

## NEUROPHYSIOLOGIE de la VISION

La perception visuelle débute dans la rétine et s'accomplit en deux étapes. La lumière qui traverse la cornée atteint le fond de l'œil où elle est convertie en signal électrique par un organe sensoriel spécialisé, **la rétine**. Les signaux sont ensuite envoyés via le **nerf optique** vers les centres supérieurs pour y subir les traitements nécessaires à la perception.

La rétine n'est pas un organe périphérique, mais fait partie du système nerveux central et son organisation synaptique est semblable à celle des autres structures nerveuses centrales.

### **La rétine renferme la couche des photorécepteurs**

L'œil est conçu de manière à focaliser l'image visuelle sur la rétine avec un minimum de déformation optique. La lumière est focalisée par la cornée et le cristallin, traverse l'humeur vitrée qui remplit la cavité de l'œil, avant d'atteindre les photorécepteurs dans la rétine [figure 1].

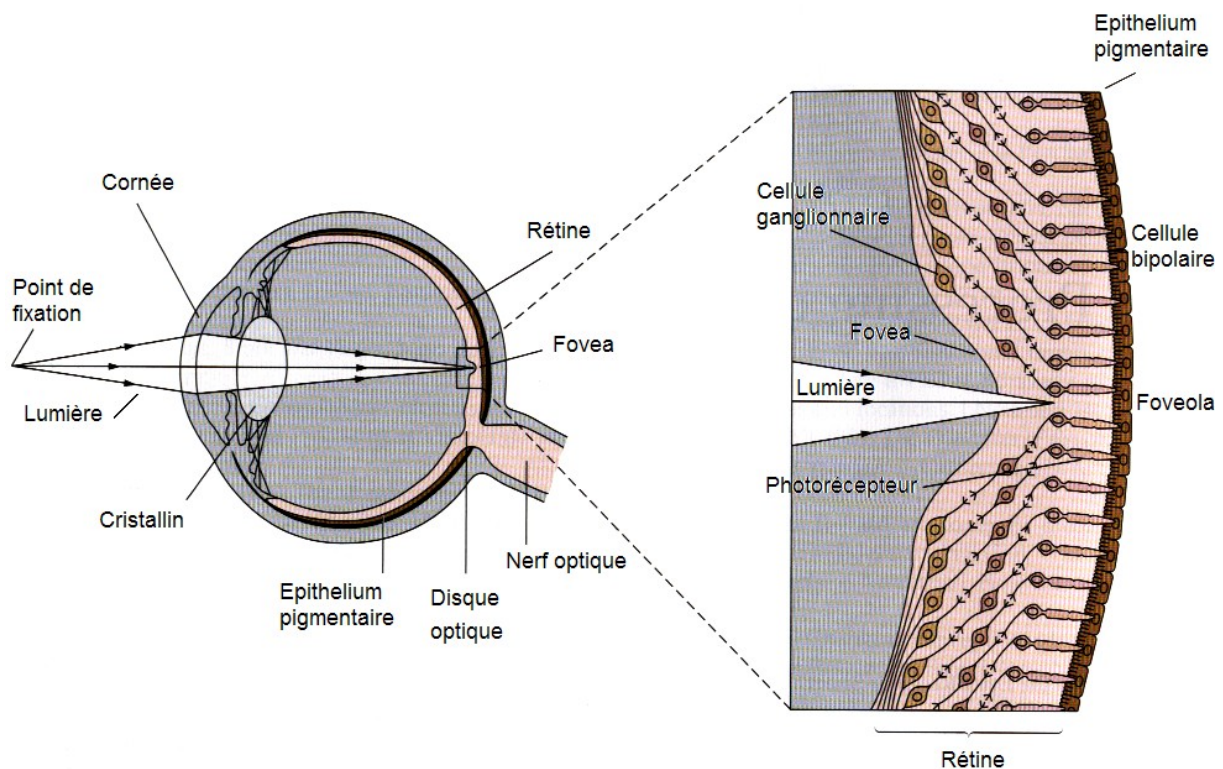


Figure 1

La rétine est accolée à l'épithélium pigmentaire dont les cellules sont remplies d'un pigment noir, la mélanine. Celui-ci absorbe tous les photons qui n'ont pas été captés par les photorécepteurs. **La lumière doit traverser toutes les couches de neurones rétiniens avant d'atteindre celle des photorécepteurs.** Dans la région de la rétine appelée fovea les corps cellulaires des neurones des couches superficielles de la rétine sont inclinés et la lumière vient directement frapper les photorécepteurs avec le minimum de distorsion. Ceci est particulièrement vrai à la foveola au centre de la fovea. Au niveau du disque optique la rétine ne comporte pas de photorécepteurs, c'est le point de départ des fibres du nerf optique qui quittent la rétine. Cette région est donc responsable d'une tache aveugle dans le champ visuel de l'œil.

## Il existe deux types de photorécepteurs : les bâtonnets et les cônes

Chez l'homme la rétine comporte deux types de photorécepteurs, les bâtonnets et les cônes. Les cônes sont responsables de la vision diurne. La performance des cônes est supérieure à celle des bâtonnets dans toutes les tâches visuelles sauf pour la détection des stimuli peu lumineux. La vision via les cônes est de meilleure acuité et apporte une meilleure résolution dans les changements rapides de la scène visuelle. Les cônes sont également sensibles aux couleurs, alors que le système des bâtonnets est achromatique. Les bâtonnets, très sensibles à la lumière, assurent la vision nocturne ou en lumière atténuée.

