

# Travaux Personnels Encadrés

Thème: *Images*

## La perception des couleurs par l'œil

Haïba Lekhal

Per Einar Ellefsen

1<sup>ère</sup> S<sub>3</sub>

2001 - 2002

*Lycée Français Jean Monnet*

## La perception des couleurs par l'oeil

par Haïba Lekhal et Per Einar Ellefsen, 1<sup>ère</sup> S<sub>3</sub>

Ce document est la production écrite du TPE réalisé par Haïba Lekhal et Per Einar Ellefsen, pendant l'année scolaire 2001-2002. Le thème choisi fut *Images*, et le sujet "La perception des couleurs par l'oeil".

Ce dossier fut réalisé en utilisant DocBook, un langage de présentation de documents. De plus, nous avons réalisé un site Internet qui accompagne le TPE et le rend disponible au public:

- <http://www.bioinformatics.org/oeil-couleur/> : La page principale du site.
- <http://www.bioinformatics.org/oeil-couleur/dossier/> : Le dossier, avec possibilité de navigation directe.
- <http://www.bioinformatics.org/oeil-couleur/dossier/book.rtf> : Le document ci-présent, en format RTF.

Copyright © 2001 Haïba Lekhal et Per Einar Ellefsen. Ce document peut être distribué selon les termes du Open Publication License, v1.0 ou plus récente (la version la plus récente peut être trouvée à <http://www.opencontent.org/openpub/>).

# Table des matières

<b>Introduction .....</b>	<b>i</b>
<b>1. L'oeil .....</b>	<b>1</b>
1.1. L'anatomie de l'oeil .....	1
1.2. La rétine .....	2
1.3. Les cônes.....	5
1.4. La iodopsine .....	7
<b>2. La perception des couleurs.....</b>	<b>9</b>
2.1. La lumière .....	9
2.2. La photoréception .....	11
2.3. Le message nerveux .....	13
<b>3. Un cas de perception anormale des couleurs: le daltonisme .....</b>	<b>19</b>
3.1. Gènes et couleurs .....	19
3.2. Le daltonisme .....	19
<b>Conclusion .....</b>	<b>xxi</b>
<b>Bibliographie.....</b>	<b>22</b>
<b>Lexique .....</b>	<b>24</b>

# Liste des illustrations

1-1. L'oeil.....	1
1-2. La rétine.....	3
1-3. Le cône.....	5
1-4. Extrémité synaptique d'un cône.....	6
1-5. Spectres d'absorption des iodopsines.....	7
1-6. Molécule de iodopsine M.....	7
1-7. Rétinal.....	8
2-1. Onde électro-magnétique.....	9
2-2. Le spectre des ondes électro-magnétiques.....	10
2-3. Émission atomique.....	10
2-4. Photoisomérisation du 11-cis-rétinal en tout-trans-rétinal.....	11
2-5. Le courant d'obscurité et l'hyperpolarisation du photorécepteur.....	12
2-6. La transmission synaptique.....	14
2-7. Les deux voies antagonistes.....	15
2-8. Champ récepteur rétinien.....	17
2-9. Mesure du contraste par les cellules horizontales.....	18
2-10. Oppositions des couleurs.....	18

# Introduction

Comme beaucoup d'autres phénomènes naturels, la vision fait partie intégrante de notre vie quotidienne. Nous ne nous posons pourtant pas la question: comment voit-on les couleurs?

La vision est un ensemble de mécanismes physiologiques complexes par lesquels les stimuli lumineux donnent naissance à des sensations. Depuis tout temps, elle a fait l'objet de nombreuses études et expériences, tant sur le plan biologique que physique; qu'il s'agisse des théories anciennes prônant l'idée de l'émission d'un rayon par l'oeil qui permettrait de voir, que ce soit les travaux de Isaac Newton sur les spectres, ou la "Théorie de la vision trichromatique" du grand physicien et médecin anglais Thomas Young, datant de 1801. Pourtant, la découverte de la plupart des mécanismes ne s'est faite que récemment, grâce aux nouvelles techniques: étude des protéines, avancées de la génétique, et *microspectrophotométrie*; la découverte des gènes déterminant notre sensibilité aux couleurs ne s'étant faite qu'en 1986 par deux Américains.

Jugeant le sujet très intéressant, nous nous sommes proposés d'exposer et d'expliquer une partie de ces mécanismes qui permettent la *chromatopsie*, ou perception en couleurs, du monde qui nous entoure, en nous posant les questions suivantes: comment est constitué l'oeil? Quels sont les mécanismes qui nous permettent de percevoir le monde extérieur en couleur? Pourquoi certaines personnes ne perçoivent-elles pas les couleurs comme nous?

Dans cette perspective, nous commencerons dans cette étude par présenter l'anatomie de l'oeil, puis le fonctionnement *biochimique* et nerveux de la perception des couleurs, et nous traiterons finalement d'un cas de perception anormale des couleurs: le daltonisme.

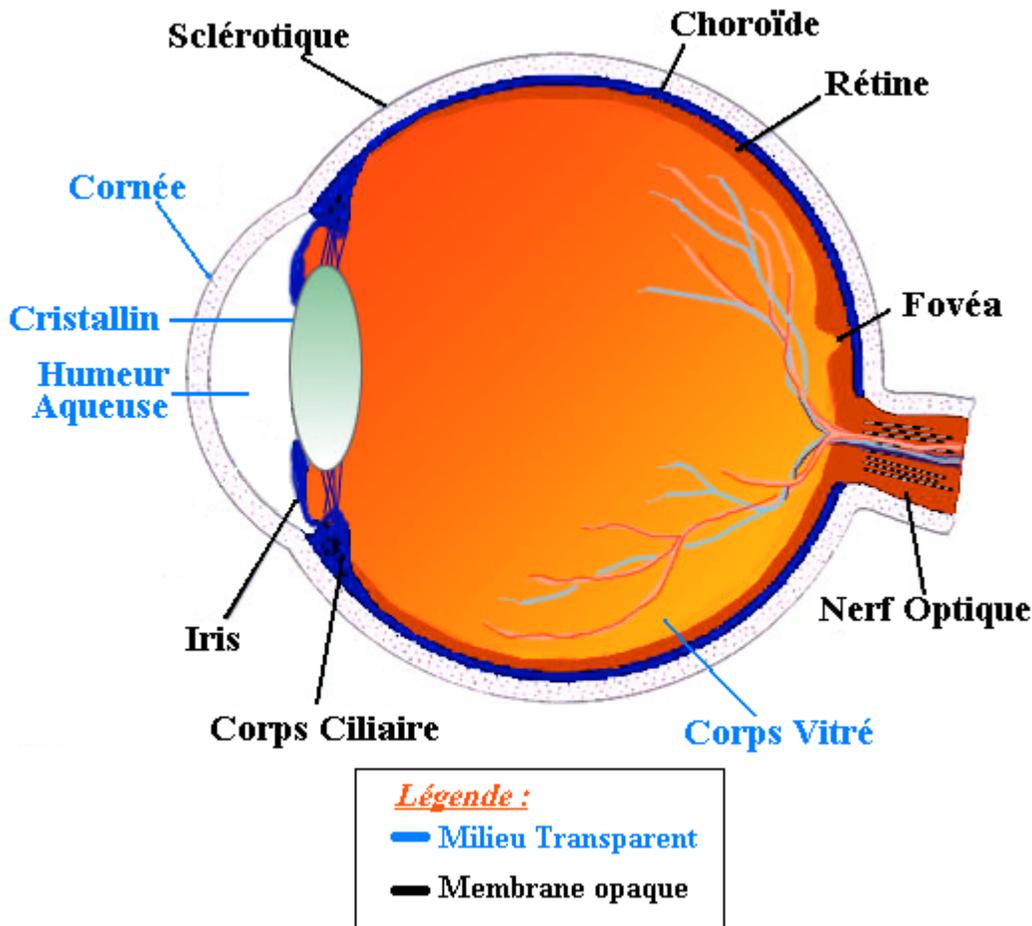


# Chapitre 1. L'oeil

## 1.1. L'anatomie de l'oeil

L'oeil est l'organe de la vision. Il est de faible volume (6.5 cm<sup>3</sup>), pèse 7 grammes, et a la forme d'une sphère d'environ 24 mm de diamètre, complétée vers l'avant par une autre demi-sphère de 8 mm de rayon, la cornée.

Figure 1-1. L'oeil



La paroi du globe oculaire est formée de 3 tuniques :

- La tunique fibreuse, externe, se compose de la sclérotique opaque en arrière et de la cornée transparente en avant. La sclérotique : c'est une membrane rigide qui donne sa forme à l'oeil. Devant, elle devient la cornée. Membrane fibreuse, résistante, elle entoure et protège l'oeil à l'extérieur tout en maintenant sa forme. La sclérotique forme ce que l'on appelle couramment "le blanc de l'oeil". Elle est traversée par un grand nombre de petits canaux (artères, nerfs, veines) et, à l'arrière, par une ouverture où passent les fibres du nerf optique et qui s'appelle la lame criblée. La cornée constitue la *lentille* principale du système optique oculaire ; pour que ce tissu puisse remplir sa fonction il doit être transparent et tout concourt à assurer cette transparence. La cornée est enchâssée dans l'ouverture

antérieure de la sclérotique. La frontière entre cornée et sclérotique, appelée limbe, est une zone semi-transparente qui a la particularité d'adhérer à la conjonctive, fine membrane qui couvre la face interne des paupières et la portion antérieure de la sclérotique. Tandis que la cornée est avasculaire, le limbe est richement innervé et vascularisé.

- La tunique uvéale, dite aussi uvée, se compose de trois éléments : l'iris en avant, le corps ciliaire et la choroïde en arrière. L'iris est la portion la plus antérieure de l'uvée; il est de structure pigmentée, donnant sa couleur à l'oeil et percé d'un trou, la pupille. La contraction ou la dilatation réflexes règlent la quantité de lumière pénétrant dans l'oeil par la pupille. Il est situé dans l'humeur aqueuse entre la cornée et le cristallin, séparant ainsi la chambre antérieure de la chambre postérieure de l'oeil. L'iris est innervé par des fibres du système nerveux qui activent les muscles dilatateurs et *sphincters* responsables de la *dilatation* et de la *constriction* pupillaires. Le corps ciliaire est représenté par un épaississement de l'uvée situé en couronne derrière l'iris. C'est un anneau de *tissu* musculaire qui produit une substance liquide appelée humeur aqueuse ; ses muscles maintiennent le cristallin, et en modifient la forme. La choroïde est une couche vasculaire, tapissant l'intérieur du globe. C'est le tissu nourricier de l'oeil: il apporte l'oxygène et les nutriments dont les cellules ont besoin pour leur métabolisme.
- La tunique nerveuse se compose de la rétine, que nous étudierons précisément plus tard. C'est elle qui traduit les rayons lumineux en influx nerveux.

Ces tuniques enferment des milieux transparents, indispensables à la vision. Ces milieux transparents sont au nombre de trois et forment une *lentille convergente*.

