

Les Voies et Centres Visuels

La rétine projette vers des régions sous corticales du cerveau

Les axones des neurones ganglionnaires rétiniens convergent vers les disques optiques où ils se myélinisent et forment le nerf optique (1 million d'axones). Les deux nerfs optiques se rejoignent au niveau du chiasma où les fibres à destination de l'un ou l'autre hémisphère sont triées en fonction de leur origine et se rassemblent pour former les voies optiques qui projettent sur trois cibles sous corticales dont la principale est le noyau Corps Genouillé Latéral du Thalamus [figure 2]. Du thalamus, les voies visuelles de chaque hémisphère gagnent le cortex visuel primaire via les radiations optiques [figure 1].

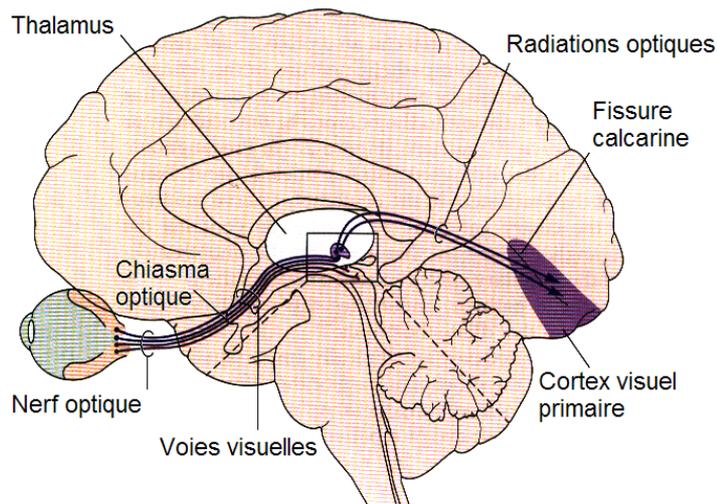


Figure 1

Schéma des voies et centres visuels

Le Corps Genouillé Latéral (CGL)

Le CGL reçoit quatre vingt dix pour cent des terminaisons axonales des neurones rétiniens. Les afférences en provenance de la rétine sont arrangées de manière **rétinotopique**. Des neurones côte à côte du CGL reçoivent des projections de régions qui sont proches les unes des autres dans la rétine.

Le CGL comporte six couches de corps cellulaires séparées par des couches d'axones et de dendrites. Dans les deux couches ventrales se trouvent des neurones dont le corps cellulaire est de taille relativement grande, d'où le nom de **couches magnocellulaires**. Leurs afférences proviennent d'un sous ensemble de cellules rétiniennes appelées cellules ganglionnaires **M**. Les quatre couches dorsales, nommées **parvocellulaires** ont des neurones de petite taille qui reçoivent leurs afférences de cellules ganglionnaires de type **P** [figure 2].

Les deux ensembles magno et parvocellulaires comportent des neurones dont les champs récepteurs ont des propriétés concentriques centre-on et centre-off, comme les cellules rétiniennes [figure 3]. Une couche donnée du CGL reçoit ses afférences uniquement de la rétine ipsilatérale (champ rétinien temporal) ou controlatérale (champ rétinien nasal). Ceci est la conséquence de la bifurcation des axones au niveau du chiasma. De ce fait le CGL d'un hémisphère reçoit les informations de la moitié opposée du champ visuel : hémichamp visuel droit pour le CGL gauche et respectivement hémichamp visuel gauche pour le CGL droit [figure2].

Les voies Parvocellulaire et Magnocellulaire relaient des informations spécifiques vers le cortex visuel

Les deux types de neurones possèdent des propriétés différentes. La principale différence réside dans la sensibilité au contraste de couleur. Les neurones **P** répondent aux **changements de couleurs** (rouge/vert et bleu/jaune) et peu aux changements de luminance des couleurs. Les neurones **M** répondent faiblement aux

changements de couleur, mais sont très sensibles aux **contrastes de luminance** entre la partie sombre et la partie brillante du stimulus.