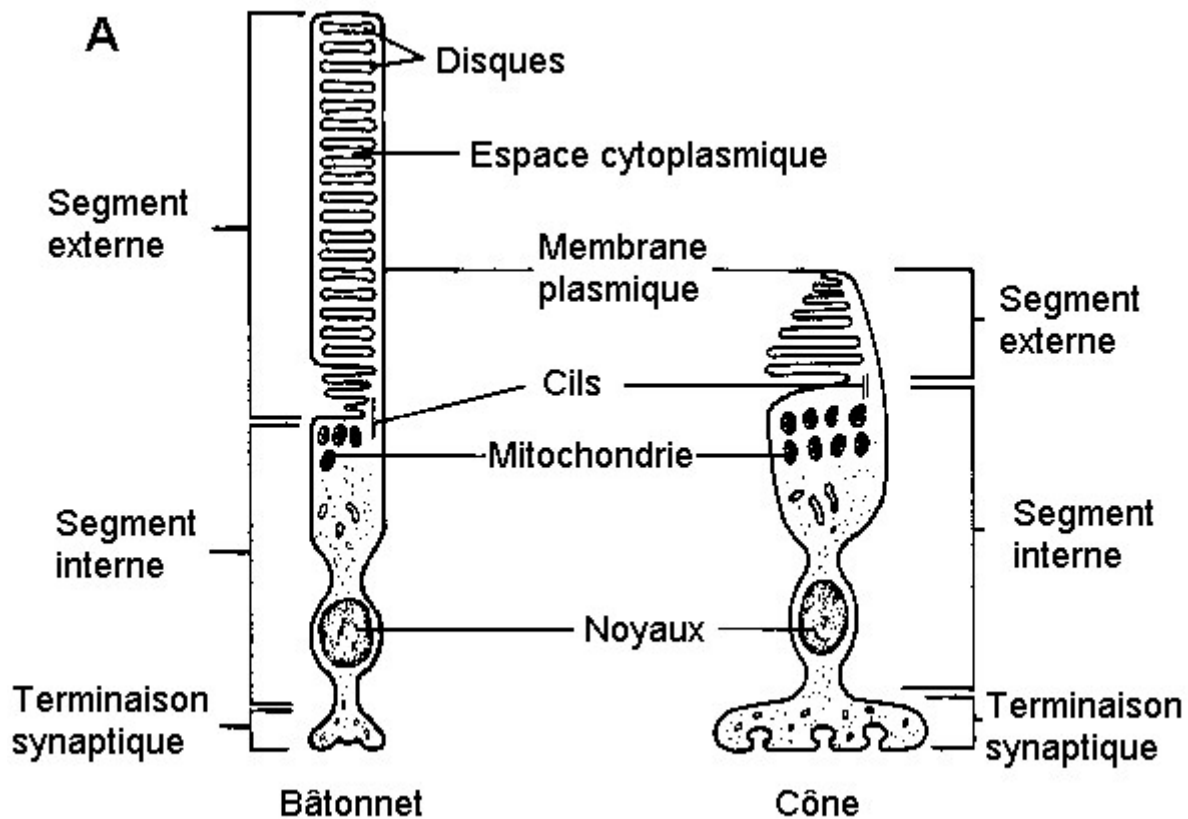


Figure 2

Les deux types de photorécepteurs, cônes et bâtonnets, ont des structures semblables [figure 2]. Les cellules des bâtonnets et cônes possèdent des segments externes et internes reliés par le cilium. Le segment interne comprend le noyau cellulaire. Le segment externe comprend l'appareil de transduction de la lumière. Le segment externe consiste en un empilement de disques membraneux qui renferment les photopigments qui absorbent la lumière. Dans les deux types de cellules, les disques sont formés par des replis de la membrane plasmique. Cependant dans les bâtonnets les disques flottent librement dans le segment externe [figure 3].

### La phototransduction

C'est la transformation de l'information lumineuse en signal électrique. La phototransduction résulte d'une cascade d'événements biochimiques dans les photorécepteurs déclenchée par l'arrivée des photons. L'activation des photopigments par la lumière réduit la concentration plasmique d'un nucléotide, le Guanosine 3'-5' monophosphate cyclique ou GMP cyclique (cGMP). Sa concentration est au contraire élevée à l'obscurité. Le segment externe des photorécepteurs comporte des canaux spécifiques pour le  $\text{Na}^+$  sensibles à la concentration cytoplasmique en (cGMP).