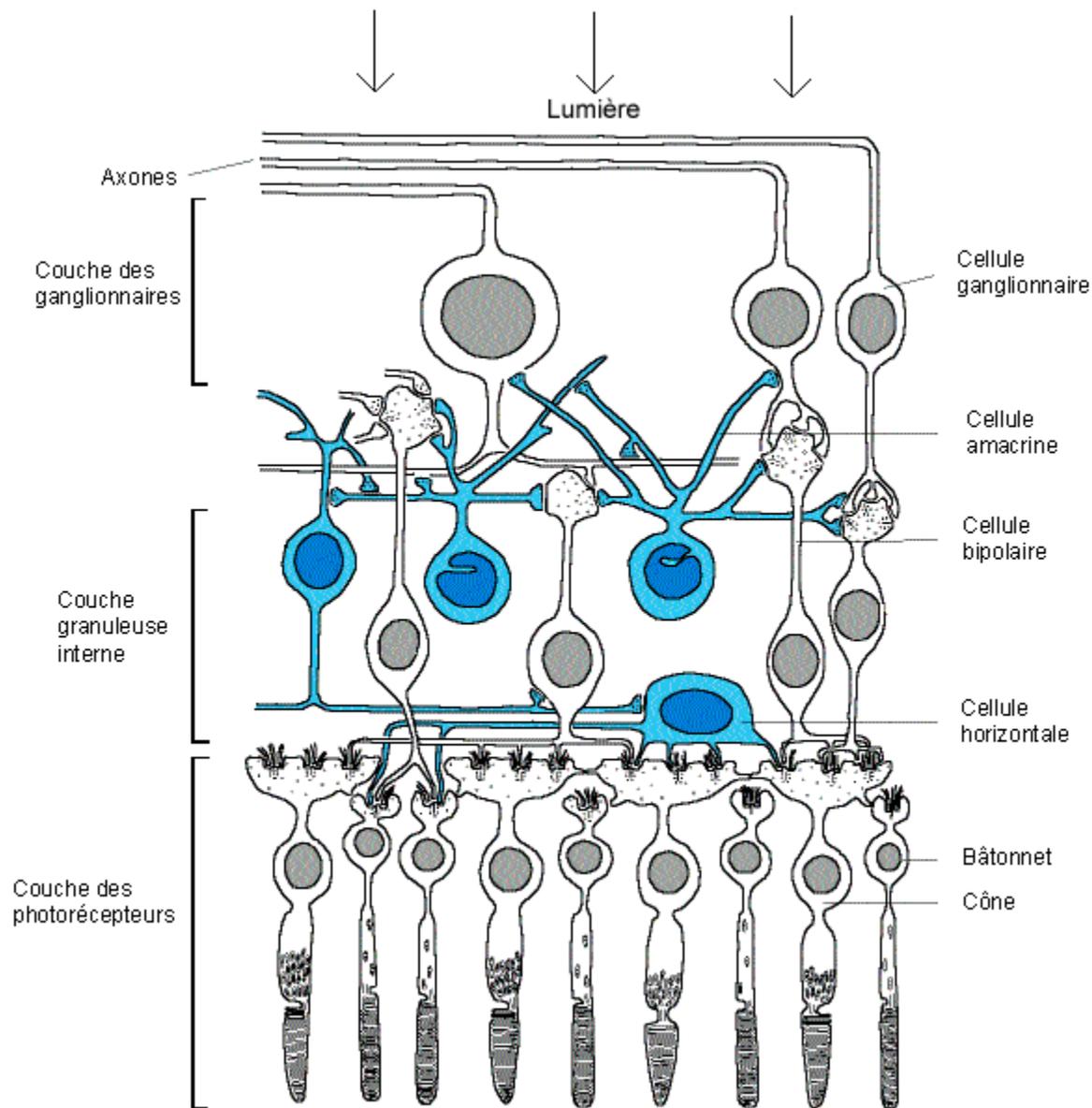
- L'humeur aqueuse : c'est un liquide transparent qui remplit l'espace entre la cornée et le cristallin, liquide continuellement renouvelé et qui, avec le corps vitré, maintient la pression oculaire. S'il y a trop de pression oculaire, il y a une mauvaise irrigation sanguine de la papille, le lieu d'émergence du *nerf* optique.
- Le cristallin : c'est la lentille de l'oeil qui permet la mise au point par sa propriété essentielle qu'est sa plasticité qui lui permet de *focaliser* la lumière sur la rétine en modifiant ses courbures lors de l'*accommodation*. De forme *biconvexe*, flexible et transparent, il est situé à l'intérieur du globe oculaire. Sa partie antérieure est en contact avec l'humeur aqueuse et sa partie postérieure avec le corps vitré. Il est maintenu en place par une série de fibres amarrées au corps ciliaire, la zonule de Zinn.
- Le corps vitré : c'est une masse gélatineuse et transparente, contenant 99% d'eau et représentant 60% du volume oculaire. Le corps vitré maintient la rétine contre les parois de l'oeil.

Nous venons donc de voir que l'oeil est constitué de trois membranes: la sclérotique, la choroïde et la rétine, et de trois milieux transparents: l'humeur aqueuse, le cristallin et le corps vitré. Les membranes, hétérogènes et opaques (sauf pour la cornée), sont à la périphérie de l'oeil. En revanche, les milieux transparents, homogènes, sont au centre de l'oeil, garantissant l'acheminement des rayons lumineux à l'écran rétinien.

## 1.2. La rétine

Tapissant le fond de l'oeil, la rétine visuelle ou nerveuse est le lieu de traduction du message lumineux venant de l'extérieur en signaux nerveux envoyés au cerveau. Il s'agit d'un tissu neuronal très fin, qui fait partie du *Système Nerveux Central*, de 0,1 à 0,5 mm d'épaisseur, organisée en dix couches de cellules. Celles-ci comprennent l'épithélium pigmentaire, la couche des photorécepteurs, la membrane limitante, la couche granuleuse et la couche plexiforme externes et internes, la couche des ganglionnaires, la couche des fibres optiques et finalement la membrane limitante interne. Pour simplifier, nous parlerons ici uniquement de trois couches qui nous intéressent: la couche des cellules photosensibles comprenant la couche des photorécepteurs et la couche granuleuse externe, la couche granuleuse interne et la couche des ganglionnaires. Ces trois couches représentent les cellules nerveuses de la rétine, reliées entre elles et ayant chacune une fonction précise.

Figure 1-2. La rétine



La plus profonde, par rapport à l'arrivée de la lumière est, paradoxalement, la couche des cellules photosensibles, aussi appelées photorécepteurs ou cellules sensorielles. La rétine est en effet "inversée", car la lumière doit traverser la rétine avant de pouvoir atteindre les photorécepteurs, sensibles à la lumière. Cette couche comporte environ 130 millions de cellules photosensibles différentes, portant des noms reflétant leur forme:

- Les bâtonnets, qui constituent environ 95% de ces cellules, soit au nombre de 120 millions, sont responsables de la vision nocturne, et ne sont sensibles qu'à la différence entre obscurité et lumière. Par contre, ils ont la plus grande sensibilité, et sont par cela adaptés à de faibles quantités de lumière.
- D'autre part, les cônes, cellules sensorielles plus grandes, forment les 5% restants des photorécepteurs. Les cônes sont responsables de la vision diurne (de jour), et font la différence entre les couleurs. Les cônes sont présents en majorité au niveau de la "tache jaune", dans la région centrale de la rétine. Au milieu de celle-ci se trouve la

"fovéa", une légère dépression où sont présents uniquement des cônes, très serrés, et où les autres couches sont rejetées à la périphérie, pour laisser pénétrer la lumière plus facilement. La vision est à ce niveau plus précise, plus détaillée et plus sensible aux mouvements que sur le reste de la rétine. C'est d'ici que provient la plupart de l'information visuelle arrivant au cerveau.

La couche suivante, dénommée couche granuleuse interne, comporte une variété de neurones rétiniens, qui peuvent être classés en trois catégories:

- Les cellules bipolaires, tenant leur nom du fait qu'elles soient articulées entre les photorécepteurs et les cellules ganglionnaires de la 3<sup>e</sup> couche (les deux "pôles"), constituent la voie "directe" de transmission du *message nerveux*. Il existe plusieurs groupes de cellules bipolaires: les bipolaires de bâtonnets, reliant plusieurs bâtonnets à une cellule ganglionnaire, et les bipolaires de cônes, reliant un ou plusieurs cônes à une cellule ganglionnaire. Ces derniers se subdivisent encore en deux groupes, les bipolaires "invaginées" et les bipolaires "superficielles", formant deux voies distinctes de transmission de l'information.

Les deux autres groupes de neurones de cette deuxième couche servent à moduler latéralement la transmission d'information, formant un "système de contrôle" qui permet au système rétinien de tenir compte des événements issus du voisinage, pour mieux s'adapter, par exemple, aux contrastes ou aux bords des objets, et aussi au mélange des couleurs.

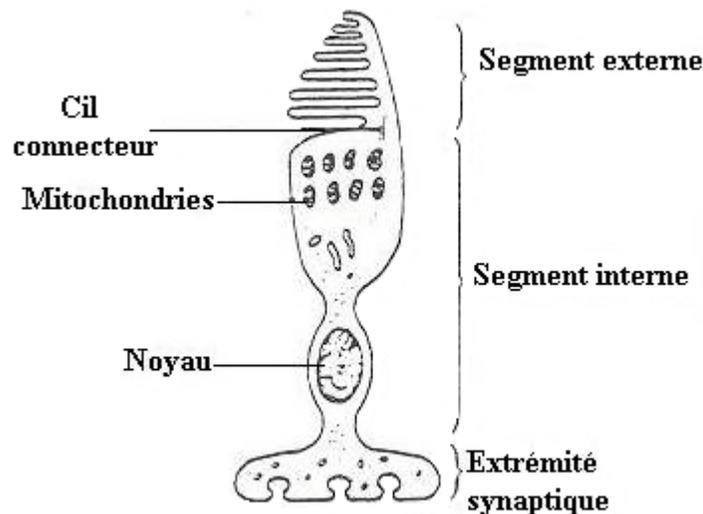
- Les cellules horizontales, dont le nom décrit bien le placement, en contact avec les *synapses* (région de contact entre deux neurones, et lieu de transfert d'informations entre celles-ci) entre les récepteurs et les cellules bipolaires.
- Les cellules amacrines, en contact avec les synapses entre cellules bipolaires et ganglionnaires.

La dernière couche nerveuse de la rétine, "l'étage de sortie" vers le cerveau, est composée d'environ 1 million de cellules ganglionnaires, soit à peu près 130 fois moins nombreux que les cellules photosensibles. Ces neurones sont reliés d'une part aux cellules bipolaires, et ont d'autre part des fibres nerveuses, ou axones, qui se rejoignent au niveau de la papille pour former le nerf optique, relié au cerveau. La papille est dépourvue de photorécepteurs, et forme donc une "tache aveugle". Ceci n'entraîne pourtant pas de problème visuel, grâce à une compensation de la part du cerveau.

Grâce à cette organisation en couches, l'information est donc véhiculée vers le cerveau en plusieurs étapes, ce qui permet d'effectuer un traitement des signaux au niveau rétinien; nous verrons plus tard comment.