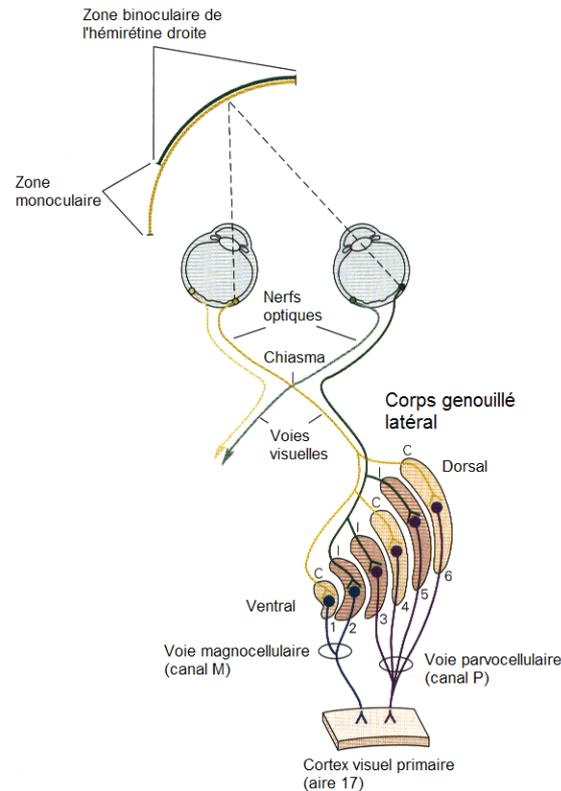


Figure 2

Le cortex visuel primaire est organisé en modules de traitement de l'information

Le cortex visuel primaire (aire V1 ou aire 17 de Brodmann) est situé dans la partie postérieure du cerveau, de part et d'autre de la scissure Calcarine. L'aire V1 de chaque hémisphère reçoit exclusivement les informations du champ visuel contralatéral. La moitié de sa surface correspond aux projections en provenance de la fovéa.

Le cortex primaire est épais de 2 mm chez l'Homme et comporte six couches de neurones (substance grise) entre la surface et la substance blanche sous-jacente (composée des axones myélinisés). Les afférences du CGL se projettent principalement dans la couche 4 qui se sous-divise en 4 sous-couches. Les axones des neurones M et P se terminent dans des sous-couches différentes.

Le cortex comporte deux principaux types de neurones : les grandes **cellules pyramidales** (neurones excitateurs de projection vers d'autres régions cérébrales) et les **cellules étoilées** lisses (interneurones locaux inhibiteurs) ou à épines (interneurones excitateurs).

Les informations visuelles en provenance du CGL parviennent en premier aux interneurones étoilés à épines dans la couche 4 et sont ensuite distribuées verticalement aux autres couches corticales. Au niveau de la couche 4, les champs récepteurs des neurones sont semblables à ceux du CGL [figure 3]. Les cellules des autres couches répondent mieux à des stimulations ayant des propriétés linéaires, comme une ligne ou une barre. Les **neurones simples** répondent préférentiellement à une barre de lumière qui possède une orientation spécifique. Par exemple, une cellule qui répond le mieux à une barre verticale, ne répondra pas à une barre horizontale ou même oblique [figure 4]. Les champs récepteurs des cellules simples possèdent des régions excitatrices et des régions inhibitrices. On a pu démontrer que les régions 'on', excitatrices, des champs récepteurs reçoivent leurs afférences de cellules **centre-on** du CGL et les régions 'off' reçoivent les projections de cellules **centre-off** du CGL.

