

Les systèmes sensoriels
Cours LBPA de Sonia Bourgeois 2001-2002
UAG
Notes de cours d'un élève.
Contact rdeuag@ifrance.com

1 Généralités

Un animal doit en permanence assurer sa propre survie et la survie son espèce. Il doit pouvoir non seulement orienter ses déplacements, distinguer une proie d'un prédateur, trouver un partenaire sexuel, se faire reconnaître de lui, mais aussi détecter les modifications qui surviennent à l'intérieur du corps afin de provoquer les réponses physiologiques et comportements adéquats. Ces réactions appropriées mettent en jeu au moins 5 organes (fig. 1)

- récepteur sensoriel au niveau duquel prend naissance un message nerveux à la suite d'une stimulation efficace.
- nerf sensitif qui assure la conduction centripète du message nerveux
- centre nerveux dont la principale fonction est ici un aiguillage du message nerveux vers le ou les nerfs moteurs
- nerf moteur qui assure la conduction centrifuge du message nerveux
- effecteur (le plus souvent muscle ou une glande) sensible au message et répondant en fonction de la nature de celui-ci.

1.1 Récepteurs sensoriels, types de cellules sensorielles

Un récepteur sensoriel se compose d'une ou plusieurs cellules effectrices. Les cellules sensorielles sont donc les unités fondamentales de tous les récepteurs sensoriels. Elles sont de 3 types (fig 2)

- cellules sensorielles primaires qui sont des neurones spécialisés avec des terminaisons réceptrice parfois organisées en dendrites et des axones centripètes. Ainsi les récepteurs olfactifs sont des récepteurs primaires.
- cellules nerveuses sensorielles (fig 2b). Qui sont des neurones spécialisées avec une longue terminaison réceptrice qui s'étale n surface et un axone centripète. C'est le cas des cellules de la rétine.
- cellules sensorielles secondaire (fig 2c) qui sont des cellules épithéliales spécialisées et non des cellules nerveuses.....

1.2 Classification des récepteurs sensoriels

Le système sensoriel d'un organisme est chargé de renseigner ses centres nerveux sur des modifications du milieu dans lequel il vit. Ces changements externes ou internes entraînent autant de stimuli de nature variés auxquels les récepteurs sensoriels sont sensibles. Un stimulus est en réalité d'une forme d'énergie (chimique, électrique, thermique, lumineuse, mécanique, magnétique) de l'environnement extérieur ou intérieur de l'organisme auquel se dernier peut réagir.

1.2.1 Selon la nature d'un stimulus

Chaque type de récepteur sensoriel réagit à un type particulier de stimulus c'est à dire à une forme particulière d'énergie. Selon la nature du stimulus auquel les cellules réceptrices et par conséquence les récepteurs sensoriels sont sensibles on distingue :

- les mécanorécepteurs qui détectent l'énergie mécanique sous forme de mouvement de pression ou tension (traction ou étirement) de vibration
- les photorécepteurs qui réagissent à l'énergie lumineuse
- les thermorécepteurs qui sont sensibles aux variations de température
- les chimiorécepteurs sensibles aux produits chimiques

- les électrorécepteurs sensibles aux champs électriques et à leur variation

Beaucoup d'animaux peuvent aussi réagir aux champs magnétiques terrestres. Les pigeons, les dauphins, les abeilles et les papillons monarques de même que certaines bactéries contiennent des particules de magnétite Fe₃O₄ et sont sensibles aux champs magnétiques.

1.2.2 Selon l'origine du stimulus

Selon l'origine du stimulus auxquels elles sont sensibles on distingue des

- cellules sensorielles extéroceptives. Elles captent les stimuli provenant de l'environnement extérieur.
- cellules intéroceptives ou proprioceptives. Elles captent les stimuli provenant de l'organisme cellulaire. Par exemple les modifications du tonus musculaire, celle de la pression sanguine, celle de la température, celle du CO₂ sanguin.

1.3 Nature de la communication sensorielle.

Le trajet de l'information sensorielle vers le centre nerveux se compose de 3 éléments : Stimulation puis transduction puis transmission.

D'abord un stimulus agit sur une cellule réceptrice ou sur une récepteur sensoriel. C'est la stimulation. Le récepteur sensoriel transforme alors l'énergie du stimulus en énergie électrochimique seule forme d'énergie à pouvoir se transmettre au centre nerveux, c'est la transduction. Enfin le neurone sensitif conduit un potentiel d'action sur un trajet sensitif afférent au centre nerveux, c'est la transmission. Le centre nerveux détermine alors la réponse appropriée et la déclenche. La perception sensorielle vient donc d'une interprétation par le centre nerveux de signaux électrochimique qui proviennent des récepteurs sensoriels.

1.4 Fonctionnement des cellules sensorielles isolées : potentiel

Le fonctionnement des cellules sensorielles isolées sert de base à la compréhension des organes complexes (fig3). Toutes les informations provenant des neurones sensitifs arrivent au centre nerveux sous la forme d'influx nerveux c'est à dire d'ondes de dépolarisation de membrane. En effet la communication par les neurones dépend de 2 propriétés fondamentales de la membrane plasmique.

En 1^{er} lieu, une tension électrique appelée potentiel de repos membranaire existe à travers la membrane.

En 2nd lieu la membrane plasmique des neurones contient des canaux ioniques qui peuvent être ouverts ou fermés. S'ils sont ouverts des ions spécifiques situés dans le liquide intracellulaire ou extracellulaire peuvent traverser la membrane. Une partie des protéines qui forment ces canaux peut agir comme une barrière ou comme une porte et s'ouvrir ou se fermer sur demande. Selon les types de canaux présents une partie des neurones peut produire soit des potentiels gradués soit des potentiels d'action c'est à dire des influx nerveux.

Les signaux électriques nerveux sont liés à des variations propagées de la différence de potentiels électriques membranaires. Les variations vont dans le sens soit d'une diminution de la valeur négative du potentiel de repos (dépolarisation) soit de son augmentation (hyperpolarisation). Il existe fondamentalement 2 types de signaux spécialisés respectivement pour la propagation de message à courte et à longue distance.

- 1- Les signaux propagés à faible distance sont des potentiels locaux. Leur amplitude est directement fonction de l'intensité du stimulus qui les a générés et ils ont

évidemment modulé en amplitude. Ils peuvent aussi s'additionner et s'atténuer au cours de leur propagation. A ce 1^{er} type appartiennent les potentiels générés par les récepteurs sensoriels, les potentiels synaptiques etc....

- 2- Les signaux propagés à longue distance sont liés aux potentiels d'action qui parcourent les axones sans modification d'amplitude puisqu'ils répondent à la loi du tout ou rien. Ils sont habituellement propagés par train ou bouffées. Leur modulation est assurée par leur fréquence ou par la durée des bouffées.

Dans la plupart des systèmes sensoriels les canaux ioniques activés par la stimulation laissent passer les ions Na⁺ ou K⁺. Puisque le potentiel de repos est pour l'essentiel un potentiel de diffusion du K⁺ équivalent à un flux sortant passif de K⁺, l'effet dominant sera un flux rentrant de Na⁺ qui provoque une dépolarisation qui prend naissance dans la zone de réception. Ce potentiel appelé potentiel récepteur se propage passivement jusqu'à la jonction du cône d'implantation de l'axone et du segment initial de l'axone. A ce niveau les potentiels récepteurs donne naissance à un potentiel générateur dont l'amplitude est proportionnelle à l'intensité du stimulus. Si le potentiel générateur atteint ou dépasse une certaine valeur seuil, il se crée dans l'axone une série de potentiels d'action en influx nerveux. Ces potentiels d'action permettent de délivrer un message capable d'être interprété par le centre nerveux. Dans les cellules secondaires le potentiel récepteur est transmis par la voie synaptique aux dendrites du neurone sensitif où se déroulent les étapes suivantes.

Tous les systèmes sensoriels fonctionnent selon le même principe. La stimulation d'un récepteur sensoriel provoque l'élaboration d'un message sensoriel qui est décodé et interprété par le centre nerveux. Pour le centre nerveux, tous les influx nerveux sont identiques. L'information que le centre nerveux reçoit est basée sur la fréquence des influx et sur les repères du neurone qui transmet l'influx. C'est ainsi que si le nerf auditif est stimulé, le cerveau perçoit la stimulation comme un son. Si le nerf optique est stimulé de la même façon et avec la même intensité la stimulation sera perçue comme un flash lumineux.

Chaque organe sensoriel est à l'origine d'un type particulier de sensation. C'est la modalité sensorielle. En fait la modalité sensorielle est la propriété qui rend différent une sensation parmi d'autres. Une neurone sensitif ne véhicule en général qu'une seule modalité. A l'intérieur d'une même modalité sensorielles plusieurs qualités de stimulation peuvent être distinguées. Par exemple la vision comporte une appréciation de la brillance c'est à dire de la luminosité, de la couleur, de la distance.