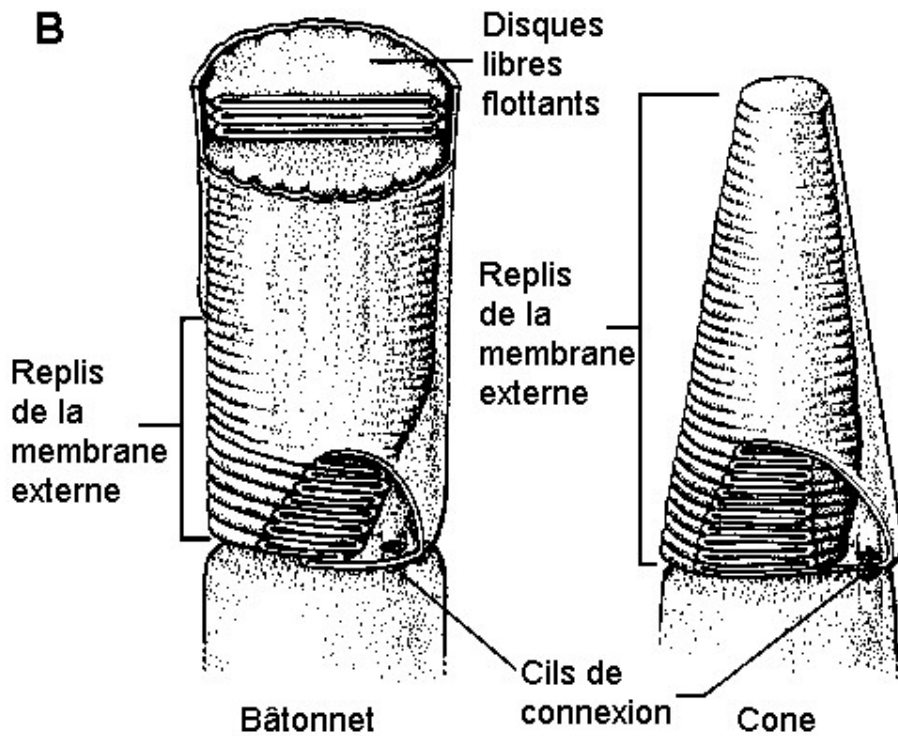


Figure 3

A l'obscurité il existe principalement deux flux ioniques trans membranaires. Un flux de  $\text{Na}^+$  entrant activé par le cGMP et un flux permanent de  $\text{K}^+$  sortant de la cellule (figure 4). Le courant  $\text{K}^+$  tend à hyperpolariser le photorécepteur vers le potentiel d'équilibre du  $\text{K}^+$  (-70 mV) alors que le courant entrant de  $\text{Na}^+$  tend à le dépolariiser. Il en résulte à l'obscurité une dépolariisation avec un potentiel de membrane intermédiaire autour de -40 mV. **A la lumière, la concentration en cGMP diminue**, les canaux  $\text{Na}^+$  cGMP dépendants se ferment et le courant  $\text{Na}^+$  entrant au travers de la membrane du segment externe s'atténue ou s'annule. **Le potentiel de membrane** tend vers le potentiel d'équilibre du  $\text{K}^+$  et **s'hyperpolarise jusqu'à -70 mV**. Un transport actif par pompe Na/K située au niveau du segment interne contribue à maintenir l'équilibre ionique du photorécepteur.

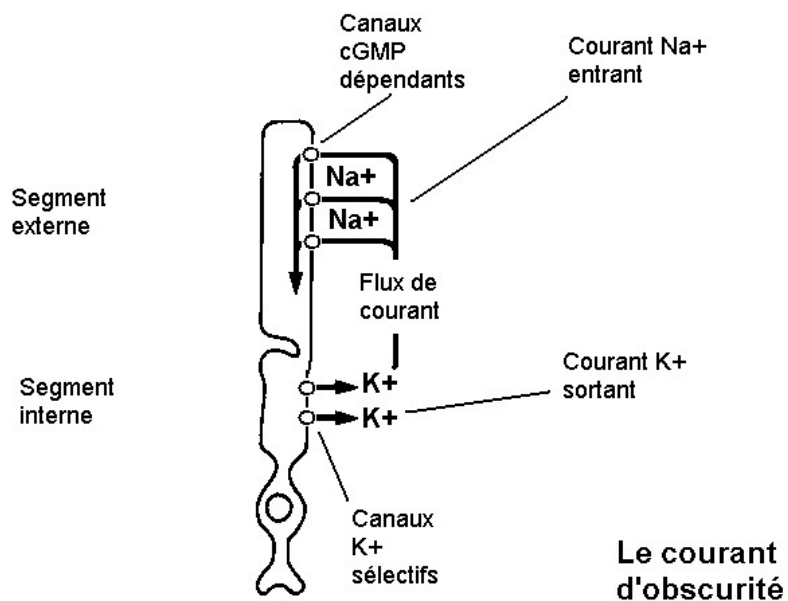


Figure 4

### **Les signaux de sortie de la rétine sont véhiculés par les neurones ganglionnaires**

La rétine opère des modifications du signal induit dans les photorécepteurs avant de l'envoyer vers les centres supérieurs. La sortie se fait via les cellules ganglionnaires. A la différence des photorécepteurs qui répondent à la lumière par un changement graduel du potentiel de membrane, les cellules ganglionnaires transmettent l'information sous forme de trains de potentiels d'action. Les axones de ces cellules nerveuses forment le nerf optique qui projette principalement sur le Corps Genouillé Latéral (CGL) du Thalamus.

Entre les photorécepteurs et les neurones ganglionnaires s'interposent trois types d'interneurones : les cellules bipolaires, horizontales et amacrines. Ces cellules ne font pas que transmettre le signal des photorécepteurs aux cellules ganglionnaires, elles combinent les signaux de plusieurs photorécepteurs de manière à ce que les réponses électriques des cellules ganglionnaires dépendent de manière précise des propriétés spatiales et temporelles de la lumière qui frappe la rétine.

