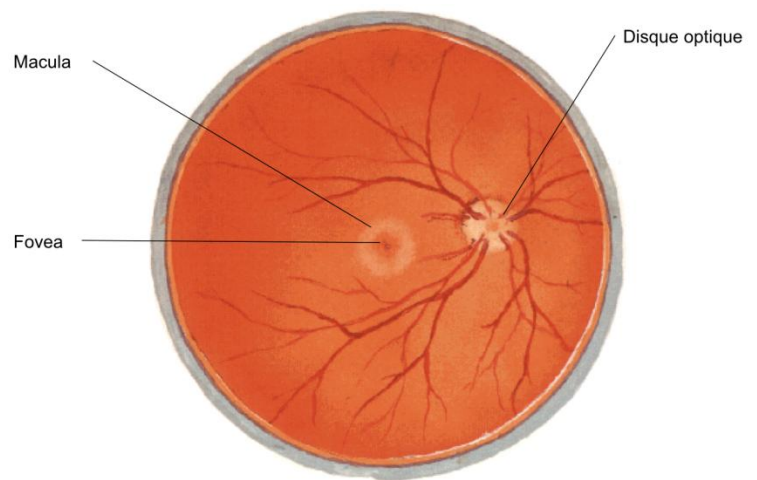
- La tunique la plus externe est la **sclérotique**. La sclérotique est formée d'un tissu conjonctif dense et peu vascularisé qui remplit un rôle de protection de l'œil. La sclérotique est en continuité avec la dure-mère qui recouvre le système nerveux central. Du côté antérieur, la sclérotique est en continuité avec la cornée, transparente, qui permet la pénétration des rayons lumineux dans le globe oculaire. La sclérotique est riche en fibres nerveuses nociceptives: le contact avec un objet induit le clignement de l'œil et la sécrétion lacrymale ("larmes"), protégeant ainsi l'œil des contacts et des attaques bactériennes. NB: la conjonctive bulbaire est une fine couche de cellules qui recouvre toute la sclérotique et qui est en continuité avec la couche interne de la paupière.
- En dessous de cette enveloppe protectrice, se trouve la **tunique intermédiaire**, formée de deux parties: la choroïde en arrière, le corps ciliaire et l'iris en avant.
- La **rétine** représente la tunique la plus interne de l'œil, la partie sensorielle de l'œil, sensible à la lumière.

L'œil contient également **trois chambres** :

- La chambre antérieure entre la cornée et l'iris
- La chambre postérieure entre l'iris, la zonule et le cristallin
- Le corps vitré entre le cristallin et la rétine

Les deux premières chambres sont remplies par l'humeur aqueuse, la troisième est remplie par un fluide plus visqueux, l'humeur vitrée. Un défaut de résorption de l'humeur aqueuse par le canal de Schlemm au niveau de l'angle formée par la cornée et l'iris est responsable de glaucome, une cause de cécité.

Rétine



Aspect macroscopique

Le pôle postérieur du fond d'œil comprend trois éléments fondamentaux : la papille, les vaisseaux rétiniens et la macula.

- Le **disque optique** ou **papille**, encore appelé tâche aveugle correspond à l'émergence du nerf optique et apparaît comme un disque pâle et ovale à limites nettes, mesurant environ 2 x 1.5 mm.
- Depuis le centre du disque optique irradient la majorité des vaisseaux de la rétine. Les couches les plus internes de la rétine (dont la couche ganglionnaire) reçoivent une vascularisation propre par l'intermédiaire de l'**artère centrale de la rétine** ; les couches externes (dont la couche des photorécepteurs) sont vascularisées par l'intermédiaire de la choroïde, tissu présentant une forte concentration de **vaisseaux choroïdiens**.
- La **macula** (macula lutea ou tache jaune) apparaît comme un disque oval, dénué de vaisseaux, d'un diamètre d'environ 2 mm. La macula contient en son centre une petite dépression d'un peu plus de 1mm², la **fovea**, entièrement composée de cônes serrés les uns contre les autres. Le centre de la fovea, la **foveola** (ou fovea centralis, d'un diamètre de 0,3 mm) est la zone d'acuité visuelle maximale, c'est-à-dire celle qui donne la vision la plus précise en éclairage diurne. C'est sur elle que l'on amène l'image du point vers lequel on dirige le regard.

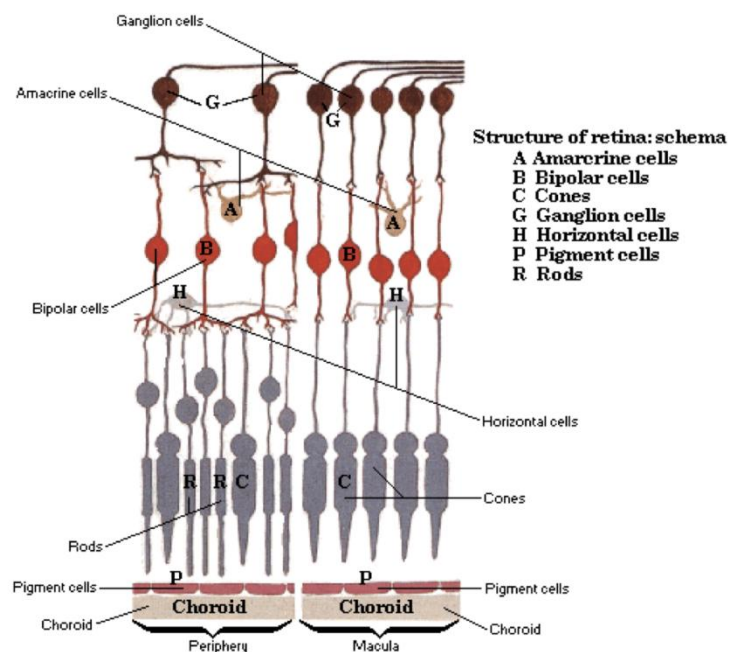
Aspect microscopique

La rétine mesure approximativement 500 micromètres. Elle est composée d'un épithélium sensoriel spécialisé comportant deux feuillets: l'épithélium pigmentaire et la rétine nerveuse. Le "**décollement de rétine**" consiste en un détachement de la rétine nerveuse de l'épithélium pigmentaire.

- **L'épithélium pigmentaire** forme le feuillet postérieur (couche externe) de la rétine. Il provient des cellules épendymaires.
- **La rétine nerveuse** forme le feuillet antérieur (couche interne) de la rétine. Lors du développement embryologique de l'œil, une lame de tissu nerveux issu du tube neural vient constituer la rétine nerveuse. Celle-ci est donc une extension directe du système nerveux central. La rétine nerveuse contient les **photorécepteurs** et les **neurones** traitant puis transmettant l'information visuelle au système nerveux central. Les photorécepteurs (bâtonnets et cônes) ne sont pas d'origine nerveuse mais épithéliale.

La rétine contient au total **10 couches**, de l'extérieur vers l'intérieur :

- la couche pigmentaire
- la couche des photorécepteurs
- la membrane limitante externe
- la couche nucléaire externe
- la couche plexiforme externe
- la couche nucléaire interne
- la couche plexiforme interne
- la couche ganglionnaire
- la couche des fibres du nerf optique
- la membrane limitante interne



La rétine comporte **4 couches cellulaires** (comportant les corps cellulaires des neurones):

- **La couche des photorécepteurs** contient le corps cellulaire des cellules réceptrices (cônes et bâtonnets) excitées par la lumière. Ces cellules se situent à la partie la plus externe de la rétine (contre l'épithélium pigmentaire et la choroïde). La lumière traverse donc toute l'épaisseur de la rétine et ses différentes couches avant d'atteindre la couche des cônes et des bâtonnets. L'absorption des photons par les pigments visuels induit au niveau des photorécepteurs un premier signal biochimique puis un signal électrique qui activera secondairement les neurones successifs de la rétine.
- **La couche ganglionnaire**, la plus interne (située du côté du vitré) contient le corps cellulaire des cellules ganglionnaires dont les axones constituent le nerf optique. Les signaux électriques issus de ces cellules gagnent le cerveau sous la forme de décharges de potentiels d'action.