Chaque type de récepteur est spécifique d'un stimulus physique ou chimique particulier caractérisé par son intensité sa durée, sa localisation. L'oeil par exemple ne réagit qu'aux ondes lumineuses et l'oreille qu'aux ondes sonores. Cette caractéristique s'appelle la sélectivité des récepteurs est toutefois relative. En effet un stimulus de grande activité peut activer de récepteurs qui ne réagiraient pas d'habitude. Ainsi un coup sur un œil déclenche une réponse qui se traduit par un éclat lumineux car la pression mécanique excite certains photorécepteurs.

Un récepteur n'est pas capable d'interpréter un stimulus. Il ne peut transformer le stimulus en influx nerveux. L'interprétation revient au centre nerveux qui est généralement capable d'identifier le type de stimulus, son intensité et son origine. Le traitement de l'information sensorielle au niveau du centre nerveux se fait par la circulation incessante d'information entre les différentes aires fonctionnelles d'une même modalité sensorielle.

La zone particulière d'un système sensoriel ou un stimulus d'intensité adéquat peut provoquer une réponse dans un

neurone sensitif particulier est appelé le champ de réception. Par exemple les terminaison d'un récepteur du toucher de la peau couvre une surface de peau approximativement circulaire qui constitue son champ de réception. De même la position d'une cellule photoréceptrice de la rétine détermine la portion du champ visuel qu'elle couvre, c'est le champ de perception du photorécepteur.

Les potentiels récepteurs ont des amplitudes différentes, ils peuvent s'additionner. La sommation des ces potentiels récepteurs peut se produire dans l'espace et dans le temps. La sommation spatiale implique l'addition de potentiels récepteurs provenant en même temps de plusieurs champs de réception. La sommation temporelle se produit quand 2 ou plusieurs stimulation sur le même champs sont très rapprochés dans le temps. Dans les 2 cas le résultat est une augmentation de l'amplitude des potentiels récepteurs et par conséquent de la fréquence des potentiels d'action.

La fréquence des potentiels d'action est toujours proportionnelle à l'amplitude du potentiel récepteur. La relation entre l'intensité du stimulus et l'amplitude du potentiel récepteur qui en résulte varie avec la nature du stimulus détecté par le récepteur sensoriel. Ou bien le potentiel récepteur est proportionnel à l'intensité du stimulus, on parle alors de récepteur linéaire ou bien la réponse est logarithmique. La réponse logarithmique de des récepteurs visuels et auditifs produit des potentiels d'action dont la fréquence varie seulement d'un rapport 7 en réponse à des modifications d'intensité de stimuli de l'ordre de 10 millions de fois. C'est le cas par exemple pour la différence entre un murmure à peine audible et un concert de rock.

Les récepteurs sensoriels diffèrent dans leur réponse à un stimulus de longue durée. De ce point de vue on considère 2 types de récepteurs, les récepteurs toniques et les récepteurs phasiques.

- Les récepteurs toniques à adaptation lente continuent à produire des potentiels d'action identique quelque soit la durée de la stimulation. De tels récepteurs sont liés à des stimuli comme la douleur, la température, la position du corps, le taux d'O₂.
- Les récepteurs phasiques à adaptation rapide produisent au début de la stimulation une série de potentiels d'action mais quand cette stimulation se prolonge, les potentiels d'action diminuent et cessent. Les récepteurs du toucher dans le peau s'adaptent rapidement à un stimulus continue mais redevennent vite actif si le stimulus change. Par exemple quand on s'habille le matin on remarque le vêtement sur la peau, cette sensation disparaît rapidement et ne nous distrait plus toute la journée, cependant une mouche qui marche sur notre cou déclenche une réaction immédiate de nos récepteurs du toucher

Une des propriétés fondamentales du centre nerveux est la conservation de « trace » de leur histoire antérieure, c'est la mémoire. Elle intervient dans le comportement des animaux. Elle est notamment la base de tout apprentissage c'est à dire la modification durable d'un comportement due à l'expérience d'un sujet. La forme la plus simple de l'apprentissage est l'accoutumance. Ainsi en présence d'un stimulus nouveau sans signification biologique pour l'organisme comme par exemple un bruit insolite, l'animal va présenter une réaction d'orientation. Par contre si ce stimulus est répété de nombreuses fois et il perdra petit à petit sa valeur de nouveauté et l'animal cessera de réagir. (tableau I)

2 Les chimiorécepteurs.

On désigne sous le nom de chimiorécepteurs les récepteurs sensoriels mis en jeu par des substances chimiques de l'environnement. La sensibilité à la nature et la concentration des éléments chimiques présents dans le milieu est une propriété caractéristique de tous les êtres vivants. Les bactéries et les protozoaires réagissent sélectivement à la présence dans leur environnement de molécules soit pour les absorber soit pour les éviter. Il y a donc attraction ou répulsion sans qu'on puisse identifier les structures sensorielles responsables de ces réactions. Il ne s'agit pas de véritables récepteurs sensoriels mais plutôt de l'irritabilité. Chez les métazoaires primitifs (éponges, coelentérés) la réaction des cellules qui absorbent ou non des nutriments relève d'une sélectivité membranaire et non sensorielle. Dans les chimiorécepteurs, la membrane des terminaisons réceptrices ou la membrane possède des récepteurs moléculaires qui lorsqu'ils se lient à des molécules spécifiques entraînent une dépolarisation.

On utilise le terme de substance semiochimique pour désigner les substances chimiques actives dans les relations entre organismes. La majorité des substances sont des mélanges chimiques complexes qui provoquent des comportements adaptatifs. Les substances sont des signaux moléculaires qui seront traduits en signaux biologiques qui seront véhiculés vers les centres nerveux et qui déclenchent des actions comportementales nécessaires. Chez les invertébrés, la chimioréception intervient dans les choix des aliments et la communication interspécifique (entre espèces, comme la fuite) et intraspécifique (recherche de partenaire sexuel). Chez les vertébrés il existe plusieurs types de systèmes chimiorécepteurs qui reçoivent et traitent les infos :

- 1- Récepteurs du goût constitués de récepteurs secondaires
- 2- Récepteurs de l'olfaction ou odorat constitués de récepteurs primaires
- 3- Récepteurs voméronasal qui interviennent dans la réception des phéromones et donc la communication.

Il existe aussi des chimiorécepteurs intérocepteurs impliqués dans la régulation du milieu intérieur.

2.1 Chimioréception chez les invertébrés.

Chez les invertébrés on considère des bouquets de cellules localisées dans l'épiderme, ce sont des neurones. Chez les animaux il est difficile de différencier les chimiorécepteurs de mécanorécepteurs car les chimiorécepteurs sont ciliaires et ont des extrémités réceptrices plus ou moins modifiées.

Chez les cnidaires, les chimiorécepteurs peuvent être associés au statorécepteurs et photorécepteurs dans des organes complexes (fig 5). Le pourtour circulaire de l'ombrelle des méduses porte près des échancrures des rhopalies (organes sensoriels stato, photo, chimiorécepteurs) (fig 6).

Chez les mollusques, les ospradies sont 2 organes sensoriels dans la cavité palléale à la base des branchies (fig 7). Ces chimiorécepteurs sont des cellules sensorielles ciliées qui informent sur la qualité de l'eau. Ils existent chez les gastéropodes marins. Certains gastéropodes et bivalves comme la pecten réagissent violemment aux pieds ambulacraires des étoiles de mer sans contact. Il y a donc chimioréception à distance. Néanmoins il existe des chimiorécepteurs de contact chez les lamellibranches, sur les tentacules palataux et céphaliques.

Chez les arthropodes, les chimiorécepteurs sont mal connus sauf chez les insectes. Des soies d'origine tégumentaire sont innervées, ce sont les sensilles. Leur rôle est mal connu et certaines associent chimio et mécanoréception. Les sensilles avec perforation de la cuticule sont chimioréceptrices (fig 9,10). Mais souvent la chimioréception est démontrée sans l'identification des organes. Les insectes sont capables de reconnaître un stimulus

par chimioréception de contact ou à distance. Les sensilles sont nombreuses sur les antennes, les pattes, la région buccale (200 000 sur les antennes d'abeille). Les systèmes olfactifs des insectes comportent 3 couches de neurones. Les neurones olfactifs qui sont les sièges de la transduction c'est à dire transformation du message chimique en électrique (potentiel d'action). Les dendrites de ces neurones bipolaires habillées de soie baignent dans la liqueur sensillaire. Les axones courent dans les antennes et forment le nerf antennaire qui se projettent dans les lobes ipsilatéraux. Les molécules odorantes pénètrent dans les sensilles par des pores. Elles sont conduites aux dendrites par un système de pores-tubules extracellulaires et de molécules de transport (binding proteins). La transduction nécessite la reconnaissance des molécules odorantes par des récepteurs membranaires dendritique. Les chimiorécepteurs de certains insectes peuvent faire la distinction entre différents sucres et différents acides aminés.