### **Les champs récepteurs des cellules ganglionnaires présentent un antagonisme centre périphérie**

Une cellule ganglionnaire n'est jamais silencieuse, même à l'obscurité, mais son activité spontanée est modulée par les signaux d'entrée (afférences) provenant des neurones rétiniens. Les afférences d'une cellule ganglionnaire sont originaires des photorécepteurs de voisinage dans une aire circonscrite de la rétine, le *champ récepteur* de cette cellule. Les champs récepteurs des cellules ganglionnaires possèdent deux importantes propriétés. En premier, l'exploration de la rétine à l'aide d'un stimulus en forme de petite tache lumineuse montre que les champs récepteurs sont globalement circulaires. Deuxièmement, pour la plupart des cellules ganglionnaires le champ récepteur est divisé en deux parties : une zone circulaire au centre appelée le centre du champ récepteur, et la partie restante, appelée périphérie du champ récepteur. Les cellules ganglionnaires répondent surtout à l'illumination différentielle des parties centrale et périphérique de leurs champs récepteurs. On distingue deux types de cellules ganglionnaires selon leur réponse à un petit point lumineux appliqué au centre du champ récepteur. Les *cellules centre-on* sont excitées lorsque la lumière est dirigée sur le centre de leur champ récepteur. La lumière appliquée sur la périphérie inhibe la cellule. Le stimulus le plus inhibiteur étant un anneau de lumière sur l'ensemble de la périphérie. Les *cellules centre-off* sont inhibées par la lumière appliquée sur le centre du champ récepteur. Cependant leurs décharges augmentent pendant une courte période qui suit l'extinction de la lumière. La lumière excite une cellule ganglionnaire centre-off lorsqu'elle est dirigée sur la périphérie de son champ récepteur. Pour les deux types de cellules, une illumination diffuse de leurs champs récepteurs n'évoque qu'une faible réponse. Les neurones ganglionnaires sont donc des détecteurs de contrastes lumineux survenant dans leur champs récepteurs. (Figure 5).

Les cellules ganglionnaires centre-on et centre-off sont présentes en quantités égales et tous les photorécepteurs projettent sur les deux types. Les cellules ganglionnaires offrent ainsi deux voies parallèles pour le traitement de l'information visuelle.

### **Les cellules ganglionnaires sont spécialisées dans la détection de contrastes et les changements rapides de l'image visuelle**

Si les cellules ganglionnaires ne répondent que faiblement à une illumination diffuse c'est en raison de l'organisation centre-périphérie de leur champ récepteur. Elles répondent d'autant plus que les intensités lumineuses du centre et de la périphérie sont très différentes. De sorte qu'elles rendent compte principalement du contraste lumineux plutôt que de l'intensité absolue. La plupart de l'information utile d'une scène lumineuse est contenue dans l'arrangement des contrastes. La quantité absolue de lumière renvoyée par un objet apporte peu d'information car elle dépend largement de l'intensité de la source lumineuse. La perception de la brillance ou de la couleur des objets repose essentiellement sur l'information de contraste plutôt que sur la quantité absolue de lumière et peut donc être influencée par le contraste entre un objet et son environnement. Par exemple, un même anneau gris paraît plus pâle sur un fond noir que sur un fond blanc (figure 8).