- **Deux types de cellules sont rencontrées entre ces deux couches:** d'une part des cellules qui assurent la transmission des influx nerveux des photorécepteurs aux cellules ganglionnaires (cellules bipolaires) et des cellules qui répartissent les influx entre cellules ganglionnaires (cellules horizontales et amacrines) et d'autre part des cellules gliales qui jouent un rôle de soutien et de nutrition (cellules de Müller). Le corps cellulaire de ces cellules forme les couches nucléaires interne et externe.

Entre les couches cellulaires se situent des zones de forte concentration de connexions synaptiques appelées **couches plexiformes** (interne et externe). Sur ces couches, les prolongements des cellules horizontales et les cellules amacrines horizontales ou verticales influencent et intègrent les signaux transmis par les cellules bipolaires depuis les photorécepteurs aux cellules ganglionnaires.

L'épithélium pigmentaire

La couche pigmentaire contient une forte concentration de pigment noir, la **mélanine**, qui absorbe la lumière. La mélanine de la choroïde et celle de la couche pigmentaire **empêchent la réflexion** de la lumière à l'intérieur du globe oculaire. Sans ce pigment, les rayons lumineux seraient réfléchis dans toutes les directions à l'intérieur du globe oculaire et empêcheraient l'obtention d'une vision nette. C'est le cas des sujets albinos qui présentent ainsi une baisse de l'acuité visuelle. Le contraste entre les points sombres et les points lumineux est en effet indispensable à l'obtention d'une image nette.

La couche pigmentaire contient également une forte concentration de **vitamine A**, un précurseur important des pigments des photorécepteurs. La vitamine A effectue par ailleurs des mouvements dans les deux sens à travers la membrane des photorécepteurs, incrustée dans la couche pigmentaire.

Les photorécepteurs

Les photorécepteurs (de deux types: cônes et bâtonnets) sont situés dans la couche la plus externe (la plus proche de la choroïde). Ils transmettent les signaux à la couche plexiforme externe où ils font synapse avec les cellules horizontales et bipolaires.

- **Les bâtonnets** ont un seuil de détection de la lumière faible. Ils sont responsables de la vision dans l'obscurité et opèrent de manière optimale en conditions de lumière réduite, en conditions dites de vision scotopique. Ils ne contribuent pas à la vision des couleurs et ne permettent pas l'obtention d'images de haute définition. Ils correspondent à un système de vision phylogénétiquement plus ancien que celui reposant sur les cônes.
- **Les cônes**, à l'inverse, permettent la vision des couleurs et l'obtention d'une image précise mais nécessitent une intensité de lumière suffisante.

Les cellules des couches intermédiaires

- **Les cellules horizontales** établissent des connexions latérales permettant de transmettre des signaux dans le sens horizontal sur la couche plexiforme externe depuis les photorécepteurs jusqu'aux cellules bipolaires. Il s'agit essentiellement de signaux inhibiteurs jouant un rôle dans la limitation de la diffusion du signal excitateur issu des photorécepteurs. Cette inhibition permet de limiter l'excitation autour du point de réception du faisceau lumineux et en conséquence de majorer le contraste des bords de l'image. Certaines synapses des cellules horizontales sont de type synapse électrique.

- **Les cellules bipolaires** transmettent les signaux depuis les photorécepteurs et les cellules horizontales à la couche plexiforme interne où elles font synapse avec les cellules amacrines ou les cellules ganglionnaires. Les cellules bipolaires se différencient les unes des autres par la taille de leur arborisation dendritique, le niveau de profondeur au sein de la rétine où leurs axones établissent leurs synapses avec les cellules ganglionnaires et le type de synapse (excitatrices ou inhibitrices) que leurs dendrites établissent avec les cônes.
- **Les cellules amacrines.** De types très différents et nombreux (plus d'une trentaine), elles peuvent transmettre des signaux dans deux sens, horizontalement ou verticalement. Certaines de ces cellules peuvent être une voie de passage direct pour le signal issu des cellules bipolaires ainsi relayé aux cellules ganglionnaires: elles connectent certaines cellules bipolaires aux cellules ganglionnaires pour les signaux issus des bâtonnets de la rétine périphérique. Elles peuvent également véhiculer les signaux horizontalement sur la couche plexiforme interne entre les cellules bipolaires, les cellules ganglionnaires et les autres cellules amacrines. Il s'agit essentiellement de signaux inhibiteurs qui permettent d'intégrer et de moduler le signal arrivant sur les cellules ganglionnaires. Ces cellules agissent comme des interneurons qui contribuent au déchiffrement initial des signaux visuels avant même que ceux-ci ne quittent la rétine. Certaines répondent au début d'un signal visuel continu mais la réponse s'épuise rapidement; d'autres répondent avec une grande intensité à la fin du signal visuel et là encore la réponse s'épuise rapidement; d'autres répondent à la fois à la disparition et à la disparition du signal lumineux, indiquant le changement de luminosité indépendamment de sa direction; d'autres répondent au mouvement d'une tâche sur la rétine dans une direction précise (cellules dites sensibles à la direction). Ces cellules permettent ainsi de détecter immédiatement un stimulus visuel mobile même de faible taille.

La couche ganglionnaire

Les cellules ganglionnaires sont situées dans la couche la plus interne (située du côté du vitré). Les axones des cellules ganglionnaires constituent le nerf optique et transmettent les signaux de sortie de la rétine par le nerf optique jusqu'au cerveau. Ces axones sont non myélinisés dans leur trajet intrarétinien: la présence de gaines de myéline entourant un nombre aussi important d'axones impliquerait l'opacification de ce faisceau et, partant, une trop forte extension de la tâche aveugle du champ visuel.

Différences fonctionnelles entre la rétine périphérique et la fovea

La fovea située au centre de la rétine et d'une surface d'un peu plus de 1 mm², est la zone de la rétine permettant une vision nette et détaillée. Outre la différence de sensibilité intrinsèque des cônes (plus nombreux en région maculaire) et des bâtonnets (plus nombreux en régions périphériques), l'organisation cellulaire de la rétine est très différente entre la fovea et la périphérie.

- Dans la zone de la fovea, les vaisseaux sanguins et les couches internes de la rétine (couche des cellules ganglionnaires, couche des cellules internes et couches plexiformes) sont repoussées sur le côté pour éviter la baisse de l'acuité visuelle liée à la traversée de ces couches. Au niveau de la fovea, la lumière atteint ainsi plus directement les cônes. A ce niveau, la couche rétinienne est cependant plus épaisse du fait de la haute densité en photorécepteurs et en cellules connectées.

- Le rapport du nombre de bâtonnets sur celui du nombre de cônes diminue au niveau de la fovea et la partie centrale de la fovea. La fovea centralis (ou foveola), d'un diamètre de 0.3 mm, ne contient **plus de bâtonnets**. Elle est composée uniquement de **cônes spéciaux**, plus allongés que les cônes du reste de la rétine, permettant la discrimination des détails de l'image. Il s'agit d'une **région hautement spécialisée** de la rétine différente de la rétine centrale et périphérique. A ce niveau, les cônes sont disposés selon une mosaïque hexagonale permettant d'atteindre une **densité optimale**.
- L'activité électrique des cellules ganglionnaires dépendant des cônes est plus élevée lors de la présentation de contrastes à de hauts niveaux d'intensité lumineuse que lors des modifications de luminance de l'environnement; les cônes permettent ainsi la discrimination des détails et la vision des couleurs et constituent le point de départ du système photopique. La région périphérique de la rétine, spatialement plus étendue, renferme peu de cônes et davantage de bâtonnets. Au contraire des cônes, une cellule ganglionnaire reçoit les informations de plusieurs bâtonnets; ceci implique une moindre capacité de discrimination fine. Par contre, les bâtonnets sont plus adaptés au travail dans de faibles niveaux d'intensité lumineuse et en particulier à la détection des variations de luminance. Ils constituent le point de départ de système scotopique.
- Au niveau de la fovea, il existe également une **différence de convergence des signaux** émanant des photorécepteurs: le nombre de cônes convergeant sur les cellules de second ordre diminue vers la fovea et devient bien inférieur au nombre de bâtonnets convergeant sur ces mêmes neurones en périphérie. Il y a au niveau de la fovea centrale quasiment autant de cellules ganglionnaires que de cônes alors que la convergence moyenne est de 60 bâtonnets sur une même cellule ganglionnaire et cette convergence atteint 200 en périphérie (10). Dans le cas des bâtonnets, la forte convergence permet d'augmenter la sensibilité à la lumière car les signaux s'additionnent les uns aux autres pour stimuler les cellules ganglionnaires périphériques. Dans le cas des cônes, c'est la résolution spatiale et la sensibilité au contraste qui se trouve privilégiée.