Chez la mouche domestique, un chimiorécepteur de contact situé sur la tarse des pattes antérieures déclenche par contact avec un liquide sucré l'extension de la trompe. Une réponse est obtenue avec une solution sucrée 200 fois plus diluée que la limite perçue par la langue humaine. Ce chimiorécepteur est lié à un mécanorécepteur.

Chez le bombyx du mûrier on a démontré que le mâle perçoit par ses antennes une phéromone, le bombykol. Le mâle répond spécifiquement à 1 molécule de bombykol pour 10^{17} molécules d'air. Le mâle peut détecter une femelle à 11 km. Les molécules chimiques impliquées dans la chimioréception à distance impliquent une phéromone (intraspécifique) et un composé allélochimique qui participe aux réactions interspécifiques. Une phéromone est un produit chimique sécrété à l'extérieur du corps et quand il est reçu par un individu de la même espèce provoque une réaction spécifique. Les composés allélochimiques se décomposent en allomones (rôle défensif pour l'émetteur) et kairomones (pouvoir attractif pour l'individu récepteur).

Chez les crustacés, les récepteurs chimiques de type insecte sont sur le fouet interne des antennules. Ils sont sensibles à la triméthylamine (odeur de marée) et localisent les sites alimentaires. Les récepteurs des araignées sont des récepteurs de contact situés sur la partie distale des pattes. Les sensilles sensibles aux substances volatiles permettant aux mâles de repérer les femelles se trouvent aux pédipalpes (organes copulateurs).

2.2 chimioréception chez les vertébrés

2.2.1 Chimioréception proprioceptive

(Fig 28) Dans la partie supérieure du cou, à la bifurcation des artères carotides communes et dans les thorax sur la crosse de l'aorte, il existe des chimiorécepteurs appelés glomus carotidiens et aortiques. Ces glomus sont sensibles aux chutes de pH sanguin suite à une augmentation du CO₂ ou à une baisse de O₂. Ils sont le point de départ de réflexes qui modifient le rythme respiratoire. D'autres, détectant une faible baisse de glycémie déclenche la recherche de nourriture.

2.2.2 chimioréception extéroceptive

Chez les vertébrés terrestres, on distingue 2 types de chimiorécepteurs selon que les substances agissent en phase liquide (goût) ou en phase gazeuse (olfaction). Cette distinction est différente chez les animaux aquatiques.

- **Le goût**

Chez les poissons, les récepteurs responsables du goût sont abondants sur les lèvres et les barbillons autour de la bouche et peuvent recouvrir tout le corps jusqu'à la nageoire caudale. Les récepteurs sont sensibles aux acides aminés. Un poisson

chat différencie 2 acides aminés à concentration de 1g pour 10 000 litres. Des différences importantes existent pour de nombre de récepteurs. Ces différences sont liées à l'écologie. Pour le benthos, il existe de nombreux récepteurs sur le corps car il y a contact permanent avec le substrat pour détecter la nourriture.

Chez les vertébrés terrestres, les bourgeons sont dans la bouche. (fig 13-16). Chaque bourgeon est un groupe de cellules sensorielles ciliées associées à des dendrites d'un unique nerf sensoriel entouré de cellules de soutien

Chez l'homme il existe 4 types de bourgeons gustatifs correspondant au sucré, salé, amer et acide. Ils sont dans différentes régions. La molécule savoureuse interagit avec des récepteurs spécifiques. Cette interaction entraîne une cascade de réactions chimiques qui engendre une altération des propriétés électriques de la cellule réceptrice puis une transmission au cerveau.

L'adéquation de récepteurs avec des molécules perçues permet la discrimination des différents goûts et la spécificité de la réponse. Le goût des saveurs complexes est en fait une combinaison de sensations olfactives et gustatives. Le rôle important de l'odorat dans les sensations du goût est mis en évidence lors d'un rhume.

- **L'odorat**

L'odorat est utile pour la recherche de nourriture, sentir les prédateurs, le comportement sexuel. La nature des récepteurs varie peu chez les vertébrés. La perception des odeurs s'effectue au niveau de l'épithélium olfactif dans le nez. La surface de l'épithélium chez l'homme est de 3 à 5 cm². C'est inférieur à celui des animaux au museau allongé. L'épithélium olfactif pseudo stratifié comporte des cellules sensorielles.

Les cellules sensorielles et de soutien reposent sur des cellules souches. Les neurorécepteurs sont régénérés en permanence. La muqueuse olfactive contient des glandes séro-muqueuses (de Bowman) qui sécrètent un film, c'est un piège à odeur. (fig 18,19) Les récepteurs olfactifs sont des neurones bipolaires pourvus d'une unique dendrite qui porte à son extrémité (vésicule olfactive) une touffe de cils qui baignent dans un film. A chaque neurone correspond un axone qui s'étend jusqu'au bulbe olfactif du cerveau. (fig 20)

Quand un animal inhale des molécules odorantes, elles se fixent sur des protéines réceptrices portées par des cils. L'activation entraîne un signal électrique dans les axones jusqu'au bulbe olfactif.

Le bulbe (fig 17,20) a une organisation en strate. L'élément essentiel du bulbe est la cellule mitrale. Les axones convergent dans le bulbe et se concentrent au sein de corpuscules appelés glomérules sur les dendrites des cellules mitrales qu'ils excitent. Dans chaque glomérule, 25000 axones établissent des synapses sur les dendrites de 25 cellules mitrales. Il existe des cellules périglomérulaires connectées. Ce réseau permet des réactions intracellulaires et interglomérulaires.

- 1) La zone superficielle est le 1^{er} étage d'interaction
- 2) Cellules granulaires (fig 20a) sont le 2^{ème} étage.
- 3) Cortex olfactif, 3^{ème} étage.

Le message olfactif n'arrive au cortex que par une chaîne de 2 neurones sans passer par le thalamus. La convergence d'un grand nombre de récepteurs sur peu de glomérules confère une grande sensibilité.

Pour savoir comment les chimiorécepteurs portés par les neurorécepteurs détectent les molécules odorantes, 2 chercheurs ont cherché chez les mammifères les gènes qui codent les chimiorécepteur. Par clonage ils ont isolés les gènes des chimiorécepteur olfactifs. Par hybridation ils ont déduit le nombre de gènes à 1000. Chaque type est exprimé dans des

milliers de neurorécepteurs. 1 % de tous nos gènes sont dédiés aux odeurs. Chaque type est sensible à plusieurs molécules. Pour sentir un parfum, le cerveau détermine quels chimiorécepteurs ont été activés. Comment le cerveau sait lesquels ont été activés ? Chacun des 1000 chimiorécepteur s'exprime dans près de 1 pour 1000 neurorécepteur. Chaque neurorécepteur n'exprime qu'un seul gène de chimiorécepteur et assure une fonction spécifique. Comment le cerveau sait quel neurorécepteur on été activés ? (fig 22) C'est grâce aux 3 glomérules indépendants. Le nombre de glomérules est quasi équivalent au nombre de chimiorécepteurs. Comme chaque neurone exprime un chimiorécepteur, chaque neurorécepteur e connecte à un glomérule différent.

- **Le sens voméronasal**

L'organe voméronasal est indépendant des organes olfactifs des fosses nasales. Sa présence est lié à la vie terrestre. Il est absent chez les poissons et oiseaux, il est développé chez les lézards et les serpents. L'organe voméronasal comporte comme un analyseur qui détecte des molécules stimulantes et transmet l'information au cerveau. La perception se fonde sur la présence de neurones dans l'épithélium voméronasal. L'épithélium voméronasal est différent de l'organe olfactif par la présence de villosités au lieu de cils et présence de glande de Bowman. L'organe voméronasal intervient dans la détection de phéromones qui commandent les comportements reproducteurs et sociaux. Les molécules testées sont apportées par la langue. Chez l'homme il régresse après la mise en place des fonctions endocrine.

3 Les mécanorécepteurs

Les mécanorécepteurs réagissent par activation ou inhibition des canaux ioniques sous l'action de déformation membranaire

3.1 Mécanorécepteurs propriocepteurs

Les propriocepteurs renseignent l'animal sur la position et le mouvement des parties du corps. Chez les arthropodes et vertébrés le fonctionnement est différent pour le squelette interne ou externe

3.1.1 Propriocepteurs chez les arthropodes

(fig 25 26) Le fonctionnement des organes sensoriels est lié à la cuticule. Ils sont proprioceptifs ou extéroceptifs.