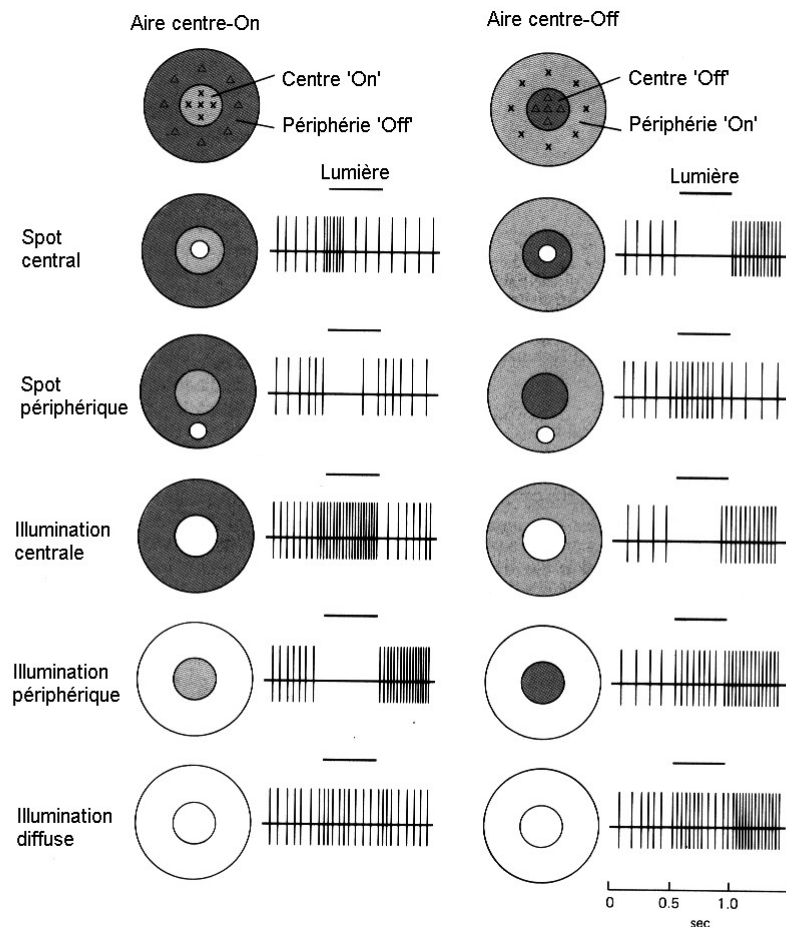


Figure 5

Les voies parallèle centre-On et centre-Off améliorent aussi les performance du système visuel car chaque type de cellule ganglionnaire répond mieux à une augmentation ou une diminution rapide de l'illumination. Les cellules ganglionnaires centre-On déchargent peu en lumière faible et signalent une augmentation rapide de l'intensité lumineuse au centre de leur champ récepteur par une augmentation rapide des potentiels d'action. Les cellules ganglionnaires centre-Off déchargent peu à la lumière et signalent donc une baisse rapide de l'intensité lumineuse au centre de leur champ récepteur par une augmentation rapide des décharges.

### Les signaux des photorécepteurs sont relayés vers les cellules ganglionnaires par un réseau d'interneurones

Chaque type d'interneurones rétiniens (cellules horizontale, bipolaire, amacrine) joue un rôle spécifique dans la mise en forme du signal des photorécepteurs transmis à travers la rétine. Nous nous limiterons à la description du circuit des cônes qui véhicule l'information visuelle en lumière du jour. Le circuit le plus simple est celui qui relie les photorécepteurs aux cellules ganglionnaires via les interneurones bipolaires. L'information visuelle est transférée des cônes aux cellules ganglionnaires par deux types de circuits dans la rétine. Les cônes au centre du champ récepteur d'une cellule ganglionnaire font des contacts synaptiques directs avec des cellules bipolaires qui à leur tour se connectent directement aux cellules ganglionnaires. Ces connexions sont appelées voies directes ou verticales. Les signaux des cônes de la périphérie du champ récepteur d'une cellule ganglionnaire sont également véhiculés vers la cellule ganglionnaire via une cellule bipolaire mais uniquement de manière indirecte par l'intermédiaire d'une cellule horizontale ou amacrine. Ces connexions indirectes sont appelées voies latérales.



Les cellules horizontales et bipolaires, comme les photorécepteurs, répondent à la lumière par un changement du potentiel de membrane et non par des potentiels d'action. Ceci est dû à l'absence de canaux  $\text{Na}^+$  voltage dépendants capables d'engendrer des potentiels d'action. Au lieu de cela ces interneurons transmettent les signaux de façon passive. Au contraire, lorsqu'elles sont dépolarisées, les cellules ganglionnaires émettent des potentiels d'action qui se propagent à distance le long du nerf optique jusqu'au premier relais thalamique (figure 6).

Les cônes au centre d'un champ récepteur d'une cellule bipolaire font directement synapse avec les cellules bipolaires. Chaque cône fait synapse avec les deux types de cellules centre-on et centre-off. Le cône libère un seul type de neurotransmetteur, le glutamate, qui inhibe (hyperpolarise) les cellules bipolaires centre-on et excite (dépolarise) les cellules bipolaires centre-off. A l'obscurité, les cônes sont dépolarisés (par le courant d'obscurité) ce qui entretient la libération de glutamate au niveau des synapses. Le glutamate maintient la cellule bipolaire centre-on hyperpolarisée pendant l'obscurité. Lors de l'illumination, les cônes s'hyperpolarisent, annulant la libération de glutamate ce qui entraîne une dépolarisation de la cellule bipolaire centre-on. C'est l'inverse qui se produit pour les cellules bipolaires centre-off.