## 1.3. Les cônes

Figure 1-3. Le cône

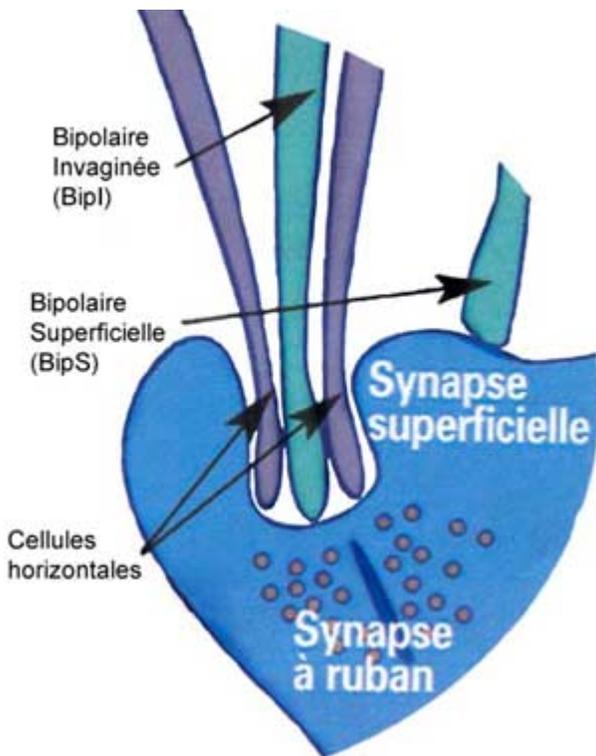


Au nombre de 6 millions, engouffrés dans la rétine, les cônes jouent un rôle fondamental dans la perception des couleurs. Le nom de "cône" leur est attribué car ces cellules en ont la forme. Un cône est constitué de deux parties distinctes: un segment externe et un segment interne, ces deux parties étant reliées par un cil connecteur (voir Figure 1-3).

Le segment interne contient le noyau et les organites (les mitochondries, l'appareil de Golgi, etc.) indispensables au fonctionnement de toute cellule. Dans sa partie la plus distale, son pied, de taille relativement grande, le segment interne possède divers types de synapses: des synapses électriques, où le transfert du message nerveux est comparable à une simple conduction électrique, assurent des relations entre photorécepteurs voisins (cônes et bâtonnets), et des synapses chimiques qui permettent la transmission du message nerveux à l'aide d'un *neuromédiateur*; il s'agit dans le cas présent d'un acide aminé: le glutamate. Celui-ci est contenu dans le bouton synaptique (renflement du prolongement pré-synaptique) et sera expulsé de la membrane pré-synaptique à la membrane post-synaptique déclenchant ainsi un influx nerveux. On peut classer les synapses chimiques en deux catégories, suivant leurs fonctions: les synapses "à ruban" et les synapses "superficielles".

- Les synapses "à ruban" connectent le photorécepteur à trois éléments post-synaptiques: une dendrite (prolongement d'un *neurone* qui conduit le message nerveux du neurone vers d'autres cellules) de cellule bipolaire "invaginée" (BipI) au centre, et deux dendrites de cellules horizontales de chaque côté. Le pied du cône étant de grande taille, cette triade peut se répéter jusqu'à 15 ou 20 fois.
- Les synapses "superficielles", elles, ne contactent que des cellules bipolaires, mais pas n'importe lesquelles: nous venons de voir que les synapses "à ruban" ne contactent que des cellules bipolaires "invaginées" (BipI); à l'inverse, les synapses "superficielles", comme leur nom le suggère, n'impliquent que des cellules bipolaires "superficielles" (BipS).

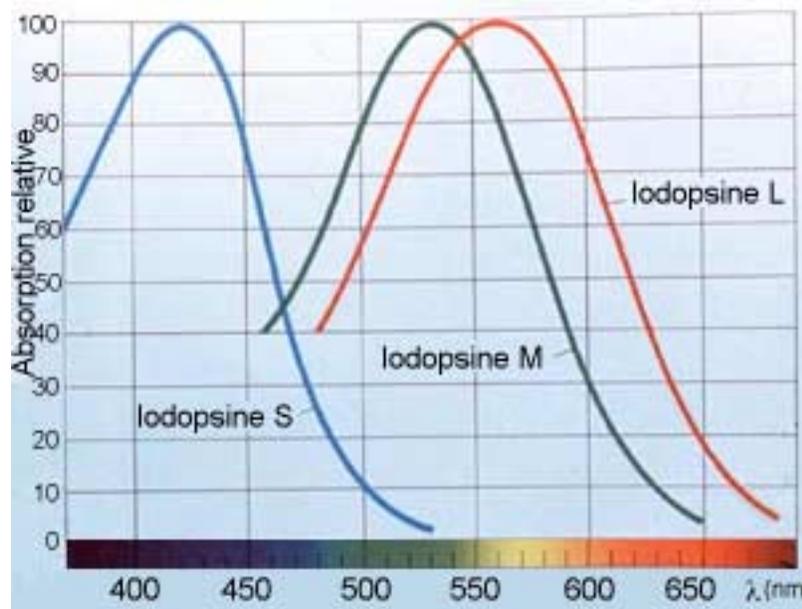
Figure 1-4. Extrémité synaptique d'un cône



L'autre partie du photorécepteur est, nous l'avons déjà dit, son segment externe. Il est formé de l'empilement de plusieurs centaines de lamelles, elles-mêmes correspondant à des repliements de la membrane plasmique qui enveloppe le photorécepteur. C'est au niveau de cette partie du cône, le segment externe, que se produit l'interaction avec la lumière; les molécules impliquées, les iodopsines, sont présentes dans la membrane des lamelles.

Le système des cônes est un système à haute résolution mais sa sensibilité est limitée. En 1967, un biologiste nommé Tornita enregistre l'activité électrique de 142 cônes de carpe; ceux-ci sont éclairés par des éclairs de lumière monochromatique dont il fait varier la longueur d'onde entre 400 nm (violet) et 700 nm (rouge). Il remarque que certains cônes ont une réaction électrique maximale quand ils sont éclairés avec des radiations bleues, d'autres ont une sensibilité maximale avec des radiations vertes, et une troisième catégorie qui présente une réponse maximale aux radiations rouges. Ces résultats semblent indiquer l'existence de trois sortes de cônes. D'autres biologistes ont également pu mettre en évidence trois sortes de cônes dans la rétine humaine, ayant une *absorption* maximale, une dans le bleu-violet, plus exactement à 420 nanomètres, la deuxième dans le vert, à 530 nm, et la troisième à 565 nm, dans le jaune-rouge. Ces résultats seront confirmés par l'extraction de trois sortes de *pigments* des cônes de rétines humaines: un pigment sensible au bleu, le deuxième sensible au vert, le troisième au rouge. Ces spécificités ont permis de classer les cônes humains en trois catégories:

Figure 1-5. Spectres d'absorption des iodopsines



- les cônes "S", qui contiennent en majorité le pigment sensible au bleu;
- les cônes "M", présentant une concentration plus importante en pigments sensibles au vert;
- et enfin les cônes "L", porteurs du pigment sensible au rouge.

(Les lettres conventionnelles S, M et L proviennent des mots anglais Short, Medium et Long wavelenght, qui correspondent respectivement aux courtes, moyennes et grandes longueurs d'onde).

## 1.4. La iodopsine

Figure 1-6. Molécule de iodopsine M

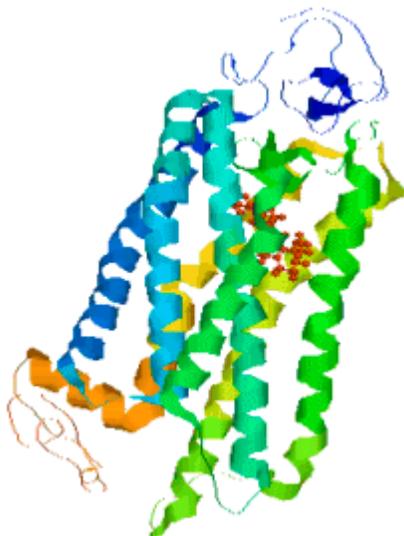


Figure 1-6: Une représentation d'une molécule de iodopsine M. Au centre, en rouge, le rétinale, et en diverses couleurs, les 7 hélices alpha de l'opsine qui l'entoure (logiciel RasMol).

Au niveau du segment externe des cônes et des bâtonnets, imbriquées dans la membrane des lamelles, se trouvent les molécules interagissant avec la lumière: la rhodopsine, aussi appelée pourpre rétinien (à cause de sa couleur qui tend vers le rose), dans le cas des bâtonnets, et les iodopsines dans le cas des cônes. Ces pigments visuels sont similaires, nous verrons ici comment, mais les recherches ont été plus approfondies dans le domaine de la rhodopsine, tout simplement à cause de la différence de nombre entre les bâtonnets et les cônes. Nous étudierons ici la iodopsine, le pigment des cônes. Il est en fait constitué de l'union de deux molécules, le rétinale et l'opsine, qui sont toutes deux essentielles pour la vision.

Figure 1-7. Rétinal



Le rétinale est une molécule dérivée de la vitamine A, de formule chimique  $C_{19}H_{27}CHO$ , liée à l'opsine par liaison  $C=N$ . Il a la capacité de *s'isomériser* en contact avec un photon, ce que l'on appelle la photoisomérisation; il passe alors de sa forme 11-cis-rétinal en tout-trans-rétinal. C'est donc celui-ci qui déclenchera la suite de réactions aboutissant à la vision. Le rétinale est une des formes de la vitamine A présente dans l'organisme, et est synthétisé à partir du rétinol, vitamine A d'origine animale, ou de  $\beta$ -carotène d'origine végétale. Ceci nous montre l'importance d'avoir un apport suffisant en vitamine A, son manque pouvant entraîner des troubles visuels: *l'héméralopie*, une diminution anormale de la vision dans l'obscurité. Ce rétinale est le même pour les bâtonnets et les différents types de cônes.

Par contre, la partie protéique, appelée opsine, diffère pour les photorécepteurs différents et est constituée d'un enchaînement d'acides aminés enroulés en sept *hélices alpha*. Le rétinale est attaché à la septième hélice de cette molécule, au niveau l'acide aminé n° 312, une lysine. Chez les bâtonnets et le cône S, l'opsine est constituée de 348 acides aminés, tandis que chez les cônes L et M, elle en comporte 364. Sur ces acides aminés, seulement 40% sont communs entre opsines S et M, tandis que uniquement 15 d'entre eux diffèrent entre L et M. Ces différences nous suggèrent que la plage de longueur d'onde absorbée est déterminée par les différences dans la structure de la protéine. En effet, il a été démontré par expérience que la substitution de quelques-uns des acides aminés de l'opsine du cône M par leurs homologues dans celle du cône L permet de passer de l'un à l'autre. La sensibilité du rétinale est donc conditionnée par la protéine qui l'entoure.

La iodopsine est en fait présente sous ses 3 formes au niveau des cônes différents. Qu'est-ce qui crée alors la différence entre les cônes? La proportion des pigments présents. Par exemple, pour un cône S seront présents  $10^5$  iodopsines S pour 1 M et 1 L. Ceci entraînera des signaux nerveux différents pour les longueurs d'onde différentes.

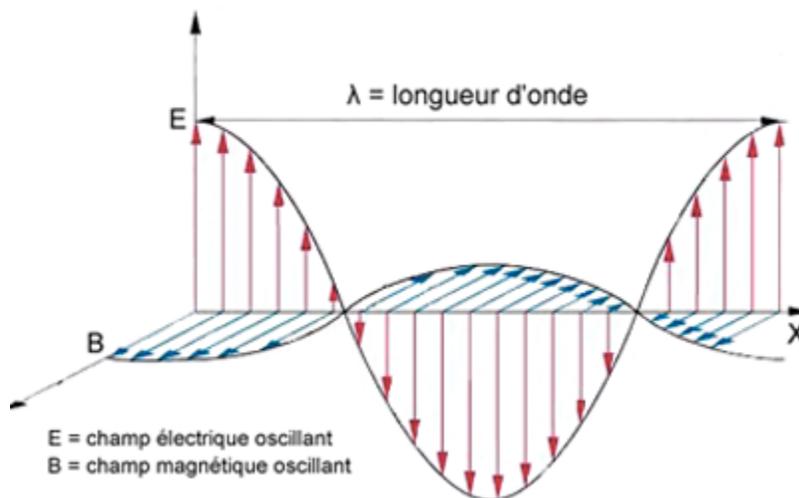
On peut donc voir la iodopsine comme une molécule à la base de la vision des couleurs, et nous verrons plus tard comment elle agit.