Les sensilles trichoïdes du tégument et sur les antennes, les tarsi et les cerques jouent des rôles différents. Chez la blatte les récepteurs de vibration permettent la fuite de l'animal. Une sensille est constituée d'une soie sensorielle sécrétée par les cellules trichogène. Elle est innervée par des cellules sensorielles bipolaires. La cellule tormogène est associée à la cellule trichogène. Elle sécrète une fine couche de cuticule sur laquelle s'articule la soie. Tous les mouvements de la soie excitent la cellule sensorielle. Dans le cas des organes placodes, ils renseignent sur la déformation des articles des appendices.

Les sensilles campaniformes sont sur les cils et les tarsi. Ils sont proprioceptifs. C'est un dôme composé de 2 couches, l'interne est en contact avec la cellule sensorielle. Elles notent les différences de tension sur la cuticule.

3.1.2 Propriocepteurs chez les vertébrés

- **Tension musculaire**

Les mécanorécepteurs des muscles, tendons, articulations sont de 3 type

- Articulation détectent les mouvements angulaires dans le ligament
- Fuseaux neuromusculaires. Une fibre nerveuse sensitive est enroulée autour de fibres musculaires modifiées. Ce

sont des propriocepteurs qui détectent le degré d'allongement ou de contraction d'un muscle. Le nerf réagit au mouvement du muscle

- Organes tendineux de Golgi : tendons

- **La pression sanguine fig 29**

Des barorécepteurs surveillent la pression des artères. Ils existent dans le sinus carotidiens. Etirement de l'artère est lié à la pression. Ils existent dans l'aorte et le cœur. Par réflexe le rythme cardiaque est modifié.

- **Douleurs physique : Les nocirécepteurs**

Ils renseignent sur les influx traumatisants. Un stimulus entraîne un réflexe de retrait et changement du rythme cardiaque et de la pression sanguine. Ce sont les dendrites de neurones peux ou pas myélinisés. Il y a des seuils différents qui entraînent des réactions avec ou sans dommage.

3.2 Mécanorécepteurs extérocepteurs

3.2.1 Mécanorécepteurs extérocepteurs des invertébrés

Les cnidaires et les cténaires sont sensibles aux vibrations et aux statorécepteurs (fig 6). Les rhopalies sont associées aux statorécepteurs. Les mécanorécepteurs des arthropodes sont différents à cause de la présence de la cuticule. Les organes chordotonaux (fig 30) sont sensibles aux variations de tension, d'air, des articles d'appendices, de pesanteur, de vibration acoustique.

L'organe scolopidie comporte des cellules sensorielles, des cellules recouvrantes, des cellules coiffées, souvent reliées au tégument. Le sens statique renseigne sur la position du corps dans l'espace grâce aux statocystes. Ce sont de petites vésicules avec des statolithes. Le statolithe est en contact avec des cellules sensorielles ciliées stimulées par sa position. L'origine des statolithes : si le cyste est ouvert alors un grain de sédiment s'introduit si il est fermé c'est une sécrétion calcaire.

Chez les coelentérés il y a 2 types de cystes : Les plathelminthes ont 1 cyste, les bivalves ont une sphère avec plusieurs statolithes variés

Chez les céphalopodes, les statocystes sont organisés pour la gravité et l'accélération comme les oreilles des vertébrés. Chez les arthropodes, ils détectent la position et l'accélération angulaire

3.2.2 Mécanorécepteurs extérocepteurs des invertébrés

- **Toucher et pression**

Chez les vertébrés il y a différents et se trouvent dans l'épiderme, hypoderme et derme.

- Les corpuscules de Meissner. Ils répondent à un contact léger. Ce sont des papilles dermiques des extrémités. On les trouve sur la paume des doigts et orteils. Le corps ovoïde a une mince capsule conjonctive entourant des tissus de soutien dans....

- Disque de Merkel : permet de mesurer la durée et l'intensité de pression sur les papilles dermiques. Le cerveau apprend à ignorer les signaux de nombreux récepteurs

- Les corpuscules de Pacini (fig 34). Permet de mesurer des pressions plus fortes dans l'hypoderme. Il apparaît en microscopie comme des cercles concentriques reliés à un neurone sensoriel.

- **Organe de ligne latérale :**

Cyclostomes chez les poissons et la larve des amphibiens. C'est un canal rempli d'eau le long du corps et de la tête. Le canal est tapissé d'amas de cellules sensorielles dont les extrémités dendritiques sont coiffées de gels ou cupules. Les mouvements déforment les cellules ciliées et génèrent un influx nerveux. Cela

détecte la direction et la force du courant, les objets mobiles et immobiles.

- **Accélération linéaire et angulaire**

Chez les mammifères, les statorécepteurs sont liés aux récepteurs d'accélération angulaire et aux récepteurs de vibration dans l'oreille interne. L'oreille (fig 35) est composée de 3 parties : oreille externe, moyenne et interne. L'oreille externe avec le pavillon et le conduit auditif. L'oreille moyenne (caisse du tympan) : membrane du tympan, cloison osseuse avec 2 petites ouvertures (fenêtre ovale et la ronde). La chaîne de 3 osselets (marteau, enclume, étrier) relie le tympan à ...

La trompe d'Eustache fait communiquer l'oreille moyenne et le pharynx. L'oreille interne est remplie de liquide. C'est le « labyrinthe ». Il est situé dans une cavité de l'os temporal ou labyrinthe osseux. Il y a un labyrinthe membraneux avec de l'endolymphe et du périlymphe. Le labyrinthe membraneux comprend plusieurs parties communicantes entre elles. Il peut être séparé en vestibule (organe statique ou d'équilibration), cochlée ou spirale osseuse (organe d'audition). Les récepteurs vestibulaires sont de 2 sortes : organe otolithique, canaux semi-circulaires.

Organes otolithiques : ils réagissent aux accélérations linéaires. Ce sont l'utricule et la saccule (forme de sac). Ils contiennent chacune une couche de cellules ciliées : la macule. Les cellules sensorielles ciliées sont entourées de cellules de soutien (fig 38-40). Les cils se dressent dans la membrane otolithique sur lesquels sont des cristaux de CaCO₃ (les otoconiums ou otolithes). En mouvement, les otolithes font courber les cils dans une direction. Le stimulus qui atteint les cellules sensorielles ciliées est opposé au mouvement des otolithes. Les influx transmettent alors l'information au cerveau.

Les 3 canaux semi-circulaires : Le canal vertical antérieur, le canal horizontal, le canal vertical postérieur. Ils sont disposés perpendiculairement. Ils détectent l'accélération angulaire de la tête dans les 3 axes (axe oui, non, toucher épaules). Chaque canal possède à l'une des extrémités un renflement : l'ampoule qui contient des cellules épithéliales ciliées et la crête ampullaire. Les cils pénètrent dans une membrane gélatineuse, la cupule. Alors que dans l'hémacule, ce sont Dans les canaux semi-circulaires la masse est liquide, c'est l'endolymphe.

En tournant la tête : Il y a libération d'un transmetteur chimique qui active les terminaisons neuronales. À vitesse constante l'endolymphe se déplace comme la tête et les cils reprennent leur position de repos. Pour cette raison les cellules ciliées ne sont stimulées qu'au cours de changement de rotation de la tête. De façon simplifiée : les macules sur lesquelles appuient les otolithes sont sensibles et que les crêtes réagissent au déplacement de l'endolymphe. Et signalent l'accélération angulaire et donc renseignent sur les changements de position.

- **Les ondes sonores**

L'énergie sonore se transmet par vibration des molécules du milieu. (niveau sonore en dB, la fréquence en Hz, la durée en secondes). La sensibilité aux ondes sonores existe chez les insectes et chez les vertébrés pour la communication. Il y a l'audition et l'émission.

Structure de l'oreille interne (ou lobe membraneux). C'est le vestibule et la cochlée (ou limaçon), spirale osseuse comprenant la spirale membraneuse (remplie de périlymphe). (fig 42) La spirale membraneuse : composée d'une rampe vestibulaire et d'une rampe tympanique et d'un canal étroit cochléaire rempli d'endolymphe. La paroi inférieure du canal

cochléaire en contact avec la rampe tympanique est la membrane basilaire. Dessus repose l'organe de Corti.