Les cônes de la fovea présente ainsi des propriétés intrinsèques adaptées à la vision des formes et des couleurs, spécificité qui se voit renforcée par le type de connexions qu'adoptent les photorécepteurs avec les cellules ganglionnaires afin de renforcer la sensibilité aux contrastes. La rétine périphérique comporte quant à elle des cellules intrinsèquement plus sensibles à la lumière dont le type de connexions avec les cellules ganglionnaires, très convergent, permet de renforcer la sensibilité, même en condition de faible éclaircissement.

Photochimie de la vision

Les principaux segments fonctionnels des photorécepteurs sont le segment externe, le segment interne, le noyau et le corps synaptique.

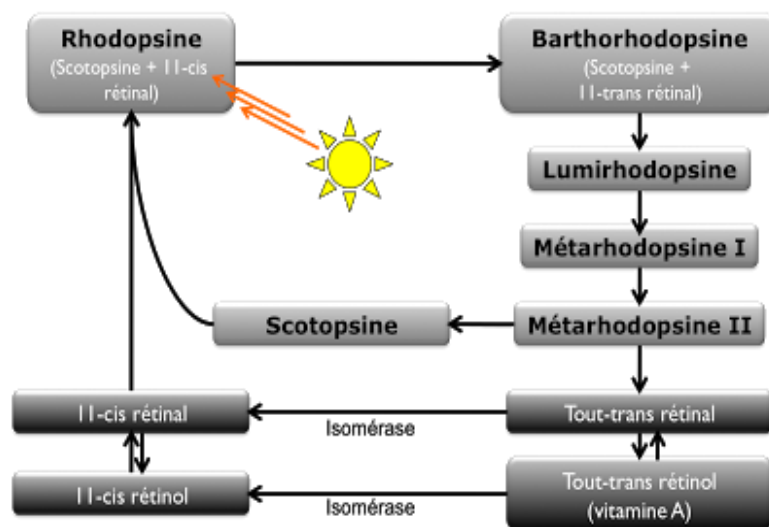
- Le **segment externe** s'enfonce dans la couche pigmentaire et comporte environ 1000 disques formés par des replis de la membrane cellulaire. Le segment externe est le site de la photosensibilité photochimique à la lumière. Le segment externe des bâtonnets contient de la **rhodopsine**; celui des cônes un des trois pigments photochimiques appelés les **pigments de couleur** (ou pigments des cônes).

- Le **segment interne** contient les organites cellulaires habituels avec une forte concentration de **mitochondries**. Celles-ci fournissent en effet une grande partie de l'énergie nécessaire au fonctionnement des photorécepteurs.
- Le **corps cellulaire** contient le noyau cellulaire.
- Le **corps synaptique** est la partie de la cellule qui établit la liaison avec les cellules horizontales et bipolaires.

Les pigments des photorécepteurs (**rhodopsine** dans les bâtonnets et **photopsine** dans les cônes) sont des **molécules transmembranaires** qui s'incorporent aux membranes des disques du segment externe des photorécepteurs. Les pigments photosensibles représentent 40% de la masse totale du segment externe des photorécepteurs.

Les pigments des photorécepteurs sont des **substances chimiques** qui se **décomposent** lors de l'exposition à la lumière et qui vont dès lors stimuler les fibres nerveuses efférentes. Quel que soit le type de photorécepteur, le pigment des photorécepteurs (rhodopsine dans les bâtonnets et photopsine dans les cônes) est constitué d'une **partie protéinique**, une protéine de la famille des opsines, variable selon les cellules et d'un **composant pigmentaire**, le **rétinal** (de la famille des chromophores), dérivé de la vitamine A, sensible à la lumière. La partie protéinique est la **scotopsine** dans les bâtonnets et un des **iodopsines S, M et L** selon le type de cône, correspondant au maximum d'absorption de la longueur d'onde de la lumière: Short (bleue), Middle (verte), Long (rouge) wavelength.

Photochimie des bâtonnets



Lorsque l'énergie lumineuse est absorbée par la rhodopsine des bâtonnets, celle-ci se **décompose** en quelques milliardièmes de secondes en un **composé instable** et une **cascade de réactions chimiques** va donner naissance, en quelques secondes, à deux composés totalement dissociés. Une des formes intermédiaires de la dégradation de la rhodopsine, la **métarhodopsine II** constitue la **forme active** de la rhodopsine. La métarhodopsine II est à l'origine du potentiel récepteur.

L'activation des électrons par l'énergie des photons induit en effet, quasi instantanément, la modification tridimensionnelle du composant pigmentaire de la rhodopsine (le pigment caroténoïde rétinol) ne permettant plus sa liaison avec le composant protéinique de la rhodopsine (la scotopsine).

La **régénération de la rhodopsine** nécessite l'énergie mitochondriale et l'intervention d'une enzyme isomérase qui convertit le tout-trans rétinol en 11-cis rétinol. La protéine résultant de la combinaison de la scotopsine et du 11-cis rétinol, est la rhodopsine. Celle-ci restera stable jusqu'à une nouvelle stimulation lumineuse.

Il existe une **seconde voie** qui permet la conversion du tout-trans rétinol en 11-cis rétinol, par le biais de sa conversion préalable en tout-trans rétinol (la **vitamine A**) puis de la conversion de ce dernier en 11-cis rétinol. La vitamine A se trouve dans le cytoplasme des bâtonnets et dans la couche pigmentée de la rétine et reste disponible pour former du 11-cis rétinol si nécessaire. Cette conversion rétinol / vitamine A est très importante pour l'adaptation de la rétine, à long terme, aux différentes intensités de lumière. La mobilisation de la vitamine A permet de fournir du rétinol en quantité suffisante lors de l'exposition prolongée à la lumière. La carence sévère en vitamine A est responsable de cécité nocturne.

Adaptation à la lumière et à l'obscurité

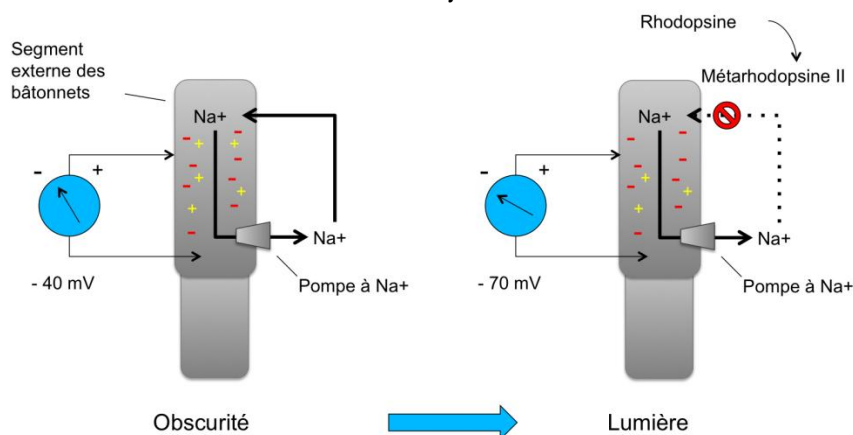
En cas d'exposition prolongée à une lumière intense, la quantité de substances chimiques photosensibles dans les photorécepteurs diminue et la sensibilité de l'œil à la lumière diminue, c'est l'**adaptation à la lumière**.