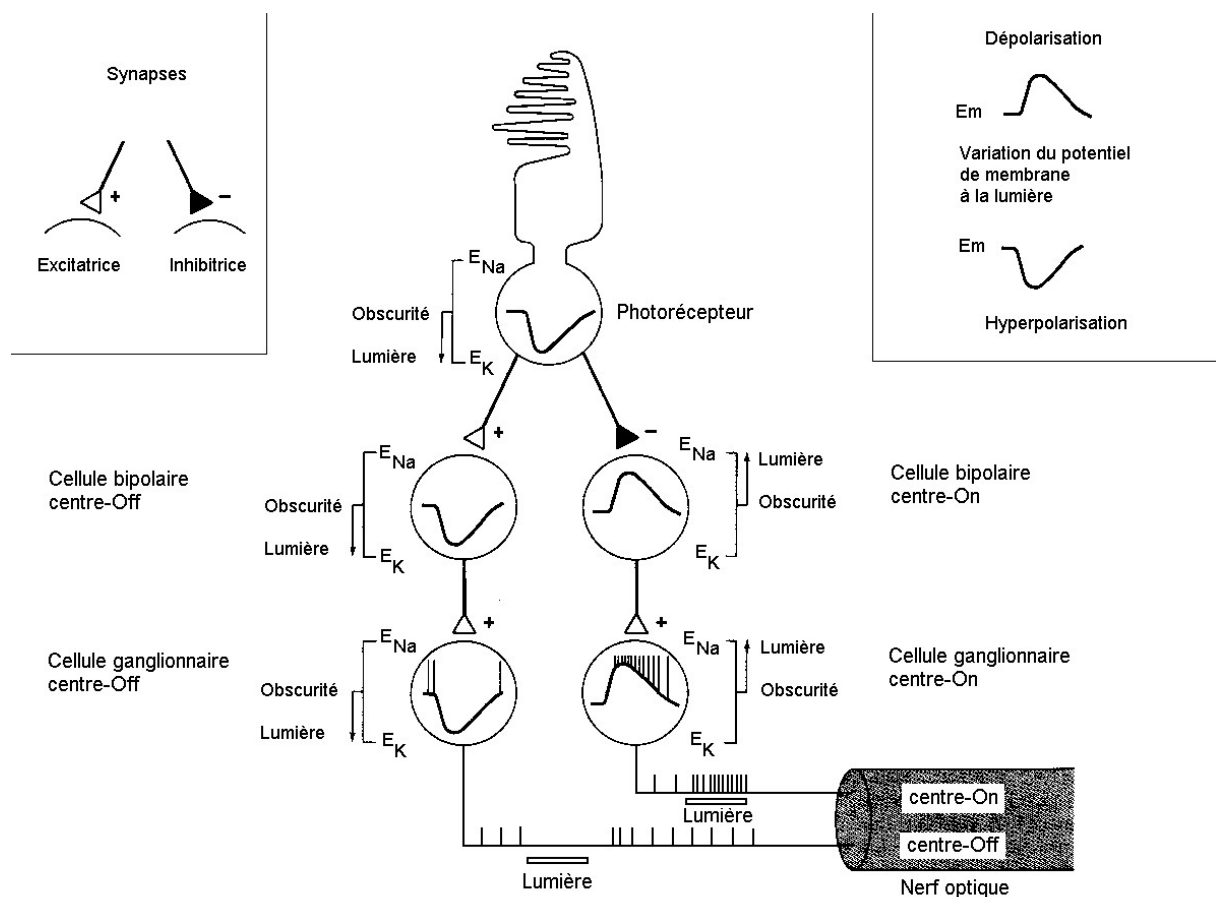


Figure 6

**Les champs récepteurs des cellules bipolaires ont une organisation Centre-Périphérie**

Comme les cellules ganglionnaires, les cellules bipolaires ont des champs récepteurs avec des propriétés antagonistes centre-périphérie et ces cellules sont soit centre-on soit centre-off. Lorsque les cônes au centre du champ récepteur sont illuminés, les cellules bipolaires centre-on sont dépolarisées, tandis que les cellules bipolaires centre-off sont hyperpolarisées. Lorsque les cônes à la périphérie du champ récepteur sont illuminés, les réponses respectives des cellules bipolaires sont à l'inverse de celles provoquées par l'illumination du centre du champ récepteur de la cellule ganglionnaire (figure 7).