Le cheminement du son. Les ondes sonores pénètrent dans l'oreille externe puis moyenne puis dans l'organe de Corti. L'oreille externe a un rôle de filtration et de canalisation du son. Le pavillon est réduit chez l'homme mais plus développé chez d'autres mammifères pour détecter la direction du son. Au fond du conduit auditif, le son fait vibrer le tympan qui le transmet aux 3 osselets. L'étrier transmet à la fenêtre ovale qui recouvre l'orifice séparant l'oreille moyenne de l'oreille interne. Comme la fenêtre ovale a une surface beaucoup plus petite que le tympan, les vibrations sont augmentées 15 à 20 fois. Les vibrations se transmettent à la chaîne d'osselets qui les transforment en vibration du liquide qui se propage dans le périlymphe et l'endolymphe et déplaçant les différentes membranes cochléaires qui obstruent le canal cochléaire. La quantité d'énergie transmise à l'oreille interne peut être réduite par le muscle de l'oreille moyenne. Il modifie la position de l'étrier sur la fenêtre et Ils amortissent les sons et améliorent l'audition dans certaines bandes de fréquence.

L'organe de Corti (fig 42,44) Les parties neurosensorielles de la cochlée : Cellules ciliées externes (réparties sur 3 rangs) et les cellules ciliées internes (1 rangée unique). Elles reposent sur toute la membrane basilaire (conjonctif élastique). Au sommet de toutes les cellules ciliées, des stéréocils rigides en 3 ou 4 rangées de cils dessinent des V ouverts vers le canal cochléaire pour capter au mieux les vibrations. Ce ne sont pas de vrais cils car ce sont des filaments d'actine et non pas des microtubules.

Dans les 2 cellules ciliées (ext,int) l'ensemble des stéréocils d'une même touffe est relié par le pôle apical. Dans la cellule extérieure, les cils sont maintenus par la cellule de Deiters. Il existe un couplage mécanique entre la membrane tectoriale et les cellules ciliées.

Fonctionnement de l'organe de Corti. Les stéréocils transforment les vibrations acoustiques en décharges nerveuses par l'intermédiaire de canaux ioniques. Les canaux ioniques à l'extrémité des cils les plus courts s'ouvrent quand les cils longs sont activés c'est à dire quand il existe un son. Le fléchissement des cils étire des liens apicaux qui ouvrent les canaux ioniques. L'onde est amplifiée par les cellules ciliées internes sensorielles. Elles sont à leurs tours excités et leurs canaux ioniques s'ouvrent. L'organe de Corti transforme donc les ondes acoustiques en influx nerveux. Les cellules situées le plus près de l'oreille moyenne détectent les sons de fréquence élevée, c'est à dire aigus. Les sons les plus éloignés réagissent aux graves. Seules les cellules ciliées internes (3500 cellules) transforment cette énergie en décharge nerveuse pour le cerveau. Les cellules ciliées externes (12000) ont un rôle mécanique d'amplification et de filtrage des fréquences. Cette amplification est sélective en fonction des fréquences. Le son le plus faible correspond par définition à 0 dB. La marge d'intensité audible est de 10 à 1200 dB, la fréquence de 20 à 20 000 Hz. Cet appareil est vulnérable. Les cellules ciliées ne sont pas renouvelées. (fig 46).

4 Les Photorécepteurs

La vision est la perception de variations électromagnétiques de longueur d'onde déterminée. Elles ne sont pas toutes visibles par l'homme. Les abeilles voient l'UV, les crotales l'infrarouge. La vision est due à la réactivité de la peau ou de photorécepteurs qui sont toujours des cellules sensorielles primaires. Les récepteurs sont souvent associés pour former des organes comme les yeux. Ces derniers sont rendus performants grâce à des systèmes annexes : cellules pigmentaires qui empêchent la lumière d'arriver dans toutes les directions, système réfringent qui la concentre.

Les photorécepteurs simples des invertébrés primitifs ou ocelles renseignent sur l'intensité et la direction. Les yeux des mollusques céphalopodes et des vertébrés ont un système de lentilles pour focaliser la lumière et former des images comme un appareil photo. Ce sont des yeux « caméruaires ». Les arthropodes ont en plus un 3^e type d'organes visuel qui sont les yeux composés ou à facette. Les différents yeux sont des exemples de la complexification au cours de la phylogenèse. Les cellules photoréceptrices sont toujours des cellules épithéliales modifiées qui possèdent des différenciations visibles.

Des différenciations de membranes renferment les pigments visuels. Chez les cnidaires, cténaires, échinodermes, vertébrés la membrane a pour origine des cils. Chez les plathelminthes, annélides et arthropodes la membrane a pour origine des microvillosités. Les photorécepteurs des mollusques sont ciliaires (bivalves, gastéropodes prosobranches) ou rhabdomériques (gastéropodes pulmonés, céphalopodes). Les molécules photosensibles sont les mêmes pour les yeux rhabdomériques ou ciliés. La membrane photoréceptrice contient un pigment visuel interagissant avec les photons.

4.1 Photorécepteurs des invertébrés

4.1.1 Protozoaires

Les protozoaires n'ont pas vraiment d'organes sensoriels. Cependant les ciliés ont le sens du toucher car ils changent de direction lors d'un contact. Il y a également une sensibilité générale à la lumière.

4.1.2 Cnidaires

Ils sont des métazoaires diploblastiques (deux feuillettes) aquatiques marins pour la plupart. Chez les hydrozoaires, la photoréception se fait par des organes spécialisés près des tentacules ou à la base. Les scyphozoaires ont des ocelles.

4.1.3 Plathelminthes

Ce sont des métazoaires triploblastiques acéломates. Il y a 3 classes avec des modes de vie très différents et donc des équipements sensoriels différents : les trématodes qui sont des parasites, les cestodes qui sont des parasites (comme le ténia), les turbellariés ou planaires qui sont des vers libres.

Les turbellariés vivent en mer, dans les milieux humides. Leur équipement est riche et diversifié, ils ont 1 à 3 paires d'ocelles. Chaque ocelle est une cupule avec des cellules pigmentaires. Les cellules sensibles sont des cellules bipolaires avec une extrémité dendritique vers le fond de la cupule. Cette disposition caractérise les yeux à rétine inversée. Les cellules sensibles reçoivent la lumière sur la couche pigmentée du fond de la cupule. La dendrite a des microvillosités parallèles qui forment un rhabdome primitif.

L'extrémité axonale est en relation avec les ganglions cérébroïdes. Chez les turbellariés il existe aussi des yeux à rétine directe. Dans ce cas les extrémités dendritiques des cellules rétinienues s'insèrent entre les cellules pigmentaires et reçoivent directement la lumière comme les planaires terrestres avec une cornée épidermique qui ferme la cupule.

4.1.4 Les rotifères

Les rotifères sont planctoniques d'eau douce. Ils ont des ocelles qui sont des cellules pigmentaires rouges dont le cytoplasme a parfois des grains réfringents. Les ocelles sont à la base des ganglions cérébroïdes ou près de la couronne de cils. Ils renseignent sur la direction de la lumière et l'intensité.

4.1.5 Les Annélides

Les Annélides sont des triploblastiques céломates métamérisés. Il existe 3 classes, les polychètes, les

oligochètes, les achètes (sangsues). Les polychètes errants ont des récepteurs développés, les achètes ont un équipement développé avec la vie active. Les oligochètes ont des organes sensoriels atrophiés avec une vie souterraine.

Les polychètes ont des yeux céphaliques sur le prostomium et des yeux dermiques qui peuvent être n'importe où. Il existe une extrême diversité (fig 50.52) Il existe des yeux simple (1 cellule sensorielle avec des pigments), des yeux en cupule, des yeux camérolaires, des yeux composés.

Les achètes ont des yeux céphaliques : Les cellules pigmentaires forment une cupule.

Les oligochètes n'ont pas de vrais yeux, juste des cellules photoréceptrices disséminées. L'extrémité est creusée d'une cavité interne avec des microvillosités. L'ensemble est le phaosome.

4.1.6 Les mollusques

Ce sont des métazoaires triploblastiques coelomates non métamérisés. Il existe 7 classes mais ne sont traités que les gastéropodes, bivalves et céphalopodes.

- **Les gastéropodes**

(fig 54, 55) Les yeux sont portés par des tentacules céphaliques oculaires soit à la base des tentacules chez les pulmonés basommatophores. Ces sont des ocelles à cupules pigmentées. Les plus simple sont des cupules épidermique ouverte avec des cellules pigmentaires et des cellules rétinienne. Chez les gastéropodes, l'ocelle la plus évoluée appartient à l'escargot.

- **Les bivalves et lamellibranches**

n'ont pas de tête donc pas de tentacules céphaliques. La perception se fait par des yeux palléaux (manteaux) sur le bord des lobes du manteau. Au niveau des yeux sur le 1^{er} filament branchial.