Lorsque le sujet reste de manière prolongée dans l'obscurité, le rétinol et les opsines se recombinent pour former les pigments sensibles à la lumière. Le facteur limitant de ces recombinaisons est déterminé par la quantité d'opsines disponibles pouvant se combiner au rétinol. C'est l'**adaptation à l'obscurité**.

A ces phénomènes chimiques s'ajoutent les modifications du **diamètre de la pupille** et les **phénomènes d'adaptation nerveuse** au sein de la chaîne de neurones depuis la rétine au cerveau lui-même. La quantité de lumière qui peut pénétrer dans l'œil varie ainsi d'un rapport de 1 à 30 suite aux modifications de surface de la pupille. Ces deux derniers mécanismes sont nettement moins importants quantitativement que les modifications chimiques concernant les photorécepteurs mais beaucoup plus rapides, de l'ordre d'une fraction de seconde contre plusieurs minutes pour les réactions chimiques.

Les phénomènes d'adaptation à la lumière et à l'obscurité sont des phénomènes automatiques indispensables au maintien d'une vision de bonne qualité. Celle-ci nécessite en effet le maintien d'un contraste suffisant entre les points lumineux et les points sombres de l'image. La perception du contraste n'est possible que si la sensibilité de l'œil à la lumière est adaptée.

Genèse de l'activité électrique dans les bâtonnets



Le potentiel de récepteur des bâtonnets est hyperpolarisant, non dépolarisant, comme c'est le cas pour la grande majorité des récepteurs sensoriels. La stimulation des bâtonnets provoque en effet une augmentation de la négativité du potentiel de membrane intra bâtonnet (et non une diminution de sa négativité i.e. une dépolarisation). Ceci s'explique par le fait que la métarhodopsine II, la forme active

résultant de la dégradation de la rhodopsine, diminue progressivement la perméabilité membranaire aux ions sodium au niveau du segment externe des bâtonnets. Alors que le sodium continue à sortir activement de la cellule sous l'effet de pompes ioniques au niveau du segment interne, la **diminution du flux entrant de sodium** ne compense plus sa sortie et entraîne une augmentation de la négativité intracellulaire.

Photochimie des cônes

La photochimie des cônes est superposable à celle des bâtonnets : les pigments de couleur des cônes fonctionnent de manière similaire à la rhodopsine mais différent par leur spectre de sensibilité à la lumière. Les bâtonnets (qui contiennent la rhodopsine) sont sensibles à la lumière bleu-verte avec un pic de sensibilité autour de 500 nm de longueur d'onde de la lumière. Les bâtonnets sont des photorécepteurs hautement sensibles utilisés en conditions de faible éclairage (nuit). Selon la nature du pigment visuel des cônes (photopsine), ceux-ci sont davantage sensibles à certaines longueurs d'onde, longues (lumière rouge), moyennes (lumière verte) ou courtes (lumière bleue).

La différence majeure entre les deux types de photorécepteurs tient à la différence de composition du pigment des photorécepteurs: c'est la composante protéinique qui diffère entre bâtonnets et cônes.

- Dans les bâtonnets, le pigment, la rhodopsine est formée par l'association de **rétinal** et de **scotopsine**.
- Dans les cônes, le pigment est formé par l'association du même **rétinal** et de **iodopsine**.

Conséquences de cette différence:

- L'**hyperpolarisation du photorécepteur se fait 4 fois plus vite dans les cônes que les bâtonnets**. En revanche, dans les bâtonnets elle dure plus longtemps que l'impulsion lumineuse qui l'a fait naître, produisant une sensation visuelle prolongée.
- L'**adaptation à l'obscurité ou à la lumière est également 4 fois plus rapide dans les cônes que les bâtonnets**.
- **Les bâtonnets sont extrêmement sensibles aux photons lumineux** du fait de l'existence d'une cascade de réactions chimiques qui **amplifie l'effet de la stimulation lumineuse** d'un facteur de 1 million: un seul photon va avoir comme conséquence la fermeture de plusieurs centaines de canaux sodiques et l'arrêt du flux entrant de millions d'ions sodium. En revanche, les cônes sont environ 30 à 300 fois moins sensibles à la lumière que les bâtonnets. Ce phénomène est accentué par la convergence des signaux issus de plus de 100 bâtonnets sur une seule cellule ganglionnaire de la rétine. Ces mécanismes confèrent aux bâtonnets une importante sensibilité à une faible exposition lumineuse.
- **Les cônes permettent la vision des couleurs** sous une lumière suffisante (vision diurne). C'est le type de photopsine des cônes qui leur confère une sensibilité sélective aux différentes couleurs (bleu, vert et rouge). Les trois types de pigment, pigment sensible au bleu, pigment sensible au vert, pigment sensible au rouge possèdent en effet des pics d'absorption de la lumière à des longueurs d'onde différentes. Les cônes contenant le pigment rouge sont préférentiellement activés par des longueurs d'onde dont le pic est à 564 nm, ceux contenant le pigment vert à 533 nm et ceux contenant le pigment bleu à 437 nm.
- C'est le **rapport d'excitation des différents types de photorécepteurs des cônes** qui sert de base à l'interprétation du **spectre des couleurs** par le système nerveux. Par exemple, une lumière

orange de longueur d'onde 580 nm stimulera les pigments rouges à 99% (99% de la stimulation maximale à la longueur d'onde optimale), à 42% les pigments verts et 0% les pigments bleus. Le rapport de stimulation des trois pigments, ici, de 99:42:0 est interprété comme la sensation d'orange par le système nerveux. De même, le rapport de 31:67:36 correspondant à l'excitation des pigments rouges, verts et bleus respectivement est interprété comme une lumière verte. La stimulation quasi égale des cônes rouges, verts et bleus donne la sensation de voir du blanc.

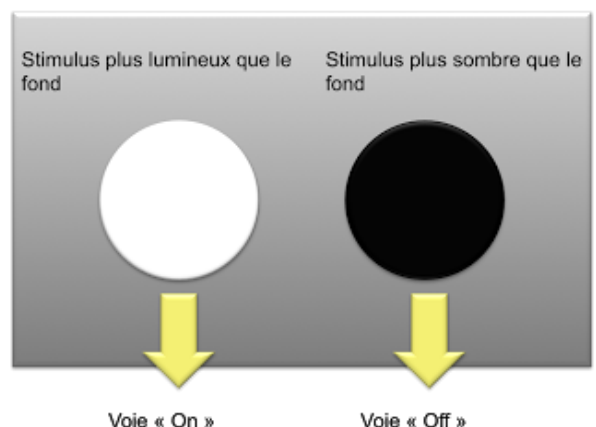
- Ces mécanismes sont à la base de la **vision trichromatique**. L'absence d'un type de pigments des cônes entraîne l'absence de distinction possible de certaines couleurs par rapport aux autres. Une cécité au vert et au rouge s'appelle le **daltonisme**.