# Chapitre 2. La perception des couleurs

## 2.1. La lumière

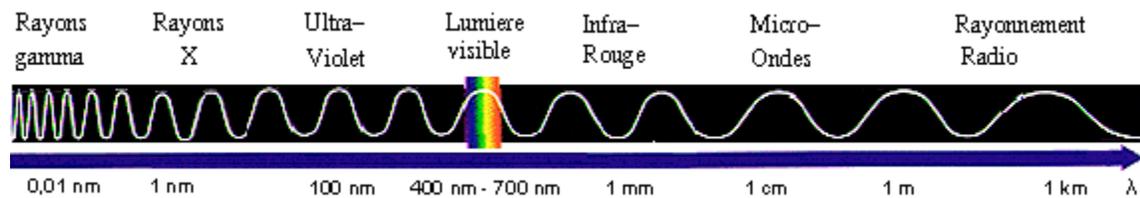
La lumière est probablement la partie de la nature que nous rencontrons le plus souvent, pourtant nous nous demandons pas d'où elle vient exactement. Les physiciens se sont posé cette question de nombreuses fois dans l'histoire, des philosophes grecs aux disputes entre les physiciens supportant la théorie de Newton, sur la nature *corpusculaire* de la lumière, et ceux partisans de la théorie de Descartes, sur sa nature *ondulatoire*. La réponse fut finalement donnée par la *physique quantique*, définie par Max Planck en 1900, et travaillée aussi par Albert Einstein. Cette théorie donne place à une dualité assez surprenante, la *dualité onde-corpuscule*.

Figure 2-1. Onde électro-magnétique



La lumière est d'un côté une onde électromagnétique, se propageant dans l'espace et le temps. En fait, nous baignons en permanence dans un champ électromagnétique, créé par la présence de particules chargées et leur déplacement. Une perturbation de ce champ se propagera: c'est une onde électromagnétique. Ceci donne à ces ondes la propriété de pouvoir se déplacer dans le vide, car même dans le vide il y a un champ électromagnétique. Les ondes électromagnétiques sont caractérisées par leur longueur d'onde,  $\lambda$ , trajet parcouru par l'onde pendant une période, et leur fréquence,  $\nu$ . Ceux-ci sont liés par la formule  $\lambda = \frac{c}{\nu}$ , où  $c$  est la *célérité* de l'onde électromagnétique, soit environ  $300\,000\text{ km}\cdot\text{s}^{-1}$ , que l'on appelle aussi vitesse de la lumière dans le vide. Mais la lumière visible n'est en fait qu'une fenêtre étroite de l'ensemble des ondes électromagnétiques, qui comprennent les rayons gamma, X, ultraviolets, infrarouges, les ondes radios, etc. Le spectre du visible s'étend à peu près de 400 nm (violet) à 700 nm (rouge).

Figure 2-2. Le spectre des ondes électro-magnétiques

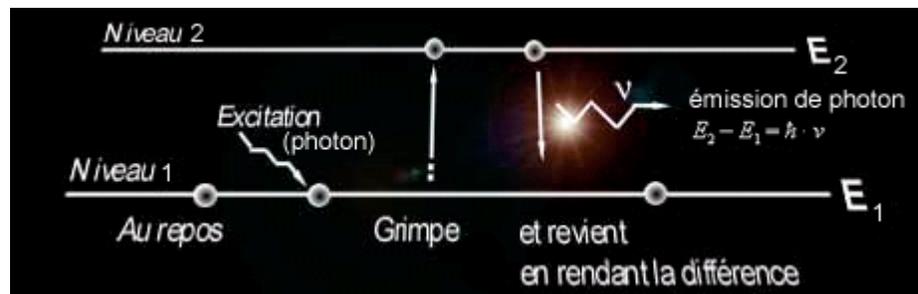


Les travaux de Max Planck et Albert Einstein sur la "lumière quantique" ont montré que l'énergie de la lumière est aussi en quelque sorte "granuleuse", ce "grain d'énergie" est appelé un photon. Chaque photon d'un rayonnement (lumière, rayons X ...) porte une quantité d'énergie caractéristique de sa fréquence. Le photon est une particule élémentaire de la famille des bosons, et explique les échanges d'énergie entre la lumière et la matière.

Ces échanges avec la matière expliquent en effet comment on peut voir certains objets. Il existe deux types d'objets :

- les objets qui produisent de la lumière, comme le Soleil, les flammes, les lampes à incandescence, etc. Ceux-ci produisent souvent de la lumière par incandescence, le mouvement perpétuel d'agitation de la matière émettant des ondes électromagnétiques. Ces ondes ne sont pas toujours visibles, ce sont les rayonnements infrarouges, mais lorsque la température est assez élevée, elles entrent dans le spectre du visible.
- les objets qui ne sont visibles que s'ils sont éclairés (invisibles dans l'obscurité). Ils diffusent dans toutes les directions la lumière qu'ils reçoivent, ce qui est appelé l'émission atomique ou moléculaire. En fait, un atome ou une molécule peut s'exciter par apport d'énergie de l'extérieur (par chaleur, lumière, ou décharge électrique). Dans ce cas, un électron peut "grimper" à un niveau d'énergie supérieur, mais ne tardera pas à reprendre sa place d'origine à cause de l'instabilité de cet état. Lorsqu'il reprendra sa place, il cèdera de l'énergie sous forme d'un photon émis vers l'extérieur.

Figure 2-3. Émission atomique



Le photon émis portera donc une certaine énergie, qui est proportionnelle à la fréquence de la radiation, selon la formule  $E_2 - E_1 = h \cdot \nu$  ( $h$  est la constante de Planck). Selon la complexité de l'atome/de la molécule, l'émission lumineuse pourra être constituée d'un grand nombre de longueurs d'onde, matérialisées par des raies dans le *spectre*, ou même des bandes continues dans le cas des molécules. Une couleur est donc définie par sa longueur d'onde, ou par un mélange de longueurs d'onde. Par exemple, un vert "pur" est une radiation *monochromatique* de longueur d'onde 530 nm, tandis que la lumière blanche est un spectre continu contenant toutes les longueurs d'onde du domaine du visible.

Une petite remarque sur l'infrarouge/l'ultraviolet: Pourquoi ne percevons-nous pas ces rayonnements? Deux raisons:

- Ultraviolet: tout simplement, le cristallin n'est pas assez transparent pour laisser passer ces radiations.
- Infrarouge: ici, c'est une autre affaire; l'onde parvient jusqu'au photorécepteurs, mais nous ne possédons pas de pigments visuels adaptés à cette longueur d'onde.

Au début de la perception, nous avons donc un rayon lumineux. Celui-ci traversera les milieux transparents de l'oeil, et à cause de leurs indices de réfraction différents, sera réfracté plusieurs fois, la cornée et le cristallin assurant l'accommodation de l'image. La lentille convergente formée par ces milieux transparents provoque aussi une "inversion" de l'image sur la rétine, qui sera corrigée par l'interprétation cérébrale. Puis le rayon traverse la rétine, pour arriver finalement aux segments externes des photorécepteurs, où il sera interprété. Nous verrons maintenant comment.

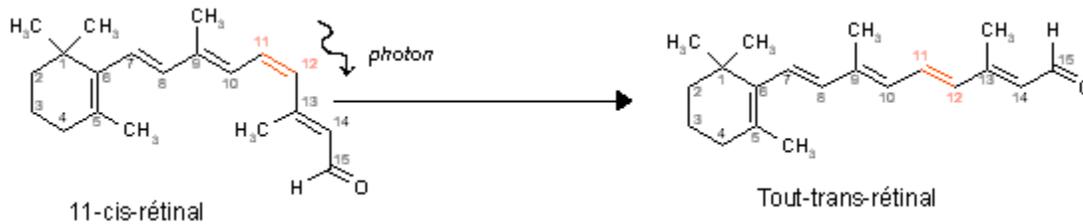
## 2.2. La photoréception

### 2.2.1. La photoisomérisation

Nous le savons, le message lumineux est à l'origine de la perception des couleurs. Mais comment celui-ci interagit-il avec les éléments chimiques contenus dans les cônes? La première étape de la *photoréception* est l'interaction entre un photon et une molécule de iodopsine.

Nous avons vu auparavant que la lumière, à travers les propriétés corpusculaires des photons, peut interagir avec la matière. C'est donc une simple interaction photon-matière qui est à l'origine de la vision des couleurs. En effet, à l'obscurité, le rétinale existe sous sa forme 11-cis-rétinal, et est lié à l'opsine qui l'entoure. L'arrivée d'un photon a pour effet de transformer celui-ci en tout-trans-rétinal, par rotation autour de la double liaison 11-12, de la même façon que les autres interactions entre photons et matière: par interaction avec les électrons.

**Figure 2-4. Photoisomérisation du 11-cis-rétinal en tout-trans-rétinal**



Pour la iodopsine, ce changement va être assez important, car si le rétinale restait lié à l'opsine qui l'entourait, c'était justement à cause de sa forme 11-cis. La forme tout-trans, avec une chaîne latérale linéaire, ne présente pas la complémentarité de forme qui convient: le rétinale se trouve donc dissocié de l'opsine: c'est la *décomposition* du pigment. De plus, comme la spécificité de forme détermine la spécificité de fonction, l'opsine obtient donc maintenant une autre fonction, capable de déclencher une suite de réactions biochimiques qui entraîneront la formation d'un message nerveux.

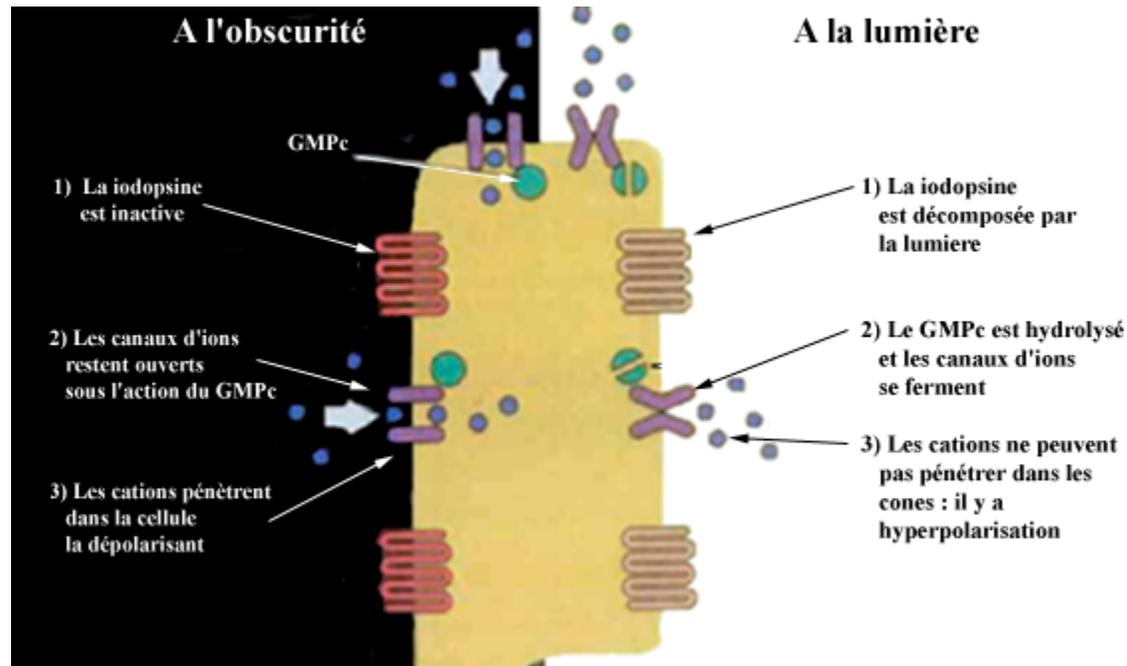
Mais le processus est plus compliqué que ce que nous venons de voir, car cela ne marche pas dans tous les cas. Nous avons vu les courbes d'absorption spectrale des iodopsines S, M et L (Figure 1-5); celles-ci peuvent être interprétées comme la probabilité qu'un photon d'une radiation de fréquence donnée d'être "piégé" par une molécule de iodopsine. Ainsi, dans certains cas, le photon sera absorbé par l'opsine, et ne pourra pas atteindre le rétinale qui y est imbriqué.