Les arcas (fig 53 12) ont des yeux qui sont des cupules ectodermiques bordées par des cellules pigmentaires alternant avec des cellules sensorielles rétinienne. Ces cupules sont parfois remplies d'une sécrétion cristalline. Les yeux palléaux peuvent être des yeux composés car il y a juxtaposition de groupes cellulaires comprenant 5 à 6 cellules pigmentaires entourant 1 cellule sensorielle rétinienne. Cellules en groupe sont surmonté d'éléments cristallins ou phaosphères (fig 53.12.13)

Les pecten possèdent 60 yeux bleus ou brun foncés de 1mm de diamètre disposés le long du manteau. Ils servent à détecter le mouvement (fig 57). Chaque œil comporte une grosse lentille : le cristallin en contact avec une rétine à deux couches dont chacune contient 5000 cellules photoréceptrices. Derrière la rétine se trouve un reflet hémisphérique, l'argentea très mince, puis une couche épaisse de pigments sombre. L'argentea et la couche pigmentaire forme le miroir (fig 57)

La rétine possède une rétine distale et une rétine proximale. La rétine distale est formée de cellule à cils modifiés. Le pôle apical est tourné vers le cristallin. Pour la rétine proximale les segments externe des récepteurs sont couverts de microvillosités qui font face au miroir. Le nerf optique est formé par réunion des axones des récepteurs proximaux et distaux.

L'argentea est faite de couches alternées de cytoplasme et de cristaux de guanine (fig 59). Le miroir concave avec une longueur focale de 200 micromètre forme une image inverse sur la rétine distale. Les deux couches de rétine ont des propriétés physiologiques différentes.

Les axones proximales produisent un train d'ondes ou potentiel d'action lorsque l'œil est éclairé, c'est une réponse ON. Les axones distaux produisent un train d'ondes ou potentiel d'action lorsque l'œil est dans l'ombre, c'est une réponse OFF. La lumière

a un effet excitateur et inhibiteur. Dans la couche distale les cellules photoréceptrices ont une réponse OFF lorsque un objet traverse le champ de vision. Le mouvement est détecté par assombrissement successif de photorécepteurs voisins. Les cellules OFF préviennent l'approche d'un prédateur. Les cellules ON signalent l'éclairage de l'environnement utile pour la migration et le choix de l'habitat. L'œil de Pecten est le type original de l'œil à miroir mais est un type rare. La performance à la luminosité est contrebalancée par une mauvaise performance au contraste.

La lumière traverse la couche distale des récepteurs une fois sans être focalisée avant d'y revenir sous forme d'image nette après réflexion sur le miroir. Ce processus entraîne une réduction de moitié du contraste par rapport à l'œil à lentille. Donc la pecten voit le monde à travers un brouillard.

- **Les Céphalopodes.**

La tête des céphalopodes porte 2 yeux latéraux. Ce sont des organes peu perfectionnés chez le nautilus et les tétrabranchiaux. (fig 60). Ce sont de simples vésicules ouvertes à l'extérieur, remplies d'eau de mer tapissées par une rétine de cellule pigmentaire et des cellules sensorielles rétinienne en bâtonnets dirigés vers la cavité de l'œil. Cet œil n'a ni cornée ni cristallin.

Les yeux des céphalopodes dibranchiaux sont comme ceux des vertébrés : camérolaires (c'est-à-dire avec des lentilles). Une coupe sagittale d'un œil de sèche (fig 61) : Les téguments forment un pli. C'est la paupière circulaire. La fente peut être réduite par la contraction muscle orbiculaire dans le pli. La cornée percée d'un trou par lequel l'eau de mer rentre dans la chambre aqueuse est transparente. L'œil est enveloppé avec une paroi cartilagineuse équivalente de la sclérotine des vertébrés. À l'avant, un repli qui contient un cartilage forme l'iris. L'ouverture est une fente allongée avec un bord sinueux et qui s'emboîtent parfaitement. La chambre aqueuse située derrière la cornée se prolonge loin vers l'arrière. Un cristallin biconvexe transparent maintenu en place par l'équivalent du processus ciliaire est une séparation.

Les courbures des 2 faces du cristallin sont différentes. La chambre remplies d'humeur vitrée est tapissée par la rétine qui est composée (de l'intérieur vers l'extérieur) de couche cellulaire, membrane limitante pigmentée interne, assise de bâtonnets séparés par des cellules de soutien riches en pigments, membrane limitante externe. De chaque cellule à bâtonnet part une fibre nerveuse qui rejoint les ganglions.

L'œil est logé dans une capsule cartilagineuse céphalique. Des muscles s'attachent au cartilage et à la surface externe de l'œil pour permettre le mouvement.

Conclusion : L'œil du céphalopode rappelle celui des vertébrés. La convergence des organisations aboutit presque à des plans identiques. Mais la différence des détails est importante. Les céphalopodes ont des yeux à vision directe c'est-à-dire que les bâtonnets sont frappés directement par la lumière à la différence des vertébrés

4.1.7 Arthropodes

Les Arthropodes sont des métazoaires triploblastique coelome métamérisés. La limule a 3 paires d'yeux : des yeux larvaires (qui dégèneront), des yeux médian, des yeux antérieurs qui sont des ocelles à cupule pigmentée avec un cristallin et une cornée cuticulaire et 2 yeux composés latéraux

La structure de base des ces derniers sont les ommatidies. Chaque ommatidie est composée de 10 à 15 amas de cellules photoréceptrice entourant un rhabdome central. Le rhabdome est formé par un ensemble de microvillosités - Les microvillosités d'une même cellule photoréceptrice ayant la même orientation et constituant un même rhabdome - Les

ommatidies ne sont pas séparées par des cellules pigmentaires. Chaque groupe de cellule comporte une cornée mais est dépourvu de cristallin (Fig. yeux des arthropodes)

Chez les arachnides et myriapodes (fig 51 abcde, 64ef) il existe uniquement des ocelles avec un cristallin transparent qui remplit la plus grande partie de la cupule pigmentée. Ce cristallin est sécrété par des cellules cornéagènes d'origine épidermique. Les cellules rétinienne forment des rhabdomère associés pour former un rhabdome. La qualité de l'image dépend du nombre de rhabdome (100 à 4500). Dans le meilleur des cas, le nombre de rhabdome est très faible par rapport au nombre de bâtonnets et cônes des vertébrés et l'image est peu précise.

Les yeux latéraux ont des rhabdomes tournés vers le cristallin et leur vision est directe (fig 51b 64e). Ils présideraient à la vision diurne. Au contraire, dans les yeux médians, les rhabdomes sont éloignés du cristallin et la vision est inversée (51c 64f), cela présiderait pour la vision nocturne.

Une couche cellulaire localisée derrière la vésicule oculaire est le fond de l'œil. Cette couche post-rétinienne peut renfermer des cristaux qui réfléchissent la lumière vers le rhabdome

- **Les crustacés et les insectes**

Ils possèdent 2 types d'organes photosensibles : les yeux simples ou ocelles et les yeux composés ou à facettes. Ils ont des rôles différents. Les yeux de certains crustacés sont pédonculés et donc orientables (c'est-à-dire sessiles). Les cellules sensorielles qui sont épidermiques spécialisées disposées en une couche sont la rétine. Leur prolongement est le nerf optique. Les cellules rétinienne reposent sur une membrane basale en continuité avec celle de l'hypoderme banal. Cette membrane est criblée de trous par où passe les fibres du nerf optique, on l'appelle la membrane défenestrée (fig 66)

Au-dessus de la cellule photoréceptrice, la cornée d'origine cuticulaire est transparente et constitue un dioptre de forme biconvexe, convexe, ou plan. Elle transmet et concentre la lumière. Dans les ocelles (fig 65a) il y a un seul système dioptrique pour l'ensemble des cellules photoréceptrices alors que au niveau des yeux composés il existe autant d'appareils dioptriques ou cornéules que de groupes de cellules sensorielles (fig 65a 66ab).

Les formations annexes particulièrement nombreuses contiennent des cellules cornéagènes qui sécrètent la cornée, les cellules pigmentaires qui isolent chaque type de cellule sensorielle rétinienne ou constituent une cupule sombre autour de l'œil et les cellules cristalliniennes qui élaborent une structure réfringente : le cristallin.

La substance photosensible des yeux d'insectes est proche de la rhodopsine. Les yeux composés sont caractéristiques des insectes et crustacés. Ils résultent de la juxtaposition d'unités de base appelées ommatidies. Chaque ommatidie comporte une cornéule ou facette biconvexe ou plan convexe élaborée par 2 cellules cornéagènes latérales (fig 65 66). Les cornéules sont renouvelées à chaque mue, elles ont des formes variables (forme hexagonale).