Organisation des connexions entre cônes et cellules ganglionnaires

1. Les photorécepteurs sont dépolarisés dans l'obscurité et hyperpolarisés lors de l'exposition à la lumière. Le neurotransmetteur glutamate est en effet relargué en continu dans l'obscurité et ce relargage est interrompu en cas d'exposition lumineuse. Les cellules bipolaires reliées aux cônes peuvent quant à elles être dépolarisées ou hyperpolarisées en condition lumineuse selon le type de synapses qu'elles établissent avec les cônes. On parle ici de cellule bipolaire dépolarisante et de cellule bipolaire hyperpolarisante. Cette différence tient à la différence des récepteurs post-synaptiques au glutamate situés sur les cellules bipolaires. On décrit ainsi classiquement **deux voies fonctionnelles "On" et "Off" au sein de la rétine**. La voie "On" correspond aux cellules bipolaires dépolarisées (activées) par la lumière et la voie "Off" aux cellules hyperpolarisées par la lumière. Les axones des cellules bipolaires de type "On" établissent leurs synapses avec les cellules ganglionnaires dans une sous-couche plus interne (plus proche du vitré) de la couche plexiforme interne que les cellules bipolaires de type "Off".

Cette organisation permet de fournir un signal selon le niveau de luminosité d'un stimulus par rapport à l'ambiance lumineuse (le fond) dans lequel il se trouve : stimulus plus lumineux que le fond (signal via la voie "On"); signal plus sombre que le fond (signal via la voie "Off").

Figure. Activation préférentielle des voies "On" et "Off" selon le niveau de luminosité du stimulus vis-à-vis du fond



Les cônes de la fovea présentent de plus deux types de connexions avec les cellules ganglionnaires: soit le cône est connecté avec un seul neurone bipolaire soit le cône est connecté avec deux neurones bipolaires. Les deux types de connexions visent dans un cas comme dans l'autre à renforcer le contraste dans le message qui est envoyé au cerveau en conditions de vision diurne (sous un éclairage suffisant). Dans le cas d'une connexion à deux neurones bipolaires, l'un transmet en effet un signal activateur alors que l'autre transmet un signal inhibiteur. Cette organisation permet aux cellules ganglionnaires d'être particulièrement sensibles aux changements de l'intensité lumineuse grâce à des

phénomènes d'ouverture-fermeture et de fermeture-ouverture liés aux variations en sens opposé des potentiels de membrane de certaines cellules bipolaires (dépotarisation versus hyperpotarisation).

2. La majoration du contraste est cependant indispensable à l'acuité dans la vision des formes et des couleurs. L'utilisation simultanée du contraste entre les zones de luminosité et d'obscurité d'une image sous forme de contraste de l'un vis-à-vis de l'autre améliore davantage la résolution de l'image. Des processus similaires existent pour la vision des couleurs avec inhibition d'un signal correspondant à une couleur sur une autre couleur afin de majorer les contrastes entre les couleurs. Le contraste simultané (lumineux sur sombre et vice-versa) est réalisé par l'inhibition latérale des bords vis-à-vis du centre du stimulus: un bord sombre inhibe une aire lumineuse et vice-versa. Cette inhibition latérale est assurée par les cellules horizontales de la rétine. Il s'agit d'un second processus venant compléter le dispositif constitué par les cellules bipolaires "On" et "Off". Ce dernier agit en effet sur une très faible surface (entre deux photorécepteurs adjacents) et constitue un mécanisme extrêmement fin alors que l'inhibition latérale assurée par les cellules horizontales agit sur une plus grande distance.

Figure. Principes de l'utilisation simultanée des contrastes avec inhibition (activation) centrale et activation (inhibition) latérale renforçant les contrastes du bord du stimulus par inhibition latérale sous l'action des cellules horizontales

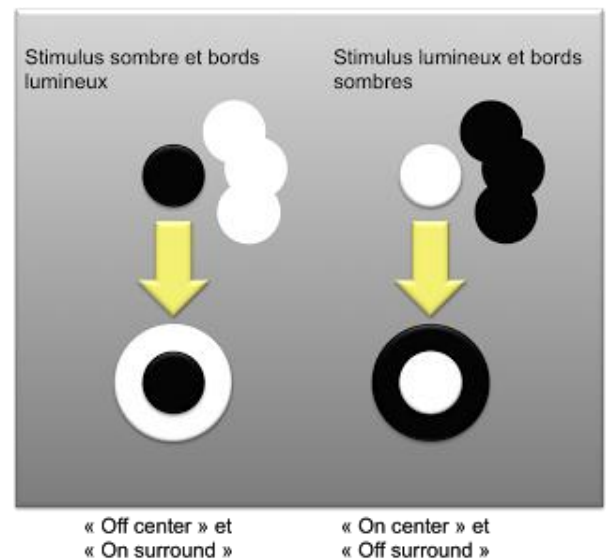
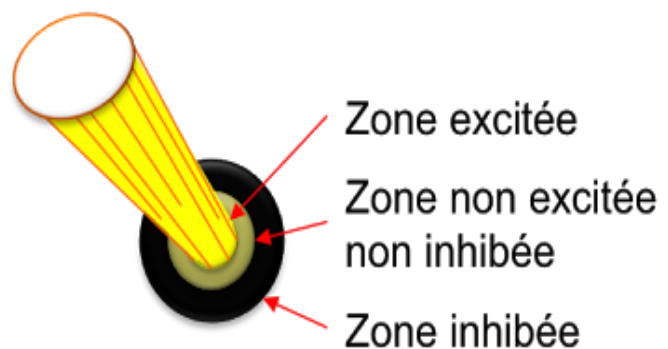
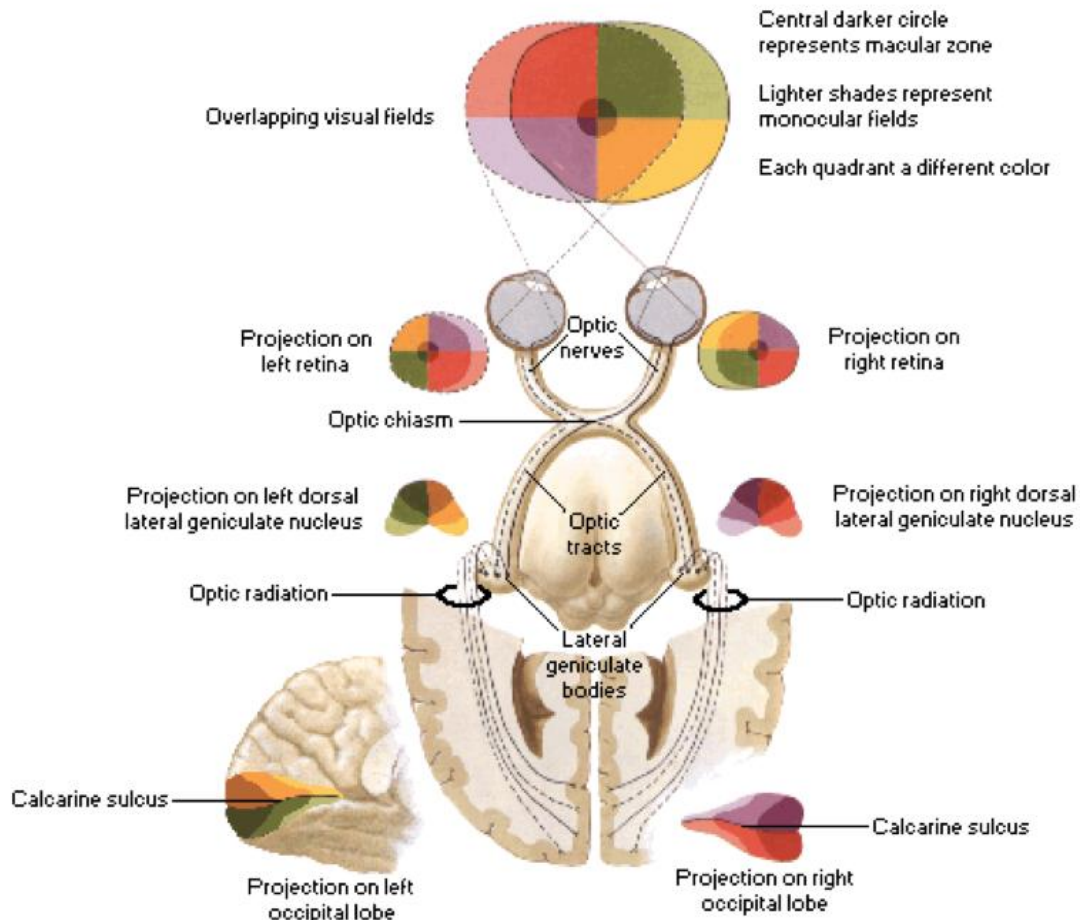


Figure. Excitation et inhibition d'une zone de la rétine par un petit faisceau lumineux illustrant le principe d'inhibition latérale. La voie visuelle issue de la zone centrale, où la lumière frappe, est excitée, tandis que la zone latérale est inhibée. Les cellules horizontales provoquent une inhibition qui empêche le signal excitateur de se disséminer sur une large zone de la rétine et majore les "effets de bord" en renforçant les contrastes.