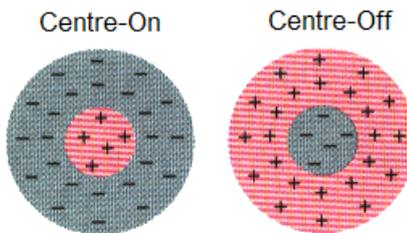


Figure 3

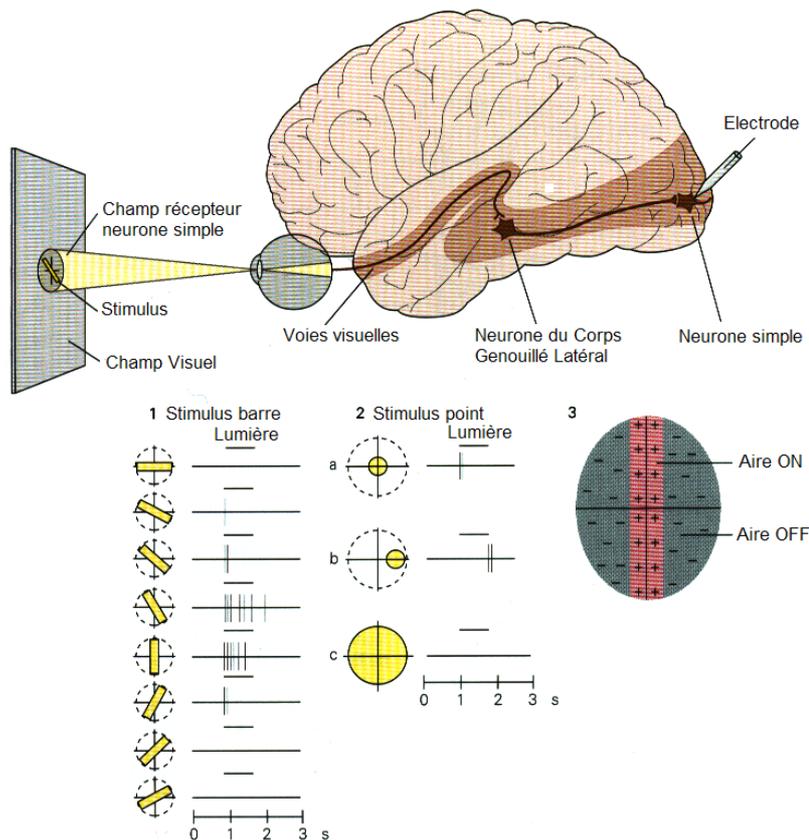


Figure 4

Dispositif expérimental pour la mise en évidence des propriétés de réponse des neurones du cortex visuel primaire. Le champ récepteur d'un neurone simple est exploré par l'enregistrement de l'activité d'un seul neurone tandis que l'on projette dans le champ visuel un point ou une barre lumineuse à une certaine distance de la fovéa.

Certains neurones du cortex V1 ont des champs récepteurs plus larges que ceux des neurones simples. Ce sont les **neurones complexes**. Ils possèdent également des orientations préférentielles, mais la position précise du stimulus à l'intérieur du champ récepteur est moins cruciale, car il n'existe pas de zones 'on' et 'off' bien délimitées. De ce fait, un mouvement du stimulus au travers du champ récepteur représente un stimulus efficace pour certains neurones complexes [figure 5]. Les propriétés des neurones complexes sont telles qu'elles paraissent utiles à la détection des contours des objets. En fait l'information contour peut-être suffisante pour reconnaître un objet.