Un cristallin sécrété par 4 cellules cristalliniennes. Le cristallin transparent constitue un dioptre qui concentre et transmet la lumière sur le rhabdome

Une rétine constituée par 6 à 8 cellules allongées plus ou moins pigmentées étroites à la base et prolongée par un axone qui traverse la membrane fenestrée. Ces cellules sont le rhabdome

Le rhabdome est formé par autant de rhabdomères que de cellules sensorielles rétinienne. Chaque rhabdomère est formé de très nombreuses microvillosités. Chaque ommatidie est isolée par des cellules pigmentaires constituant un manchon supérieur

de cellules pigmentaires iridiennes et un manchon inférieur de cellules pigmentaires rétinienne. De plus chaque ommatidie est pourvu de trachées qui se ramifient entre cellules pigmentaires après avoir traversé la membrane fenestrée. Ces trachées sont très développées chez les espèces nocturnes ou crépusculaires, elles constituent une base réfléchissante qui renvoie les faisceaux lumineux vers les cellules rétinienne

D'après leur structure et la disposition des cellules pigmentaires, les yeux composés se répartissent en deux catégories : les yeux à vision par apposition et les yeux à vision par superposition.

Dans l'œil à vision par apposition (fig 66ac) chaque ommatidie est parfaitement enveloppée par les cellules pigmentaires qui constituent un manchon continu. L'isolement pigmentaire est tel que seuls les rayons parallèles à l'axe de l'ommatidie peuvent pénétrer. Chaque ommatidie ne perçoit que l'objet dans son angle d'ouverture c'est-à-dire de 1 degré chez l'abeille jusqu'à 7 à 8 chez d'autres insectes. Il ne se forme qu'une mosaïque de points, les images sont juxtaposées et l'œil forme des images par apposition c'est-à-dire les unes à côté des autres. Ce dispositif assure une image nette mais peu lumineuse. C'est le système de vision des insectes diurnes.

La vision par superposition (fig 66bd). Chez les insectes en lumière faible, le système trachéen constitue une base réfléchissante et la structure des ommatidies est légèrement modifiée. Les cellules visuelles sont reliées par un long pédoncule translucide à la base du cristallin et le rhabdome n'est visible qu'à la base des cellules. Les cellules pigmentaires qui entourent ces pédoncules se prolongent jusqu'au niveau de la cornée et doublent ainsi les cellules pigmentaires iridiennes. Leur pigment subit une migration nyctémérale. En pleine lumière le pigment est uniformément réparti. La nuit, il migre vers la cornée, cela permet aux rayons obliques de traverser les ommatidies et de pénétrer dans le rhabdome voisin, il en résulte une image floue mais lumineuse. Un point lumineux excite plusieurs ommatidies.

Ces différents types d'yeux ne sont pas liés à la systémique. Il existe même des yeux qui sont par apposition pour une partie et superposition pour l'autre.

4.2 Photorécepteurs des vertébrés

4.2.1 Structure de l'œil des vertébrés

Les photorécepteurs des vertébrés sont associés à un ensemble de structures complexes formant l'œil. (fig 67, 68, 69). Certaines de ces structures réalisent une chambre photographique sphérique, c'est le globe oculaire. Celui-ci se trouve dans une orbite. Les autres structures sont annexes, ce sont des structures motrices et de protection du globe oculaire

- **Organes annexes du globe oculaire**

Ce sont des muscles oculaires qui sont responsables du mouvement. Les organes de protection sont les paupières, les cils, les sourcils, les glandes lacrymales.

Les paupières empêchent la lumière de pénétrer pendant le sommeil ou lorsque la lumière est trop vive, elles lubrifient également les globes oculaires. Les cils et sourcils protègent des particules étrangères, de la sueur et des rayons directs du soleil. Les glandes lacrymales sécrètent le liquide lacrymal ou larmes qui nettoie, lubrifie et humecte. Une fois sécrété il est répandu par clignement de la paupière. Chaque glande produit environ 1 ml/j

- **Le globe oculaire**

Il mesure 2.5 cm de diamètre et compte 2 parties essentielles d'origine embryonnaire différentes. Les photorécepteurs disposés en écran hémisphérique ou rétine reliée à l'encéphale par le nerf optique. Rétine et nerf optique proviennent d'une évagination du diencephale. Un système optique destiné à former l'image d'un objet sur une rétine. L'élément fondamental est le cristallin qui joue le rôle d'une lentille convergente. Il résulte de l'invagination d'une placode épiblastique. Double paroi nourricière et protectrice de la rétine, choroïde d'une part et sclérotique d'autre part. Toutes deux différenciées à partir du mésenchyme.

- **Système dioptrique**

Quand on regarde un objet, la lumière traverse la cornée ou elle est focalisée puis l'humeur aqueuse puis la pupille de l'iris qui agit comme un diaphragme (c'est la partie colorée) puis le cristallin qui sert à la mise au point avec une forme de disque biconvexe. L'image se forme alors sur la rétine.

Chez les mammifères, le cristallin est rattaché au muscle ciliaire par des ligaments qui divisent la cavité en 2 chambres : antérieure et postérieure. Le cristallin change de forme par la traction des muscles ciliaires. Pour voir loin, le cristallin est aplati, pour voir près il est arrondi. C'est l'accommodation.

Chez les animaux aquatiques, le cristallin est sphérique et ne change pas de courbure. La mise au point se fait par changement de la position du cristallin. La lumière traverse le cristallin puis un gel, le corps vitreux jusqu'à la rétine qui transmet des impulsions électriques jusqu'au cerveau. L'œil est comme un appareil photo, tout l'avant permet la mise au point sur la rétine.

- **La rétine (fig 70 73 74)**

La rétine est une mince couche de tissus nerveux qui tapissent le fond de l'œil d'une épaisseur de 350nm. Elle est constituée de 3 couches de neurones séparées par 2 zones où ont lieu les contacts synaptiques. Ce sont les couches pléxiformes interne et externe. Les 3 couches de neurones sont : La couche de cellules photoréceptrices, La couche de cellules bipolaires, La couche de cellules ganglionnaires.

Il existe encore deux autres types de neurones : les cellules horizontales et les cellules amacrines. Entourant ces neurones, des cellules gliales jouent un rôle nourricier et protecteur. La couche externe de rétine en contact avec la choroïde est l'épithélium pigmentaire : une couche de cellule épithéliale qui contiennent la mélanine. L'épithélium pigmentaire absorbe la lumière et l'empêche de se réfléchir et disperse dans le globe oculaire. Les cellules photoréceptrices sont dans la partie externe de la rétine contre l'épithélium pigmentaire. Elles traduisent les signaux lumineux en impulsions nerveuses transmises dans les couches successives des neurones rétinien et viennent exciter les cellules ganglionnaires dont les axones sont les fibres du nerf optique.

Fond de l'œil (fig 69). On trouve 2 points importants : La ou les fibres des cellules ganglionnaires convergent, quittent la rétine et forment le nerf optique. C'est la tache aveugle. 2 vaisseaux (artère et veine rétinienne centrale s'étalent à la face interne de la rétine) proche de l'axe optique : la fovéa, ovale et jaunâtre est munie d'une dépression où ne se trouve que des cellules photoréceptrices à cônes.

Il existe 2 types de cellules photoréceptrices connues sous les noms de cônes et bâtonnets à cause de la forme des extrémités sensibles à la lumière qui forme la couche externe de la rétine. Il faut que la lumière traverse toutes les couches de cellules rétinien avant d'atteindre les photorécepteurs et de les stimuler puisque les extrémités des bâtonnets et cônes se trouvent sur la face de la rétine opposée à l'arrivée de la lumière. Les cellules photoréceptrice comportent plusieurs parties distinctes. (Fig 70,71,72).

À l'extrémité distale du photorécepteur proche de l'épithélium pigmentaire se trouve le segment externe. Il est formé par empilement de très nombreux saccules membranaires perpendiculaire à l'axe des cellules et entourée par la membrane cellulaire externe. Dans le cas des cônes cet empilement de membrane est formée par des invaginations de la membrane cellulaire comme une grande nappe repliée plusieurs fois sur elle-même. Dans le cas des bâtonnets, se sont de petits disques enveloppés par la membrane externe comme des comprimés empilés dans des tubes. Les segments externes des cônes sont effilés alors que ceux des bâtonnets sont cylindriques.

À son extrémité proximale la cellule photoréceptrice forme une terminaison synaptique qui est en relation avec le nerf optique par l'intermédiaire des cellules des couches interne de la rétine.

Le segment interne est la région comprise entre les extrémités distales et proximales de la cellule. Il contient le noyau, RE, Golgi, Mitochondries. Il est relié à la base du segment externe par un cil.

Le segment externe des photorécepteurs est renouvelé à un rythme rapide dans les bâtonnets, 1 à 3 nouveaux disques viennent s'ajouter chaque heure. Simultanément les anciens sont éliminés et phagocytés par les cellules de l'épithélium pigmentaire.

4.2.2 Mode de fonctionnement des cellules pigmentaires.

Les photorécepteurs ont un double rôle, d'une part d'enregistrer l'impact des photons, d'autre part, traduire cette information en signal qui peut être transmise jusqu'aux aires visuelles.