La première étape de la photoréception est donc une interaction entre lumière et rétinale, qui provoque un changement de conformation de la iodopsine. Le seul effet du photon est donc de déclencher la réaction; la suite de réaction qui suit sera assurée par la cellule elle-même: c'est la transduction.

## 2.2.2. La transduction

La transduction est une suite de réactions biochimiques très complexes, que nous ne pouvons pas détailler complètement ici. Mais nous essayerons d'en décrire les grandes lignes, et aussi son effet sur le plan *électrophysiologique*.

Figure 2-5. Le courant d'obscurité et l'hyperpolarisation du photorécepteur



### 2.2.2.1. Le courant d'obscurité

Regardons en premier lieu ce qui se passe dans la cellule lorsque celle-ci n'est pas éclairée. L'état des photorécepteurs est opposé à celui des neurones normaux: les cônes sont *dépolarisés* lorsqu'ils se trouvent à l'obscurité. Ceci signifie qu'il y a présence d'un courant permanent qui traverse les cellules photoréceptrices, le *potentiel de récepteur* étant de  $-40$  mV par rapport au milieu extérieur. Celui-ci est créé par une inégalité dans la répartition de charges positives et négatives entre le milieu extracellulaire et le milieu intracellulaire.

Mais quelle est l'origine de ce courant? En fait, dans les cônes comme dans les autres cellules nerveuses, le courant est créé par un déplacement de cations, avec une prédominance de l'ion sodium  $\text{Na}^+$  pour les cônes, avec aussi un passage d'ions calcium  $\text{Ca}^{2+}$  et magnésium  $\text{Mg}^{2+}$ . Ces ions proviennent du corps vitré. Pour permettre leur passage par la membrane plasmique, il est nécessaire d'avoir des pores cationiques ouverts, qui laissent passer les cations venant du milieu extérieur. Ceux-ci sont maintenus ouverts par un nucléotide cyclique, le guanosyl monophosphate cyclique (GMPc), agissant sur la face interne de la membrane plasmique. Sa concentration doit rester suffisante afin de garder les pores ouverts: sinon le courant devient plus faible. Les cations entrés dans la cellule sont ensuite évacués au niveau du segment interne, par un mécanisme de pompe pour les ions  $\text{Na}^+$  et un mécanisme d'échange de  $\text{Na}^+$  contre  $\text{Ca}^{2+}$  et  $\text{K}^+$ . On voit donc qu'à l'obscurité, grâce au GMPc, les photorécepteurs sont traversés en permanence par un courant de cations.

### 2.2.2.2. L'hyperpolarisation du cône

Nous l'avons vu: l'arrivée d'un photon entraîne un changement de conformation de la iodopsine, et donc un changement de sa fonction. C'est à ce moment que commence la transduction. La iodopsine, maintenant activée, passe par un grand nombre de formes intermédiaires de *dissociation*. Elle peut ensuite atteindre la transducine, une protéine du *groupe G*, qui est capable de servir de médiateur de l'activation. Celle-ci va entraîner l'activité de la phosphodiesterase, qui hydrolyse le GMPc. La concentration en GMPc dans la cellule chute donc rapidement, ce qui entraîne la fermeture rapide des canaux d'ions.

La fermeture des canaux d'ions résulte en une augmentation de la résistance de la membrane cellulaire. Il y a donc une forte réduction du courant passant par le photorécepteur, parfois même un arrêt momentané du courant: ceci est une *hyperpolarisation*. Le potentiel de récepteur passe d'une valeur de -40 mV à des valeurs pouvant atteindre -80 mV, en raison d'une plus forte concentration en charges positives dans le milieu extérieur.

Nous avons donc maintenant un message nerveux: le potentiel de récepteur, qui se propagera le long de la membrane plasmique et atteindra l'extrémité synaptique. Nous observons donc un passage de message lumineux en message nerveux. Mais le photon ne joue que le rôle de déclencheur, libérant l'énergie potentielle contenue dans la cellule. Il n'y a donc pas "transformation de l'énergie lumineuse en énergie nerveuse".

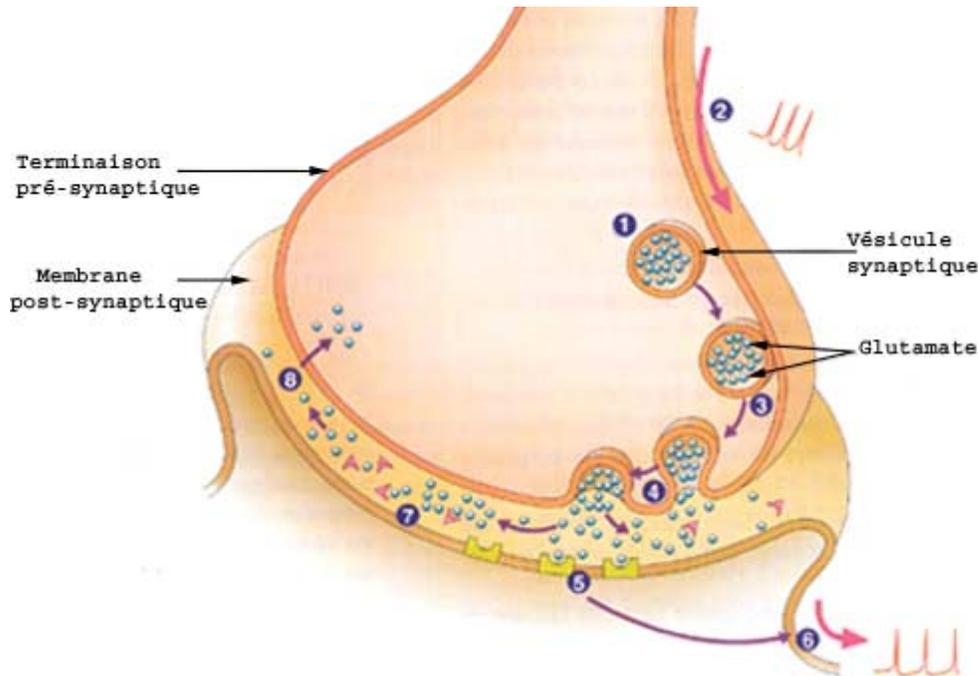
Il existe un autre point important de cette transduction: *l'amplification*. En fait, il est difficile d'imaginer qu'un photon puisse entraîner un message nerveux assez important. Mais les mécanismes d'amplification permettent cela, grâce à deux étapes. Premièrement, une seule molécule de iodopsine activée peut activer plusieurs centaines de molécules de transducine. Puis, lors de l'*hydrolyse* du GMPc, une molécule de GMPc hydrolysée entraînera la fermeture de 106 canaux sodium. Le message peut donc être envoyé de façon assez forte pour produire une sensation, ce qui est important car les photorécepteurs ne reçoivent pas nécessairement plusieurs photons à la fois. Il faut noter cependant que les cônes sont beaucoup moins sensibles que les bâtonnets, un cône ne pouvant pas donner une réaction assez grande à l'arrivée d'un seul photon.

## 2.3. Le message nerveux

### 2.3.1. Synapses

Pour comprendre comment le message nerveux est acheminé jusqu'au cerveau, il est impératif de comprendre comment celui-ci est transmis d'une cellule nerveuse à une autre. Il nous faut donc expliquer le fonctionnement d'une synapse contactant les deux cellules : l'extrémité du prolongement pré-synaptique est formé d'un renflement, le bouton synaptique, riche en neurotransmetteur, contenu dans de petites *vésicules*. Un espace sépare le neurite pré-synaptique du neurite post-synaptique appelé la fente synaptique. La membrane post-synaptique (qui doit recevoir l'influx) porte des récepteurs spécifiques à ces neurotransmetteurs ; et lorsqu'un influx nerveux atteint le bouton synaptique, il y provoque l'expulsion du neuromédiateur dans la fente par éclatement des vésicules : celui ci atteint les sites récepteurs de la membrane post-synaptique et y déclenche un influx nerveux. Dans le cas étudié, pour que le neurotransmetteur, en l'occurrence le glutamate, soit libéré par les cônes, c'est à dire pour que les vésicules éclatent, il faut que le potentiel de récepteur à proximité de la synapse se situe à un certain seuil de dépolarisation ; la quantité libérée augmentera ensuite en fonction du niveau de dépolarisation.

Figure 2-6. La transmission synaptique



**Légende.**

1. Stockage du glutamate dans une vésicule synaptique;
2. L'arrivée du potentiel de récepteur dans la terminaison présynaptique;
3. Fusion des vésicules avec la membrane pré-synaptique;
4. Libération du glutamate dans la fente synaptique;
5. Fixation du glutamate sur les récepteurs de la membrane postsynaptique;
6. Nouveau potentiel de récepteur;
7. Inactivation du glutamate par des enzymes;
8. Recapture du glutamate.

Dans l'obscurité, comme nous l'avons expliqué, par suite du courant d'obscurité, et de leur potentiel de récepteur de -40mV, les cônes sont en permanence dépolarisés; leur neurotransmetteur, le glutamate, est donc libéré en continu. Par contre, lors de la stimulation lumineuse, le potentiel de récepteur des cônes s'accroît (passant de -40mV à -80mV), s'éloignant ainsi brusquement du seuil de dépolarisation nécessaire à la libération complète du glutamate : il y aura ainsi moins de glutamate libéré.

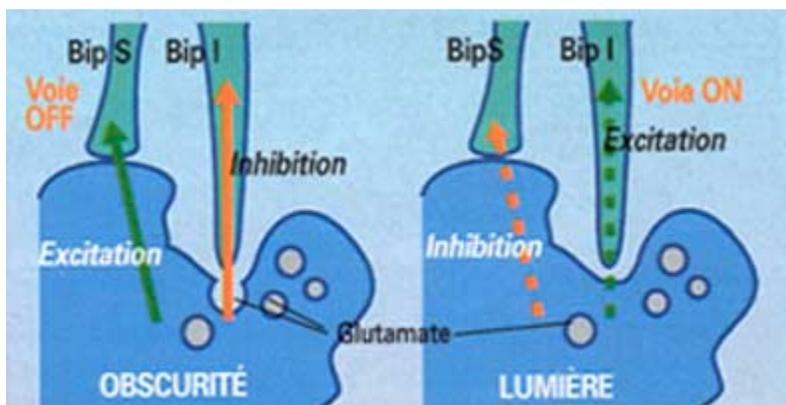
Ainsi, le potentiel de récepteur, contenant les informations sensorielles nées lors de la transduction, contrôle le flux du neurotransmetteur libéré comme nous venons de le décrire. Le glutamate libéré, lui, se chargera d'induire les informations sensorielles dans les cellules bipolaires et horizontales ; nous allons maintenant étudier les "transmissions synaptiques" entre les cônes et les cellules bipolaires dans l'obscurité et lors de la stimulation lumineuse.