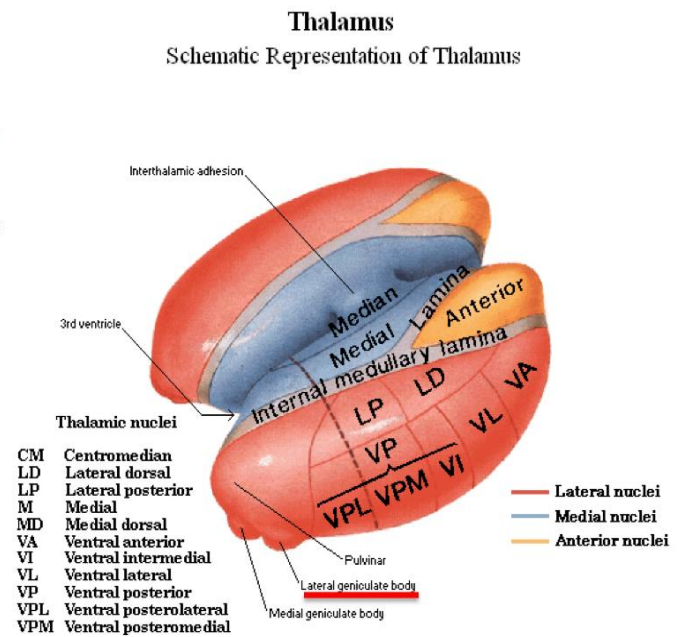
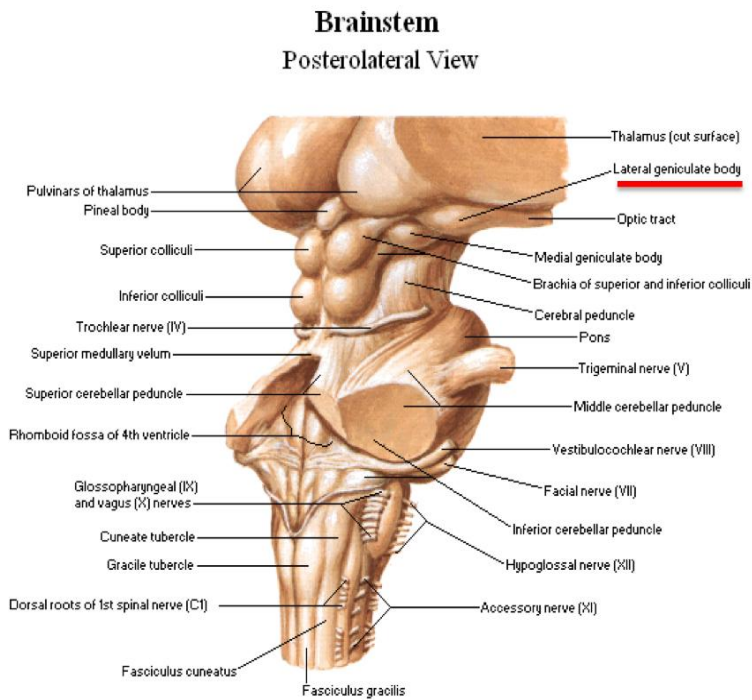


Les signaux visuels quittent la rétine par les **nerfs optiques**. Au niveau du **chiasma**, les fibres nerveuses optiques issues de la moitié nasale de chaque rétine croisent et rejoignent les fibres issues de la moitié temporale de l'autre rétine pour former les **bandelettes optiques**. Les fibres de chaque bandelette optique font ensuite synapse dans le **noyau géniculé latéral** (corps genouillé externe) localisé dans l'extrémité postérieure du thalamus. Du corps géniculé latéral naissent les fibres géniculo-calcarines qui se dirigent à travers les **radiations optiques** vers le cortex visuel primaire dans la **région calcarine du lobe occipital**. Le cortex visuel se divise en cortex visuel primaire et secondaire. Les signaux provenant de chacun des yeux restent séparés dans le corps géniculé latéral et le restent jusqu'au cortex. De même, la cartographie rétinienne est préservée tout le long des voies visuelles, depuis la rétine jusqu'au cortex.

Par ailleurs, les stimuli visuels sont transmis à d'autres structures pour des fonctions spécifiques:

- les **noyaux suprachiasmatiques de l'hypothalamus**: contrôle des rythmes circadiens qui synchronisent différentes variations physiologiques de l'organisme liées à l'alternance jour/nuit
- les **noyaux prétectaux**: mouvements réflexes d'orientation des yeux dirigés sur des objets d'intérêt et activation du réflexe photomoteur
- le **tubercule quadrijumeau antérieur**: contrôle des mouvements directionnels rapides des yeux
- le **corps géniculé médian du thalamus** (corps genouillé interne): contrôle de processus de nature comportementale

Corps genouillé latéral



Le corps géniculé latéral a deux fonctions principales:

- **relais des informations visuelles** venant de la rétine vers le cortex visuel. Ces informations concernent la précision de la vision. Cette voie réalise une transmission exacte point par point avec le plus haut degré de fidélité spatiale depuis la rétine jusqu'au cortex visuel.
- **filtrage des signaux** transmis depuis la rétine au cortex visuel. Le contrôle des informations visuelles autorisées à passer au cortex est réalisé au moyen de signaux inhibiteurs transmis d'une part par les fibres corticofuges du cortex primaire jusqu'au noyau géniculé latéral et d'autre part par les projections des aires réticulées du mésencéphale. Les signaux issus de ces deux sources sont inhibiteurs.

Le corps géniculé comporte par ailleurs 6 couches nucléaires :

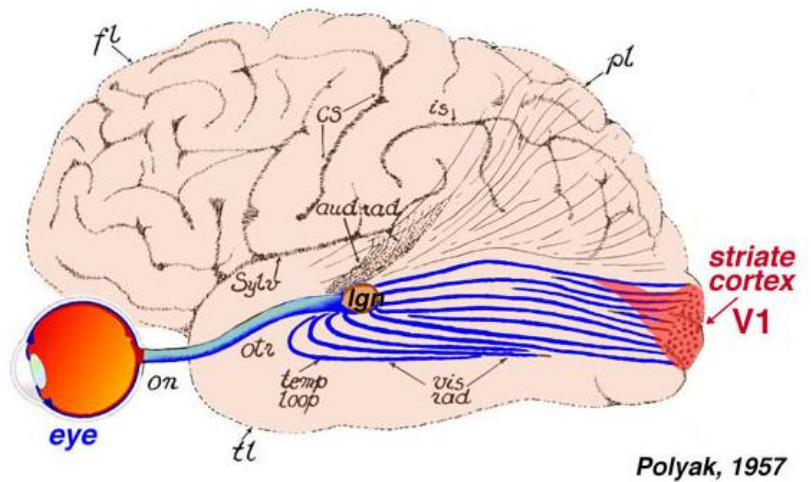
- Les couches I et II sont appelées **couches magnocellulaires** car elles contiennent des neurones de grande taille. Ce système constitue la **voie magnocellulaire**. Il s'agit d'une voie de conduction rapide jusqu'au cortex mais imprécise, insuffisante pour une transmission point par point et ne comportant pas d'information de couleur (uniquement du noir et blanc).
- Les couches III à VI sont appelées **couches parvocellulaires** car elles contiennent des neurones de petite taille. Ce système constitue la **voie parvocellulaire**. Cette voie transmet les informations de couleur et assure une résolution spatiale précise point par point mais plus lentement que la voie magnocellulaire.