Ce signal électrique est produit par un changement de la perméabilité de la membrane externe de la cellule à certains ions. Le problème de l'excitation visuelle a donc été abordé de 2 manières :

Les biochimistes ont cherché quelle molécule absorbe les photons incidents et moléculaires.

Les électrophysiologistes ont décrit les variations des propriétés électriques de la membrane externe.

- **Les propriétés électrophysiques (fig 73-74)**

Dans la rétine, le signal nerveux naît dans les cellules photoréceptrices qui contiennent un pigment sensible à la lumière et convertissent le stimulus lumineux en message électrique. Ce message rencontre alors les différentes couches des neurones rétinien qui assure le traitement de l'info visuelle.

Au niveau de la Fovéa, les cellules sensibles sont des cônes. À ce niveau chaque cellule photoréceptrice passe le message nerveux à une 2nde cellule, la cellule bipolaire qui le passe à la cellule ganglionnaire, ce chemin constitue la voie principale parcourue par le signal visuel en direction du cerveau où il est analysé. En réalité la complexité des connexions entre neurones rétinien n'a cette simplicité qu'au niveau de la fovéa. À mesure qu'on s'éloigne de la fovéa, la population de cellules photoréceptrices se diversifie et les bâtonnets prédominent, de même le câblage se complique. De nombreuses cellules photoréceptrices convergent sur une seule cellule bipolaire et plusieurs cellules bipolaires convergent sur une cellule ganglionnaire. Il n'y a donc plus de correspondance point par point. Il n'y a donc plus de correspondance point par point entre les photorécepteurs et les fibres du nerf optique. De plus même au niveau de la fovéa les cellules horizontales et amacrines interviennent dans cette voie d'accès directement en établissant des connexions latérales. Les cellules horizontales établissent des relations synaptiques entre le s

cellules photoréceptrices et les neurones bipolaire au niveau de la couche du plexus externe.

Les cellules amacrines ont une relation horizontale avec les cellules bipolaires et ganglionnaires dans le plexus interne. Il est admis que les 5 types de cellules rétinienne se subdivisent en sous catégories distinctes représentant environ 50 types de neurones. La diversité des cellules amacrines fait d'elles des éléments modulaires de cellules importants. Toutes ces cellules interagissent pour traiter un message nerveux et constitué de variation de potentiel membranaire des cellules rétinienne. Les bâtonnets et cônes paraissent travailler de façon semblable et sans lumière, la cellule est active. A l'obscurité, la membrane du récepteur et approximativement également perméable aux ions sodium et K^+ . La perméabilité de Na^+ paraît restreinte au segment externe qui contient le pigment photosensible. Les ions Na^+ passent de la solution extracellulaire (plus concentré) vers l'intérieur du segment externe (moins concentré). Le courant électrique dirigé vers l'intérieur des cellules est compensé en partie par un courant d'ion K^+ qui sort des autres parties de la cellule. Il existe donc un courant d'obscurité entrant par le segment externe et sortant par le segment interne (fig 76). Quand un cône ou un bâtonnet absorbe la lumière, le flux entrant d'ions sodium est bloqué, le courant d'obscurité diminue et la polarisation négative du milieu intracellulaire s'accroît. Cette variation négative de voltage transmis constitue une hyperpolarisation. Cette hyperpolarisation se propage vers la terminaison synaptique ou elle est transmise à des cellules rétinienne.

- **Les données de la biochimie. (Fig 76).**

A l'obscurité les cônes et bâtonnets contiennent beaucoup de Guanosine monophosphate cyclique (GMPc) qui se fixent aux pores de la membrane cellulaire permettant le passage des ions sodium. Dans la lumière, la concentration de GMPc chute, puis la perméabilité de la membrane au Na^+ diminue. Cela provoque un changement négatif dans le potentiel de membrane et elle s'hyperpolarise. Les segments externes des cônes et bâtonnets absorbent plus de lumière et produisent un signal électrique. Ils comprennent tous les deux une membrane photosensible c'est à dire une membrane qui absorbe la lumière.

Les pigments sont des protéines colorées capables de modifier leur structure suite à l'absorption de lumière. Ils déclenchent les événements qui entraînent la production d'un potentiel récepteur.

Le seul type de pigment dans les bâtonnets est la Rhodopsine, par contre il existe 3 types différents de pigments photosensibles dans les cônes et donc il existe 3 types différents de cônes. Tous les pigments photosensibles contiennent de la Rétinal (dérivé de vitamine A) couplé à l'Opsine. Le Rétinal est la partie de tous les pigments qui absorbe la lumière. Il provient de la vitamine A qui est un caroténoïde.

Dans la rétine humaine il y a 4 opsines différentes, une pour chaque type de cônes et une pour la Rhodopsine. De faible variation dans la séquence d'acides aminés permettent d'absorber différentes couleurs de lumières incidentes. Les longueurs d'ondes capables de stimuler les photorécepteurs vont de 400 à 700 nm (spectre du visible). La rhodopsine absorbe plutôt du bleu au vert (500 nm) alors que les 3 pigments des cônes absorbent plus efficacement le bleu (420nm) le vert (530nm), et du jaune au rouge (560 + nm).

Le rétinol présente la caractéristique très importante d'exister sous 2 formes.

Dans l'obscurité le rétinol à une forme courbe s'ajuste bien (11' CIS rétinol). Lorsqu'il absorbe la lumière, il se redresse et devient transrétinol qui se sépare de l'Opsine. L'énergie lumineuse sert en premier lieu à redresser la chaîne carbonée qui était courbée entre la chaîne 11 et 12, c'est une isomérisation. C'est la 1^{ère}

étape de transduction et cela entraîne une série de changement de conformation de l'opsine.

La partie protéique du pigment acquiert une activité protéique. Un des intermédiaires conformationnel, la Métarhodopsine II, est capable d'activer la transducine qui elle-même va activer une 3^{ème} protéine, une phosphodiésterase. Celle-ci dissocie le GMPc en 5'GMP ainsi la diminution de la concentration cellulaire en GMPc peut entraîner la fermeture des canaux ioniques sensibles à ce dernier.

Une réduction du courant entrant dans le segment externe et donc hyper mb.

Après son activation par la lumière, le transrétinol reprend la forme 11' CIS rétinol par réaction enzymatique.

Ce système est comme un photomultiplicateur chimique. L'absorption d'un seul photon par la rhodopsine provoque la dissociation rapide de GMPc et bloque l'entrée de la cellule à des millions d'ions sodium. La réponse visuelle est très rapide aussi dans son arrêt grâce à l'existence de de mécanisme d'inactivation de la rhodopsine. Cette inactivation s'effectue par phosphorylation de la forme activé par la Rhodopsine Kinase suivie d'une liaison à une protéine. L'arrestine qui bloque l'interaction de la Rhodopsine et la Transducine.

Un autre aspect fonctionnel important de la transduction visuelle est l'adaptation des récepteurs à des illuminations variées. Cette adaptation est réalisée par les ions Ca^{2+} qui peuvent rentrer par les canaux sensibles au GMPc et qui inhibent la guanylate-cyclase (qui est l'enzyme qui génère le GMPc à partir du GTP) et activent la phosphodiésterase. Lors d'une augmentation de l'éclaircissement, la diminution de l'entrée de Ca^{2+} peut ainsi lever l'inhibition de la cyclase et diminuer l'activation de la phosphodiésterase restaurant le GMPc et donc les cellules sont aptes à réagir à de nouvelles stimulations.

- **Les cônes et bâtonnets**

sont différents dans leur fonction. Les bâtonnets sont des récepteurs de faible luminosité, ils sont si sensibles qu'exposés à la lumière du jour ils sont saturés et inutiles. Les animaux nocturnes ont une grande quantité de bâtonnets.

Les cônes sont utiles pour la vision diurne, ils ont besoin d'une forte luminosité et permettent la détection de mouvement rapide d'objets et la discrimination des couleurs.

4.2.3 Voies visuelles cérébrales et vision binoculaire

La plupart des vertébrés ont 2 yeux, le signal est acheminé par environ 1 million de fibres nerveuses dans le nerf optique. Ces axones des cellules ganglionnaires des rétines émanant de la Fovéa et des cellules périphériques. Une grande partie des fibres du nerf optique gagne le relais intercérébral «Corps genouillé latéral». (Fig 75)

Cependant les axones de chaque nerf optique se séparent en 2 paquets approximativement égaux. La moitié va au corps genouillé ipsilatéral, l'autre moitié va au corps genouillé contralatéral et croise au niveau du chiasma optique. Les axones venant de l'autre œil. De cette façon le corps genouillé gauche reçoit les informations venant des parties gauches de chaque œil.

Les cellules des corps genouillés envoient leurs axones directement aux cortex visuels primaires ipsilatéraux.