### 2.3.2. Cônes/Bipolaires

Comme nous l'avons vu, les cônes présentent deux types de synapses. Chacune contacte deux catégories de cellules bipolaires : les bipolaires invaginées (BipI) et les bipolaires superficielles (BipS), les zones de contact se situant dans la *couche plexiforme externe*. Nous avons également vu que l'activation de la iodopsine par la lumière se traduisait au niveau synaptique par une moindre quantité de neurotransmetteur libéré. Inversement, sitôt l'activation terminée, cette quantité augmente. Le point capital ici est de comprendre que ces deux catégories de cellules bipolaires réagissent de façon opposée au glutamate, le neurotransmetteur libéré par le cône. Ceci sous-entend qu'il existe deux types de synapses dont le rôle diffère: les synapses excitatrices et les synapses inhibitrices. En effet, la synapse peut soit transmettre une information, soit l'empêcher de se propager. Dans la synapse excitatrice, la libération du neurotransmetteur provoque du côté post-synaptique une augmentation de la perméabilité au sodium  $\text{Na}^+$ . Du sodium  $\text{Na}^+$  pénétrant dans le neurone post-synaptique, la membrane de celui-ci est dépolarisée, et un potentiel post-synaptique excitateur apparaît. L'information passe d'un neurone à l'autre. Dans la synapse inhibitrice, la libération du neurotransmetteur entraîne au niveau du neurone post-synaptique une hyperpolarisation de la membrane. Celle-ci est donc moins sensible aux stimulations et on assiste à une inhibition de la transmission de l'influx. Ainsi:

- dans l'obscurité, sous l'action du glutamate constamment libéré, les bipolaires invaginées sont hyperpolarisées et les superficielles dépolarisées. Car, les synapses des BipI étant inhibitrices, la libération du glutamate entraîne une hyperpolarisation de leur membrane; de la même manière, dans les synapses excitatrices des BipS, la libération du neurotransmetteur provoque la dépolarisation et donc l'excitation de leur membrane, avec apparition d'un nouveau potentiel membranaire, contenant l'information visuelle du potentiel de récepteur.
- au début de la stimulation lumineuse, avec donc moins de glutamate libéré, l'hyperpolarisation des bipolaires invaginées se trouve réduite ; cette variation se fait donc dans le sens d'une dépolarisation et donc d'une excitation; un potentiel membranaire apparaît, et contient l'information visuelle du potentiel de récepteur. En revanche, pour les bipolaires superficielles, la variation se fait en sens contraire, en direction d'une hyperpolarisation.

Figure 2-7. Les deux voies antagonistes



On remarque ainsi que le début et la fin de la stimulation lumineuse sont caractérisés par des dépolarisations successives des deux catégories de cellules bipolaires de cônes : les bipolaires invaginées au début, puis les bipolaires superficielles à la fin. Le point essentiel à retenir est que, dès cet étage précoce du traitement rétinien, il existe deux voies complètement indépendantes qui mesurent, par des excitations, l'une l'augmentation de la quantité de lumière (BipI), l'autre sa diminution (BipS). Ces deux voies, respectivement ON et OFF, fonctionnent en parallèle et demeurent indépendantes jusqu'au niveau du *cortex cérébral* primaire.

### 2.3.3. Bipolaires/Ganglionnaires

Mais avant de quitter l'oeil, un dernier étage doit être franchi par l'information visuelle : celui des cellules ganglionnaires. Entre elles et les bipolaires des cônes, le glutamate sert encore de neurotransmetteur. Mais cette fois, son action va toujours dans le même sens : dépolarisation, et donc excitation. La cellule ganglionnaire sera excitée quand la cellule bipolaire qui la contacte le sera aussi. Suivant le principe des deux voies, ON et OFF, les ganglionnaires ON seront les cellules connectées par les bipolaires ON (BipI) et les ganglionnaires OFF celles connectées par les bipolaires OFF (BipS). Le glutamate se chargera d'induire à nouveau les informations visuelles contenues dans les potentiels membranaires dans les cellules ganglionnaires, entraînant une fois de plus l'apparition d'un potentiel membranaire, contenant l'information sensorielle initiale, déjà traitée par les bipolaires. Les contacts entre les cellules bipolaires et les ganglionnaires ont lieu dans une couche de la rétine appelée *couche plexiforme interne*. Or, les connexions entre les BipI et les ganglionnaires ON d'une part, les BipS et les ganglionnaires OFF d'autre part, s'effectuent dans des sous-couches distinctes et superposées de cette couche. Tout se passe donc comme si cette dernière était constituée de deux représentations antagonistes de la même image optique, l'une étant le négatif de l'autre. Les liaisons cônes-cellules bipolaires-cellules ganglionnaires forment les voies de transmission directe. Il existe aussi des voies parallèles qui comprennent les cellules horizontales mettant en liaison différents types de cônes et les cellules amacrines mettant en liaison différentes cellules bipolaires.

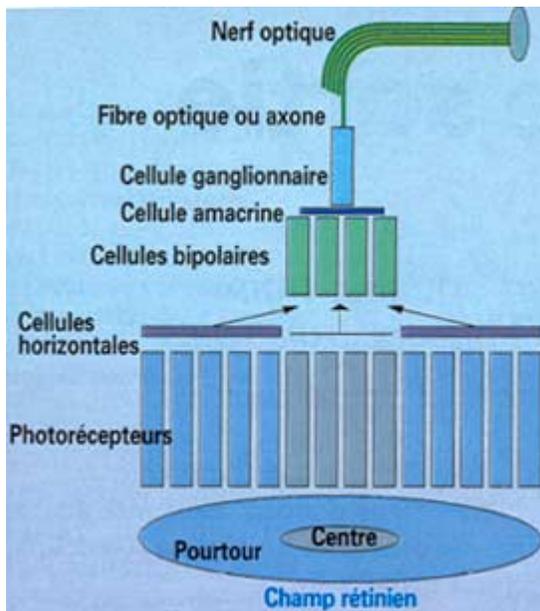
Les cellules ganglionnaires possèdent une longue fibre appelée *axone*. Nous avons déjà vu que l'ensemble des axones constituait le nerf optique. Pour pouvoir créer des signaux capables d'atteindre le cerveau sans perte d'information, il faut que les potentiels d'action propagés soient générés au niveau de ces fibres optiques ; pour cela, la dépolarisation de la membrane de l'axone est indispensable (*valeur seuil*). Celle-ci provoquera donc l'apparition d'un *potentiel d'action* (PA). Ce PA est en fait une inversion brutale et transitoire du potentiel membranaire, qui obéit à la loi du tout ou rien ; c'est à dire que si le seuil de dépolarisation n'est pas atteint, il n'apparaît pas ; mais si le seuil est atteint, la réponse est maximale d'emblée. Le PA se propage aussi sans atténuation, de manière autonome, tout au long de la fibre de l'axone. Les ganglionnaires ON envoient donc des influx le long des fibres optiques au début de la stimulation lumineuse; les ganglionnaires OFF à la fin. Le message nerveux en amplitude est transformé en un message codé par la fréquence des potentiels d'action. Le nerf optique les transmet finalement à la zone optique du cerveau. A ce dernier la tâche de décoder, étape par étape, les potentiels d'actions, pour reformer une image en trois dimensions et en couleurs. Cette *dichotomie* ON/OFF signifie que l'image rétinienne, échantillonnée par les cônes, est subdivisée en deux sous-images. L'une est formée par les augmentations locales de la quantité de lumière, l'autre par ses diminutions.

Ainsi, nous avons vu qu'avant d'être transmise par les fibres du nerf optique, l'image est traitée par plusieurs cellules nerveuses. En effet, les cônes se chargent de mesurer, point par point, sur l'image oculaire, le contenu énergétique de la lumière qu'ils captent et de traduire ces mesures par l'amplitude du potentiel récepteur. Les autres cellules rétinienne se chargent de collecter et d'intégrer des signaux échantillonnés par un certain nombre de cônes, distribués sur des surfaces plus ou moins étendues de la mosaïque rétinienne. Ces surfaces, ces zones de collecte s'appellent des champs récepteurs.

### 2.3.4. Champs récepteurs

Ceux-ci ont une forme grossièrement circulaire (de 100  $\mu\text{m}$  de diamètre), pouvant être divisée en deux zones concentriques. La figure ci-dessous montre l'organisation de ces champs récepteurs rétinien.

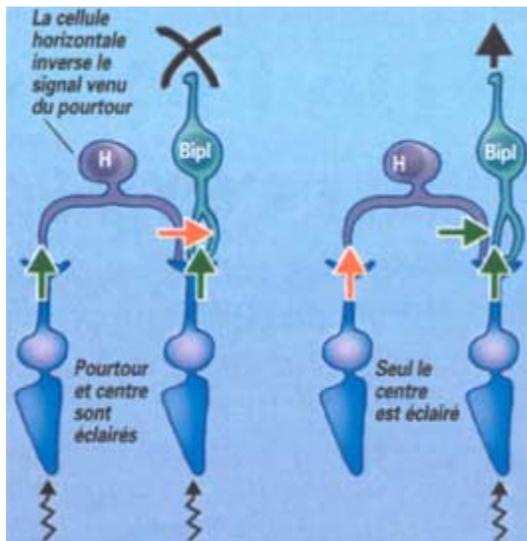
Figure 2-8. Champ récepteur rétinien



L'ensemble des photorécepteurs en relation avec une même cellule ganglionnaire forme son champ récepteur. Au centre, la population de cônes en contact synaptique direct. A la périphérie, la population de cônes connectée à la cellule bipolaire via les cellules horizontales.

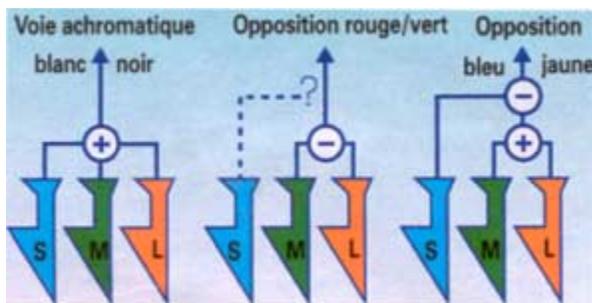
Celles-ci possèdent la caractéristique d'inverser les signaux émis par les photorécepteurs de la périphérie; ainsi, s'ils sont soumis aux mêmes conditions d'éclairement, les cônes des deux zones (centre et pourtour) exercent des influences antagonistes sur la cellule bipolaire. Prenons l'exemple d'une cellule bipolaire ON (BipI). Nous avons vu qu'un supplément de lumière dans le centre de son champ récepteur l'excitait. Simultanément, un supplément de lumière de son pourtour va l'inhiber. Ainsi, quand centre et pourtour sont soumis à la même variation de lumière, l'excitation par le centre et l'inhibition par le pourtour se contrecarrent (les signaux s'annulent), et la cellule bipolaire reste "muette". Par contre, la même cellule répond de façon optimale quand le centre est illuminé et, en même temps, le pourtour assombri. Inversement, dans le cas d'une bipolaire OFF (BipS), celle ci répondra de façon optimale quand le centre de son champ récepteur sera sombre et son pourtour éclairé. En d'autres termes, la cellule bipolaire mesure le contraste de lumière entre le centre et le pourtour de son champ récepteur.