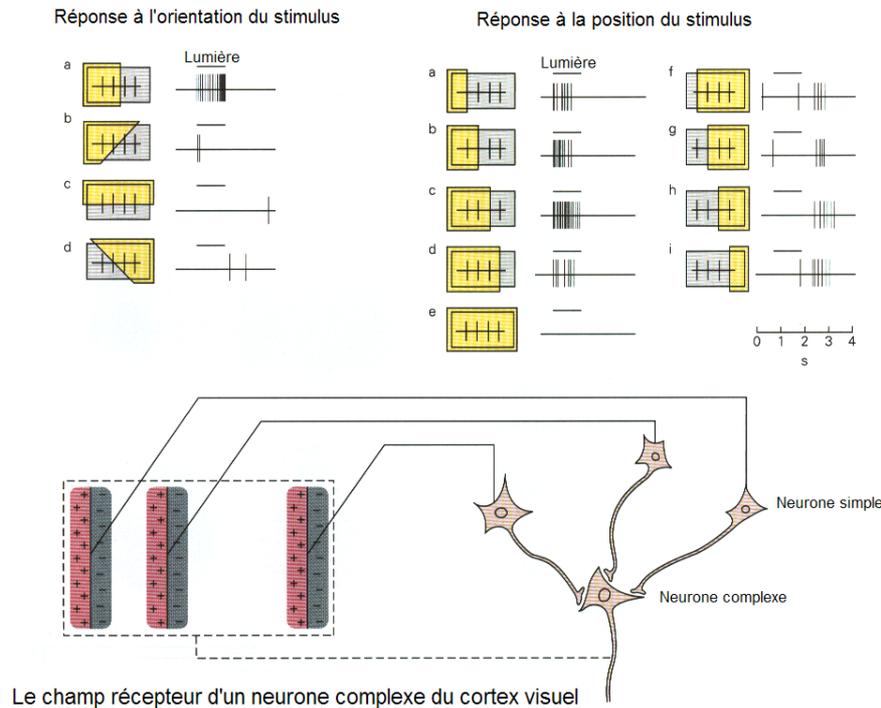


Figure 5

Le cortex visuel primaire est organisé en modules fonctionnels

Les neurones ayant des champs récepteurs semblables sont organisés en colonnes. Chaque colonne est large de 30 à 100 μm , profonde de 2 mm et comporte des cellules à champs récepteurs concentriques dans la couche 4. Au-dessus et au-dessous se trouvent des neurones à champ récepteurs simples qui reçoivent des informations en provenance de la même région rétinienne et répondent aux mêmes axe et orientation de stimulation. Pour cette raison, ces ensembles sont appelés colonnes d'orientation. Chaque colonne d'orientation comporte également des neurones complexes. En explorant avec précision des régions adjacentes du cortex de proche en proche il a été montré un décalage progressif des colonnes d'orientation de 10 en 10 degrés correspondant à une même région du champ visuel. Le cycle complet de changement d'orientation se répète tous les trois quarts de millimètres.

Mis en évidence grâce à des expériences électrophysiologiques couplées à des colorations histologiques, l'arrangement anatomique des colonnes d'orientation a pu être visualisé grâce à une méthode de marquage radioactive au 2-deoxyglucose. Plus récemment, on a visualisé directement les colonnes d'orientation sur cortex vivant avec un colorant réactif au potentiel ou avec la lumière réfléchiée en fonction de l'activité des neurones et une caméra ultra sensible [figure 6].

Le décalage systématique des axes des colonnes d'orientation est interrompu en différents endroits par des amas de neurones ('blobs'), présents dans les couches corticales 2 et 3. Ceux-ci sont visibles sous formes de taches sombres sur une coupe de 40 μm d'épaisseur (l'histochimie révèle la densité en cytochrome oxydase, une enzyme mitochondriale qui dénote une forte activité métabolique). Les amas sont associés à la vision des couleurs car ils comportent des neurones qui sont sensibles aux contrastes de couleurs.

Il existe un troisième système d'alternance de colonnes en plus des deux précédents, qui correspond à la séparation des afférences en provenance des deux yeux. Ce sont les colonnes de dominance oculaire qui sont importantes pour les interactions binoculaires et la vision de la profondeur (relief). Les colonnes de dominance oculaire ont été visualisées par transport d'un acide aminé radioactif injecté dans un œil et transporté par voie transsynaptique [figure 7].

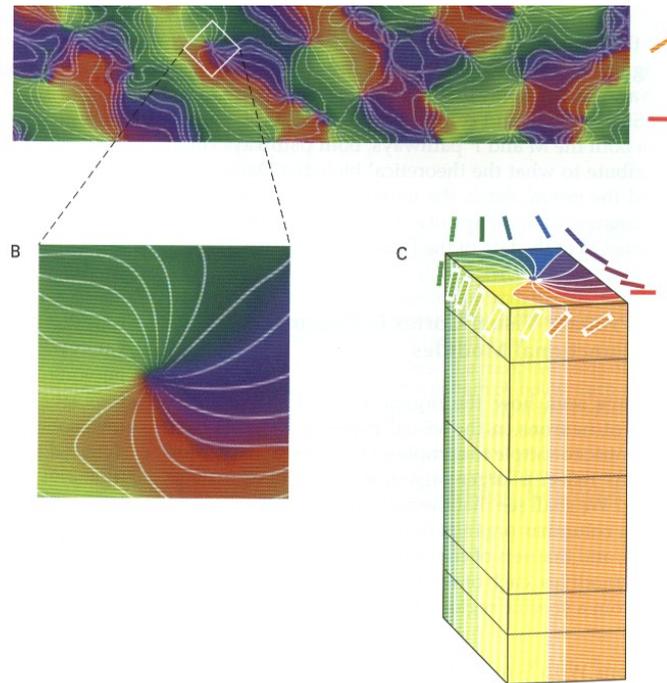


Figure 6

Image d'un rectangle de 3 x 12 mm de la surface du cortex d'un singe pendant que lui étaient présentés des contours de différentes orientations. L'image est obtenue par imagerie optique en comparant les changements locaux des propriétés de réflectivité qui indiquent l'activité des neurones (rouge-vert orientations orthogonales horizontale et verticale ; bleu-jaune, activité maximale induite par oblique gauche et droite). [B] agrandissement de A. [C] organisation 3D en colonnes d'orientation sur une coupe de 1 x 1 x 2 mm.