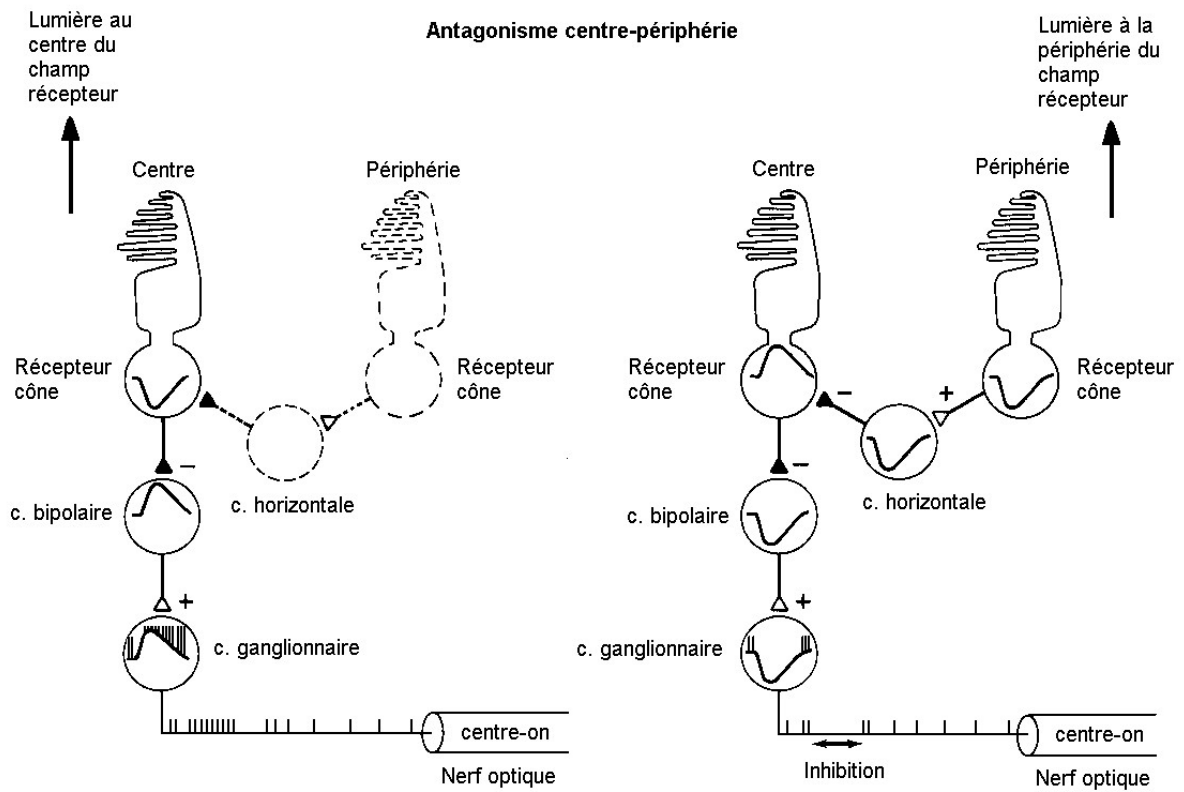
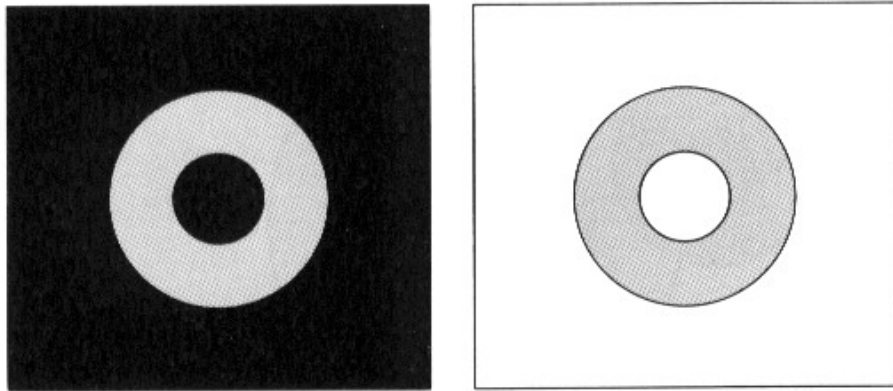


Figure 7



**Figure 8**