Cortex visuel

Cortex visuel primaire

Encore appelé **cortex strié** (du fait de son aspect strié), le **cortex visuel primaire (V1)** est situé dans l'aire de la scissure calcarine du lobe occipital. Il s'étend vers l'avant à partir du pôle occipital sur la zone médiane de chaque cortex et correspond à l'aire 17 de Brodmann, Le cortex visuel primaire).

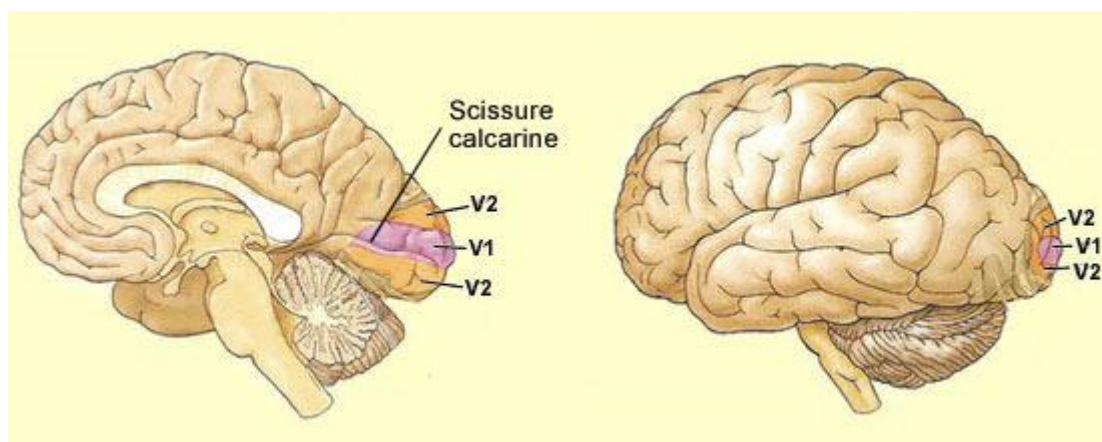
Cette aire est le point d'arrivée de la plupart des signaux visuels directs provenant des yeux. Les signaux provenant de la région maculaire de la rétine se terminent près du pôle occipital et ceux provenant des régions rétinienne plus périphériques atteignent des régions circulaires concentriques situées en avant du pôle occipital et tout le long de la scissure calcarine. La partie supérieure de la rétine est représentée sur la région supérieure du cortex visuel et la partie inférieure sur la région inférieure. La représentation de la macula est particulièrement étendue et la représentation de la fovea, responsable du plus haut degré d'acuité visuelle, est plusieurs centaines de fois plus grande que les régions périphériques de la rétine.



Au niveau de V1, les signaux visuels conservent ainsi l'organisation spatiale qu'ils avaient au niveau de la rétine et du noyau géniculé latéral; on parle de carte rétinotopique des signaux visuels.

Cortex visuel secondaire

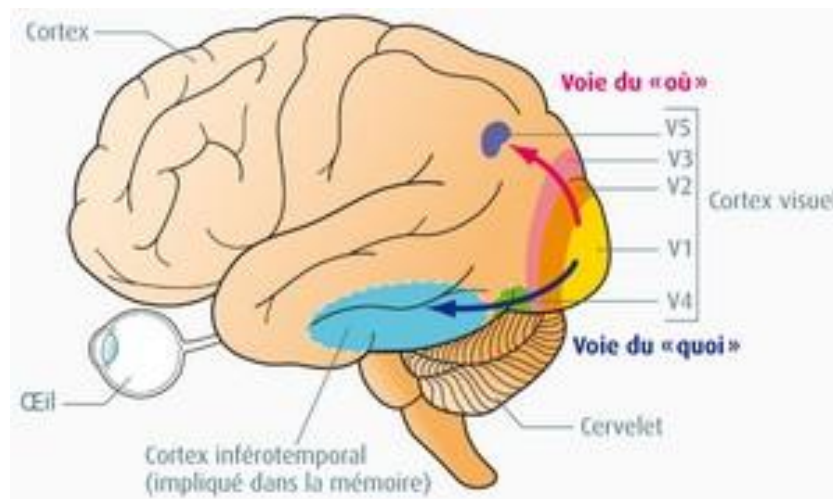
Les aires visuelles associatives se trouvent sur les côtés, devant, au-dessous et au-dessus du cortex visuel primaire. Elles s'étendent sur les faces latérales du cortex occipital et vers l'avant, sur les cortex pariétal et temporal. Les signaux issus du cortex visuel primaire sont transmis à ces aires pour l'analyse de la signification visuelle. L'aire 18 de Brodmann qui entoure le cortex visuel primaire reçoit pratiquement tous les signaux provenant de ce dernier. On la nomme pour cette raison aire visuelle II (V2). La douzaine d'aires visuelles secondaires, plus lointaines, sont dénommées V3, V4... . Les signaux représentant la forme, la position tridimensionnelle et le mouvement sont principalement transmis aux zones supérieures du lobe occipital et à la partie postérieure du lobe pariétal. Les signaux représentant le détail visuel et les couleurs sont principalement transmis sur la portion antéro-ventrale du lobe occipital et la portion ventrale postérieure du lobe temporal.



Les voies corticales ventrales et dorsales

L'analyse des stimuli visuels amorcée dans V1 et V2 se poursuit ensuite à travers deux grands systèmes corticaux de traitement de l'information visuelle. La première est une voie ventrale qui

s'étend vers le lobe temporal et serait impliquée dans la reconnaissance des objets. La seconde est une voie dorsale qui se projette vers le lobe pariétal et serait essentielle à la localisation de l'objet



Les scènes visuelles que nous percevons possèdent des propriétés particulières des images telles que la couleur, le contraste par rapport à l'environnement, le contour, l'orientation des objets et leur mouvement. Les neurones du cortex visuel sont ainsi programmés depuis la naissance à répondre à un certain nombre de ces propriétés. Ils déchargent de façon maximale – lorsqu'on présente, au sein de leur champ récepteur, le paramètre de l'image auquel ils sont sélectifs. Chacune des aires visuelles a une fonction spécifique. Par exemple, l'aire V1 (ou cortex visuel primaire) se caractérise par la sélectivité des neurones aux différentes orientations. Les neurones de l'aire V4 répondent plus à la couleur des images. Il existe également une zone appelée MT ou aire V5 dont les neurones sont sensibles aux mouvements des objets.