Figure 7

Colonnes de dominance oculaire Ipsi et Contralatérales dans la couche 4

Hubel et Wiesel, prix Nobel de médecine, ont proposé le terme **d'hypercolonnes** pour dénommer un ensemble qui regroupe toutes les colonnes d'orientations d'une région particulière de l'espace visuel. Une séquence complète de colonnes de dominance oculaire et de colonnes d'orientation se répète régulièrement et précisément sur toute la surface du cortex visuel primaire, chacune occupant une région d'environ 1mm². Cette disposition répétitive illustre remarquablement l'organisation modulaire caractéristique du cortex cérébral. Chaque module agit comme une fenêtre sur le champ visuel et chaque fenêtre ne représente qu'une petite portion du champ visuel, mais le champ complet est couvert par de nombreuses fenêtres. A l'intérieur de chaque module de traitement toute l'information sur cette partie du monde visuel est traitée : orientation, interaction binoculaire (profondeur, donnant la sensation de relief), couleurs et mouvement.

La vision des couleurs

La perception des couleurs enrichit grandement l'expérience visuelle. Bien que la couleur dépende des paramètres physiques de la lumière, sa perception constitue une abstraction élaborée par les neurones à partir de la lumière réfléchiée par les objets. Ceci s'accomplit en plusieurs étapes à partir du contraste entre la longueur d'onde de la lumière réfléchiée par un objet et celle réfléchiée par l'arrière plan.

L'œil est sensible à la lumière dont la longueur d'onde est comprise entre 400 et 700 nm. A l'intérieur de cette gamme la sensation de couleur change graduellement du bleu au vert puis au rouge [figure 8]. Chaque cône de la rétine ne comporte qu'un parmi **trois types de pigments** : un pigment sensible aux courtes longueurs d'ondes (S) qui contribue à la perception du bleu, un pigment sensible aux longueurs d'ondes moyennes (M) qui contribue à la perception du vert et un pigment sensible aux grandes longueurs d'ondes (L) qui contribue à la perception du rouge.

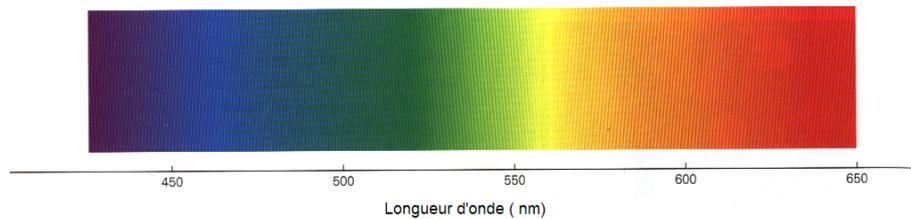


Figure 8

A l'étape des photorécepteurs (cônes) la perception des couleurs est donc **trichromatique**, sauf chez certains sujets porteurs d'une anomalie ou d'une absence d'un ou plusieurs photopigments, par exemple L, responsable d'un daltonisme avec impossibilité de distinguer le rouge du vert.

Il a été montré qu'à l'étape suivante, les cellules horizontales de la rétine, mais aussi les neurones P du CGL répondaient de manière opposée à la stimulation des cônes par une lumière bleu ou jaune ou bien par un couple de couleur rouge ou verte [figure 9]. Cette double opposition bleu/jaune et rouge/vert avait été prédite par la théorie et des expériences de psychophysique.

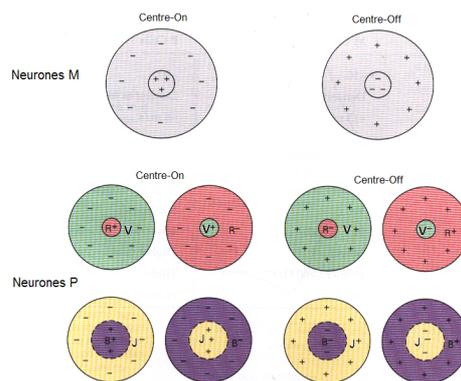


Figure 9

Champs récepteurs des neurones du CGL : sensibilité aux contrastes centre-périphérie