Figure 2-9. Mesure du contraste par les cellules horizontales



Etant donné que l'activité des trois catégories de cônes, S, M et L, est restreinte à trois régions distinctes du spectre, le bleu, le vert, et le rouge, le contraste mesuré pourra porter sur des comparaisons *chromatiques* entre des populations distinctes de cônes. Selon le type d'articulations assuré par les cellules horizontales entre ces cônes, trois sortes d'opposition existent:

Figure 2-10. Oppositions des couleurs



- les signaux des cônes M s'opposent à ceux des cônes L: vert/rouge
- les signaux des cônes S à la somme des signaux issus des cônes M et L (correspondant au jaune): jaune/bleu
- enfin, quand les cellules horizontales mélangent les signaux des différentes catégories de cônes, l'opposition est achromatique et porte seulement sur la différence entre le clair et le sombre.

Ainsi, certaines couleurs se mélangent mieux que d'autres. Par exemple, il est difficile d'imaginer un vert rougeâtre ou du jaune bleuâtre, des couleurs opposées. Bien entendu, la distinction ON et OFF porte sur chacune de ses voies.

Nous venons ainsi d'étudier le cas des cônes situés dans la zone périphérique de la rétine, or il y a aussi des cônes dans la fovéa, qui sont d'ailleurs, comme nous l'avons déjà dit, beaucoup plus nombreux. Les cônes de la fovéa sont elles en relation avec une seule cellule bipolaire, elle-même en relation avec une seule cellule ganglionnaire. Il y a donc, pour chaque cône une fibre nerveuse spécifique (axone de la cellule ganglionnaire): cela explique la vision très fine que procure la fovéa. Cellules horizontales et cellules amacrines interviennent en tant que modulateurs sur cette chaîne, comme dans le cas des cônes de la périphérie.

# Chapitre 3. Un cas de perception anormale des couleurs: le daltonisme

## 3.1. Gènes et couleurs

Le rétinale des différents pigments des photorécepteurs étant le même, nous pouvons en déduire que les différences entre pigments rétinien se font au niveau de l'opsine l'entourant. Celle-ci est une protéine, et sa séquence est donc codée par l'information génétique de l'individu.

Ce n'est pas un gène unique qui détermine la structure des opsines: comme il en existe plusieurs différents chez un même individu, différents gènes peuvent être identifiés. Chez l'Homme, le gène codant pour la rhodopsine peut être trouvé sur le chromosome 3, celui codant pour la iodopsine S sur le chromosome 7, et les gènes des iodopsines M et L sont alignés l'un derrière l'autre sur le chromosome X, ce qu'il sera intéressant de savoir pour comprendre le daltonisme.

La vision trichromatique n'est pas la seule possible: beaucoup d'animaux sont dichromates et certains même tétrachromates. Nous pouvons donc nous demander d'où vient le trichromatisme humain. Comme nous l'avons vu, il y a des ressemblances entre bâtonnets et iodopsine S, de même qu'entre iodopsines L et M. Selon une théorie, il y avait à l'origine deux iodopsines, S et M/L, qui se sont différenciées au cours du temps. La différenciation iodopsine S/rhodopsine est probablement plus ancienne (60% de différence) que celle des iodopsines L/M (15 acides aminés uniquement différent). Les cônes S ont aussi une place spécifique dans la rétine, n'étant pas présente dans la fovéa, mais l'entourant, ce qui montre encore une fois une nette différence.

Le *trichromatisme* est donc le résultat de l'existence de protéines différentes, contrôlées par des gènes.

## 3.2. Le daltonisme

Forme la plus fréquente de la *dyschromatopsie* (trouble de la vision des couleurs), le daltonisme est une anomalie de la vue qui se caractérise par l'absence de perception des couleurs, ou par une incapacité à différencier certaines teintes ou couleurs. Ce trouble de la vision est en fait connu sous le nom de "daltonisme" depuis le 18<sup>e</sup> siècle, du nom du physicien anglais John Dalton, atteint de ce type de "cécité des couleurs" et diagnostiqué comme tel par le médecin et physicien Thomas Young.

Les études menées depuis lors ont révélé les causes de cette anomalie de la vision; nous allons donc les détailler. Comme nous l'avons dit, les deux gènes qui codent pour les pigments des cônes L et M sont alignés l'un derrière l'autre sur les bras longs du chromosome X. Il en résulte, lors de la *méiose* (double division cellulaire aboutissant à la réduction du nombre de chromosomes, et qui se produit au moment de la formation des cellules reproductrices), des risques de recombinaisons partielles entre eux (par crossing-over : enjambement ) entraînant des perturbations de la vision colorée. En pratique, deux cas sont possibles: le crossing-over intergénique, et le crossing-over intragénique.

Dans le premier cas, un gène entier est absent d'un des deux chromosomes; l'homme qui hérite de ce chromosome est *dichromate*. L'autre chromosome X, en revanche, possède le gène en double exemplaire, et l'homme qui en hérite a une vision colorée normale: le gène supplémentaire n'a pas d'effet apparent. Dans le second cas, toujours lors de la méiose, le point de rupture du chromosome se fait au milieu du gène lui même, ce qui a pour effet de séparer les *exons*. Le crossing-over produit alors des gènes *hybrides*; une partie des exons codant la iodopsine M est transférée

dans le gène des iodopsines L, et vice versa. Les substitutions d'acides aminés qui en résultent modifient les courbes d'absorption des pigments de façon variée, d'où des altérations de la vision colorée qui vont d'une anomalie minimale au dichromatisme. On sait classer les formes de daltonisme; cette classification se fait selon le type du cône atteint. Aux trois types de cônes correspondent donc trois types de daltonismes:

- *pathologie* du cône L: le sujet est protanope (n'a pas de iodopsine L) ou protanomale (le rouge est présent mais déficient).
- cône M: la version du daltonisme la plus fréquente est la deutéranopie (manque de la iodopsine M). La deutéranomalie est la déficience du vert.
- cône S: certains sujets sont tritanopes (pas de iodopsine S), mais ce cas est extrêmement rare. Encore une fois, il existe la tritanomalie, déficience du bleu.

Ainsi, deux daltonismes existent. D'un côté, le manque d'une iodopsine: le sujet est donc dichromate; ceci est lié au premier cas des mutations, où le gène est absent. De l'autre côté, le trichromatisme anormal, une déficience d'une couleur. Ceci est lié au cas numéro deux: le crossing-over.

Nous avons donc vu qu'en général, le daltonisme s'explique par la présence d'un gène anormal sur le chromosome X. Chez la femme, qui possède deux chromosomes X, la présence d'un gène anormal est le plus souvent compensée par un gène normal sur le second chromosome X. La femme peut donc être porteuse du gène du daltonisme et le transmettre à ses enfants, sans pour autant être atteinte de ce trouble. Chez l'homme, qui possède un chromosome X et un chromosome Y, le gène anormal transmis génétiquement ne peut être compensé. C'est pourquoi ce trouble affecte une proportion plus élevée d'hommes: la fréquence du daltonisme est de 7 % chez les hommes et seulement de 0,5 % ( $7\% \times 7\%$ ) chez les femmes.

Mais une dernière question subsiste: comment cela affecte-t-il la vie des daltoniens? Encore une fois, deux cas possibles. Les trichromates anormaux ont quelques erreurs dans leur vision des couleurs, mais celles-ci ne sont pas remarquables, car ils restent trichromates. Par contre, ceux qui sont dichromates (protanopes, deutéranopes et tritanopes) ont une vision très différente du monde dans lequel nous vivons. On dit souvent que les daltoniens confondent le vert et le rouge. Mais en fait, leur perception du monde coloré est très différente de celle de la plupart des gens. Leur environnement ne comporte que deux couleurs dominantes (le plus souvent bleu et jaune), mais toutes les autres couleurs du spectre leur sont visibles par des nuances différentes. Si cela est un gène pour le dichromatisme, c'est parce que le monde dans lequel nous vivons est adapté aux trichromates; il devient donc difficile pour les daltoniens de s'y adapter.

## Conclusion

Nous avons ainsi vu la plupart des mécanismes de la chromatopsie: le photon, provenant d'une source lumineuse, a le rôle de déclencheur d'une cascade de réactions biochimiques aboutissant elles-même à la formation d'un message nerveux, qui sera véhiculé au cerveau par le biais d'autres neurones.

Comme pour la plupart des fonctions de l'organisme, nous constatons ici une véritable division du travail: l'image mesurée par les cônes est triée et classée avant d'arriver aux cellules ganglionnaires. Tout ce processus naturel aboutissant à la chromatopsie est difficilement reproductible par des moyens artificiels; ceci fait donc la différence entre les hommes et les ordinateurs.

Pourtant, le système visuel n'est pas exempt d'erreur: le daltonisme, résultat d'une mutation, montre la vulnérabilité de la physiologie humaine. Mais finalement, ce que nous définissons comme "voir" est en fait une construction du cerveau: la mémoire et "l'apprentissage" jouent un rôle majeur dans la vision. Ceci suscite une question importante d'ordre philosophique: qu'est-ce vraiment que la couleur?

# Bibliographie

## Ouvrages

*Encyclopédie Universalis, Vision (Physiologie)*. Corpus 23, p. 702-716.

*Science & Vie Hors-Série: L'oeil et la Vision*, n° 216, septembre 2001.

PARKER, Steve et MORZAC, Louis. *L'oeil et la Vision*. Gamma, 1990. (Le Corps Humain). 48 p.

*Physique 1ère S*. Belin, 2001. (Parisi). Chap. 14. *Vision des Objets. Miroir plan*, p. 230-235.

*Sciences de la Vie et de la Terre 1ère S*. Nathan, 2001. (Périlleux). Chap. 11. *Les messages nerveux - la transmission synaptique*, p. 215.

## Sites Internet

Pr. GRALL, Y. *La fonction visuelle* (<http://www.chups.jussieu.fr/ext/ceb/vision/cadres.htm>). 4 juillet 2000.

DELMOTTE, Kim et BOUTILLIER, Bertrand. *Le système visuel* (<http://www.etudiant-en-medecine.com/remede/neuroa/9.html>). 28 août 1998.

DE BROUWER, C. *La Lumière et la Vue* (<http://www.ulb.ac.be/esp/lsttm/coursedb/lumiere.html>). 1999-2000.

Dr. VIBERT, Jean-François. *Vision* ([http://www.chusa.jussieu.fr/poly\\_physio/vision/vision\\_physio.html](http://www.chusa.jussieu.fr/poly_physio/vision/vision_physio.html)). 11 décembre 2000.

*La famille des récepteurs couplés aux protéines-G* (<http://www.chez.com/rcpg/partie4.html>). 1er février 2001.

REGAUD, Denis. *Persistance des impressions lumineuses sur la rétine* ([http://pedagogie.ac-aix-marseille.fr/physique/Sciences\\_Physiques/menu/Activites\\_pedagogiques/Vision\\_cinema/Vision\\_cinema.htm](http://pedagogie.ac-aix-marseille.fr/physique/Sciences_Physiques/menu/Activites_pedagogiques/Vision_cinema/Vision_cinema.htm)).