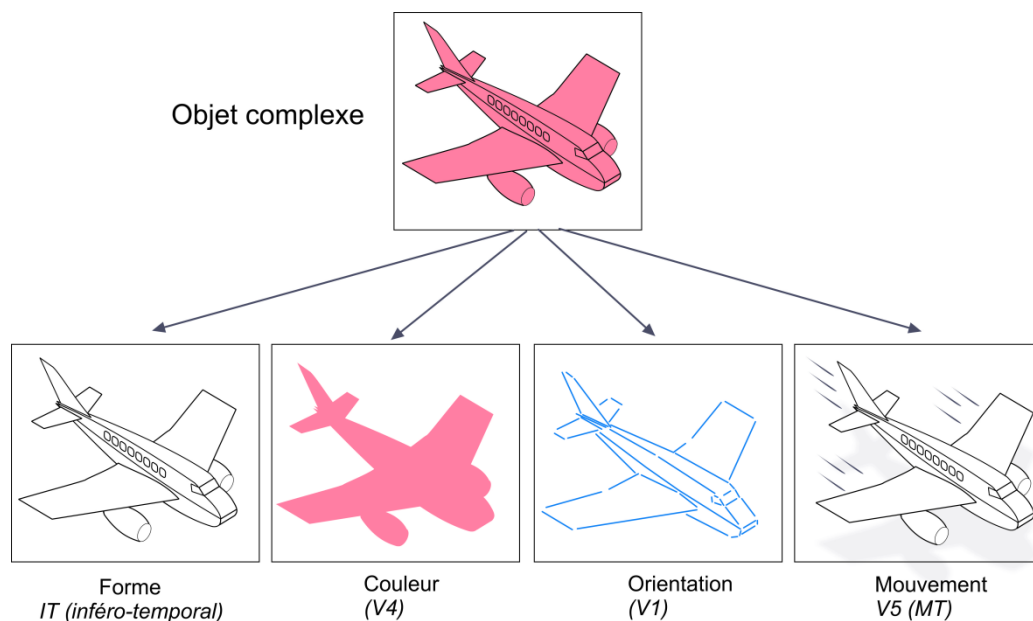
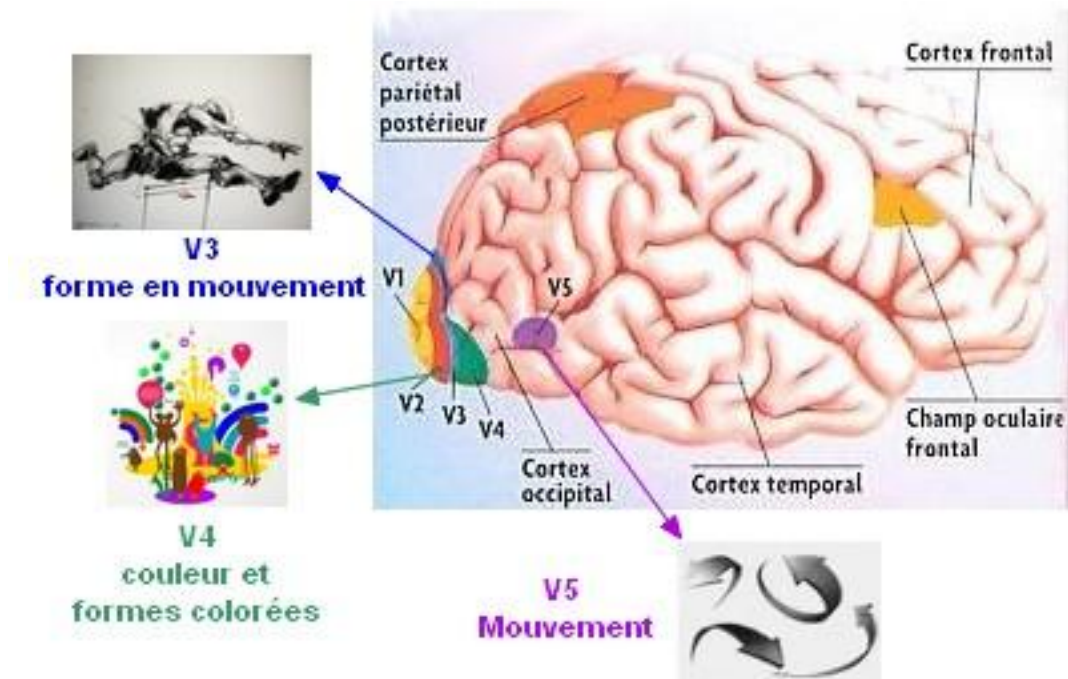


FIGURE : Exemple d'une image complexe et des différents niveaux de traitement des aires visuelles

La figure montrant un objet complexe (ici un avion) illustre la combinaison des réponses neuronales de chaque aire, de manière à aboutir à une perception exacte de l'objet avec les caractéristiques qui le composent. La forme générale de l'objet est traitée par l'aire temporelle, sa couleur est traitée par une aire appelée V4, les différents angles sont perçus par l'aire V1 et si l'objet est en mouvement, c'est

l'aire V5 ou MT qui est impliquée. Le processus de traitement combiné de l'ensemble de ces régions visuelles permet une identification complète d'une image perçue.

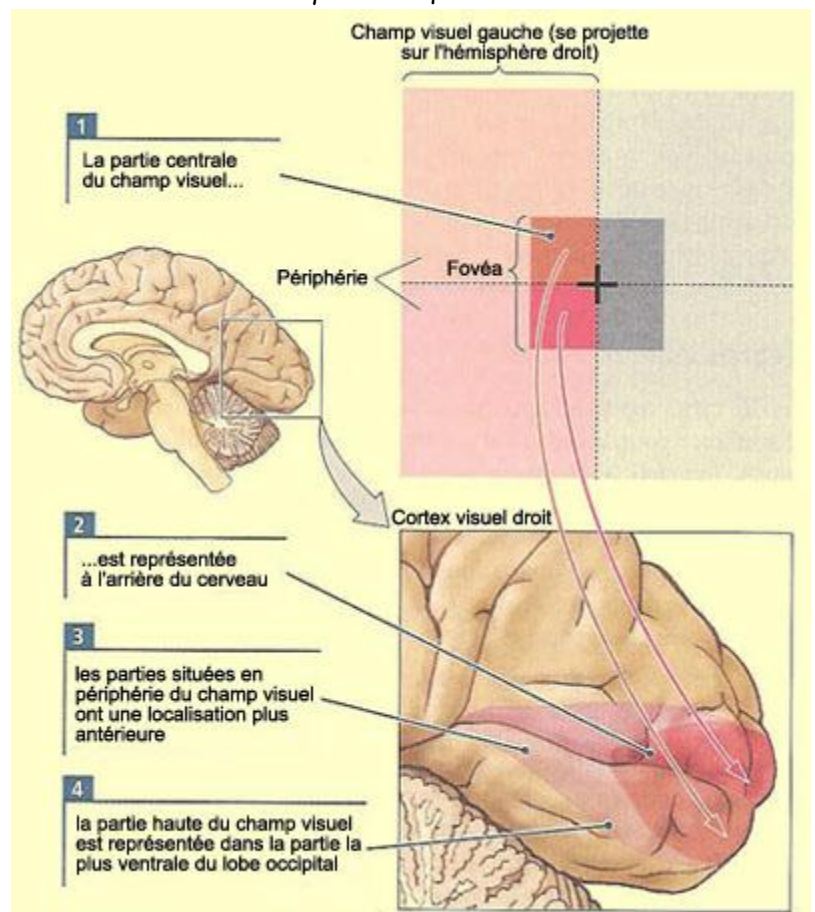


Notion de rétinotopie

Comme pour d'autres systèmes sensoriels ou même pour le système moteur, il existe dans le cortex visuel une correspondance entre la disposition des éléments du champ visuel qui tombent sur la rétine et leur disposition à la surface du cortex.

Pour le système visuel, on parle de **rétinotopie** puisque c'est la rétine qui sert de référence aux cartes corticales des différentes aires visuelles.

Dans ces cartes rétinotopiques, les points de plus grande discrimination sensorielle, en l'occurrence ici la fovéa, ont une représentation disproportionnée par rapport au reste de la rétine. Dans le cortex visuel primaire par exemple, la petite partie centrale de la rétine occupe toute la partie postérieure de V1, alors que toute la région périphérique du champ visuel est analysée dans la région antérieure restante.



<http://lewebpedagogique.com/brefjailuleblogduprofdesvt/page/74/>

<https://www.ficsum.com/dire-archives/volume-23-numero-1-hiver-2014/sciences-lantidepresseur-prozac-facilite-la-plasticite-du-cortex-visuel/>

http://lecerveau.mcgill.ca/flash/d/d_02/d_02_cr/d_02_cr_vis/d_02_cr_vis.html#2

<http://webvision.med.utah.edu/book/part-ix-psychophysics-of-vision/the-primary-visual-cortex/>

http://www.em-consulte.com/em/SFO/2013/html/file_100037.html