YAHYA, Harun. *La création de l'univers. Chap. VI. La conception et les caractéristiques de la lumière* (<http://www.harunyahya.org/fr/univers/lacreation6.html>).

CERMEP. *Les cellules photoreceptrices de l'oeil* (<http://www.cermep.fr/docs/cinotti/optic2.pdf>)

Pharmacorama. *Vitamine A* (<http://www.pharmacorama.com/Rubriques/Output/Vitamines3.php>). 16 septembre 2001.

DURRANT, John et DUCLAUX, Roland. *Cours de Physiologie en Anglais, La vision* (<http://cri-cirs-wnts.univ-lyon1.fr/Polycopies/Physiologie/Physiologie-3.html>). 2000-2001.

Diffu-Sciences. *Le système nerveux Chap VI* ([http://www.diffu-sciences.com/pages/med\\_acces/encyclo/06\\_syst\\_nerveux%20\(1\).html](http://www.diffu-sciences.com/pages/med_acces/encyclo/06_syst_nerveux%20(1).html)).

GAILLARD, Benjamin et MARY, Sébastien. *TPE sur la vision* (<http://www.powercode.net/tpe/index.php>).

WEISS, Yves. *L'anatomie de l'oeil* (<http://www.ac-nice.fr/physique/oeil/anatomie.htm>).

THEBAULT, Ludovic. *L'intégration nerveuse* (<http://www.multimania.com/mad8/EvolVie/physio/intn11.htm>).

DUPERT, Cedric et SON, Holger. *Recherche sur la vision* ([http://tecfa.unige.ch/tecfa/teaching/UVLibre/0001/bin39/fr\\_fonction/index2.htm](http://tecfa.unige.ch/tecfa/teaching/UVLibre/0001/bin39/fr_fonction/index2.htm)).

CYBERIC, Wollbrett. *Le photon quantique* (<http://perso.club-internet.fr/moltaire1/quantic.html>). Juin 1999.

SCIO. *Ondes: La lumière* (<http://scio.free.fr/ondes/lumiere.php3>).

- Université Louis Pasteur. *La lumière* (<http://semsci.u-strasbg.fr/lumiere.htm>). 24 septembre 1999.
- Pyrotechnie: Feux d'artifice, lumière et couleurs* (<http://www.pyrotechnie.net/Html/lumiere.htm>).
- WESTWOOD, David. *Vision Lectures I & II* (<http://www.arts.uwaterloo.ca/~dawestwo/261graphics.htm>). 20 octobre 2000.
- TOUZET, Claude. *Introduction au connexionnisme* (<http://saturn.epm.ornl.gov/~touzetc/Book/Bouquin.htm>).
- GAUDART, Ludovic. *La vision des couleurs* (<http://virtual.pl.ecp.fr/~callet/CHROMO/Gaudart2.html>).
- COULOMBE, Nancy. *Le daltonisme*  
([http://www.servicevie.com/02sante/Sante\\_hommes/Hommes05022001/hommes05022001.html](http://www.servicevie.com/02sante/Sante_hommes/Hommes05022001/hommes05022001.html)).
- Le Syndicat National des Ophtalmologistes de France. *Vision des couleurs SNOF*  
(<http://www.snof.org/vue/couleurs1.html>).
- Lexeme Communication. *Daltonisme: mal voir les couleurs* (<http://www.optika21.com/03-magazine/sante/couleurs.asp>). 12 octobre 2000.
- Dr. SZAFLARSKI, Diane M. *How We See: The First Steps of Human Vision*  
([http://www.accessexcellence.org/AE/AEC/CC/vision\\_background.html](http://www.accessexcellence.org/AE/AEC/CC/vision_background.html)).

# Lexique

Dans ce lexique apparaissent un certain nombre de termes scientifiques ou difficiles à comprendre, qui figurent dans le dossier, mais ne sont pas en relation directe avec le sujet, et ne sont donc pas expliquées dans le texte. Le lexique sera aussi distribué aux élèves durant la présentation, pour leur permettre de mieux suivre, et inclue donc certains mots qui sont peut-être moins scientifiques que d'autres. Dans la production écrite, les mots qui sont expliqués dans le lexique figurent en *italique*.

## A

### Absorption

L'absorption relative est la probabilité, par rapport à la probabilité maximale, qu'a un rayon d'une certaine longueur d'onde d'être capté par une molécule.

### Accomodation

Mise au point faite par l'oeil, dans la fonction visuelle.

*Voir aussi* : Lentille, Lentille convergente.

### Axone

Un axone est un prolongement cytoplasmique d'un neurone propageant des messages nerveux à partir du corps cellulaire (définition fonctionnelle).

## B

### Biconvexe

Une lentille biconvexe est une lentille convergente ou à bords minces, où les dioptries sont sphériques, et s'éloignent le plus possible l'un de l'autre lorsqu'on s'éloigne des bords. La meilleure illustration peut être donnée par un schéma:

**Figure 1. Lentille biconvexe**



*Voir aussi* : Lentille, Lentille convergente.

### Biochimie

Partie de la chimie qui traite des phénomènes vitaux.

## C

### **Célérité**

Vitesse de propagation d'une onde.

### **Chromatique**

Relatif aux couleurs.

### **Chromatopsie**

Perception visuelle des couleurs.

*Voir aussi* : Dyschromatopsie.

### **Constriction**

Resserrement.

*Voir aussi* : Dilatation.

### **Corpusculaire**

Relatif aux corpuscules, aux atomes: aux particules.

### **Cortex cérébral**

Partie consciente du cerveau qui nous permet de penser, d'avoir conscience des stimuli et de contrôler les mouvements. C'est au niveau du cortex cérébral primaire lui-même situé dans le lobe frontal que les décisions conscientes sont prises.

### **Couche plexiforme externe**

Couche rétinienne contenant les synapses entre les cellules photoréceptrices, bipolaires et horizontales.

### **Couche plexiforme interne**

Couche rétinienne contenant les synapses entre les cellules bipolaires, amacrines et ganglionnaires.

## D

### **Dépolarisation**

Une diminution de la différence de répartition de charges électriques entre le milieu extérieur et intérieur d'une cellule, et donc un rapprochement d'un potentiel transmembranaire nul.

*Voir aussi* : Hyperpolarisation, Potentiel transmembranaire.

### **Dichotomie**

Division, opposition entre deux éléments, deux idées.

### **Dichromatisme**

Le système visuel ne peut pas répondre à toutes les couleurs; un individu dichromate ne peut percevoir toutes les couleurs, car il ne possède que deux photorécepteurs.

### **Dilatation**

Augmentation de volume.

*Voir aussi* : Constriction.

### **Dissociation**

Séparation, disjonction.

### **Dyschromatopsie**

Trouble de la vision des couleurs.

*Voir aussi* : Chromatopsie.

## **E**

### **Electromagnétisme**

Etude des relations entre électricité et magnétisme.

### **Electrophysiologie**

Etude de l'activité électrique des cellules.

### **Exon**

Fragment ou partie de la séquence d'un gène.

## **F**

### **Focaliser**

Concentrer en un point (foyer) d'un instrument optique.

*Voir aussi* : Lentille convergente.

## **G**

### **Groupe G**

Groupe de protéines impliqués dans la réception de signaux extérieurs (lumière, olfactif, etc.)

## **H**

### **Hélice alpha**

Structure secondaire des protéines dans laquelle les chaînes d'acides aminés s'assemblent en hélice.

### **Héméralopie**

Affaiblissement pathologique de la vision en lumière peu intense (au crépuscule par exemple).

### **Hybride**

Résultat d'un croisement entre deux variétés.

## Hydrolyse

Décomposition de composés chimiques par l'eau.

## Hyperpolarisation

Augmentation de la différence de répartition des charges électriques entre le milieu extérieur et intérieur d'une cellule. Il y a donc un éloignement du potentiel transmembranaire nul, du côté négatif ou positif.

*Voir aussi* : Dépolarisation, Potentiel transmembranaire.

## I

## Isomérisation

Changement de forme d'un composé chimique (la formule brute reste la même, mais la formule développée est différente).

## L

## Lentille

Dispositif optique faisant converger ou diverger un faisceau de rayons qui le traverse.

## Lentille convergente

Une lentille qui transforme un faisceau de rayons parallèles en un faisceau convergent immédiatement après la lentille. Pour une position donnée d'un écran placé en arrière de la lentille, on observe une tache lumineuse de petite taille.

*Voir aussi* : Lentille.

## M

## Message nerveux

Information transmise par un neurone à une autre cellule. Le long d'une fibre, le message nerveux est un train de potentiels d'action, codé en fréquence. Au niveau d'une synapse, le message nerveux est la libération de neurotransmetteurs, codé en concentration.

## Méiose

Double division cellulaire aboutissant à la réduction du nombre de chromosomes, et qui se produit au moment de la formation des cellules reproductrices.

## Microspectrophotométrie

Caractérisation et quantification des substances en fonction de leur pouvoir d'absorption.

## Monochromatique

Rayonnement électromagnétique ayant une fréquence unique (une seule couleur dans le cas de la lumière visible).

*Voir aussi* : Absorption.

## N

### **Nerf**

Chacun des filaments qui mettent les diverses parties du corps en communication avec le cerveau et la moelle épinière.

### **Neuromédiateur**

Molécule libérée par un neurone au niveau d'une synapse et responsable de la transmission d'un message de ce neurone à une autre cellule.

*Voir aussi* : Synapse.

### **Neurone**

Cellule nerveuse intervenant, au sein de l'organisme, dans la communication entre cellules.

## O

### **Ondulatoire**

Qui a les caractères, la forme d'une onde.

## P

### **Pathologie**

Ensemble des manifestations d'une maladie, leurs causes, les symptômes.

### **Photoréception**

Ensemble des réactions ayant lieu dans un photorécepteur ( cône et bâtonnet dans la rétine ).

### **Pigment**

Substance naturelle colorée; elle contient dans le cas présent les informations en matière de couleur.

### **Potentiel d'action**

Signal élémentaire d'un message nerveux, propagé le long d'une fibre nerveuse.

### **Potentiel de récepteur**

Message nerveux codé en amplitude, propagé sur de faibles distances (cellules intra-rétiniennes).

### **Potentiel transmembranaire**

Le potentiel transmembranaire est défini comme une différence de potentiel électrique entre le milieu intérieur et extérieur d'une cellule. La plupart du temps, mesuré en mV.

## S

### **Système Nerveux Central**

Le système nerveux central est composé de l'encéphale, de la moelle épinière, et des nerfs. La rétine en fait aussi partie.

### **Spectre**

Ensemble des radiations monochromatiques.

### **Sphincter**

Muscle annulaire qui ferme ou resserre un orifice ou un canal annulaire.

*Voir aussi* : Constriction, Dilatation.

### **Synapse**

Région de contact entre deux neurones, et lieu de transfert d'informations entre celles-ci.

## T

### **Tissu**

Ensemble de cellules de l'organisme possédant la même organisation et assurant la même fonction

### **Trichromatisme**

Capacité du système visuel à répondre à un grand nombre de couleurs à partir de seulement 3 photorécepteurs.

*Voir aussi* : Chromatique.

### **Trichromatisme anormal**

Déficience d'une couleur : courbes d'absorption des pigments modifiée.

### **Tunique**

Membrane qui enveloppe ou protège un organe.

## V

### **Valeur seuil**

Valeur au-delà de laquelle se mettent en place de nouvelles conditions.

### **Vésicule**

Cavité, réservoir ou petit sac membraneux dans lequel est stocké le neuromédiateur.

*Voir aussi* : Neuromédiateur.