BrienHoldenVisionInstitute

INTRODUCTION À LA DOUBLE NATURE RÉTINIENNE

AUTEUR

Thomas Salmon: Northeastern State University, États-Unis

RÉVISION PAR LES PAIRS

Scott Steinman: Southern California College of Optometry, États-Unis

CE CHAPITRE INCLUT UNE RÉVISION DE:

- La double nature de la rétine
- Comparaison entre les bâtonnets et les cônes
- La rhodopsine
- La sensibilité spectrale du système scotopique

LA DOUBLE NATURE RÉTINIENNE

À la fin du chapitre 6, nous avons discuté de l'éclairement rétinien, qui est la quantité de lumière qui atteint la rétine dans le cadre d'une image rétinienne. L'unité pour **l'éclairement rétinien** est le **troland**, et le calcul pour trouver l'éclairement rétinien est simple (Schwartz, 2004 Ch. 3):

Éclairement rétinien (en trolands) = luminance de l'objet (en nits) x aire de la pupille (en mm^2)

Dans l'exemple donné dans le chapitre précédent, nous avons pu déterminer que lorsque nous regardons une feuille de papier en plein soleil (10 000 nits, diamètre pupillaire de 2 mm), l'éclairement rétinien est égal à 31 400 trolands. Lorsque nous regardons plutôt une feuille de papier sous les étoiles (0.0001 nits, diamètre pupillaire de 8 mm), l'éclairement rétinien est de 0.005 trolands.

Quel est le rapport de l'éclairement rétinien entre la condition éclairée et sombre selon cet exemple?

Rapport = 31 400/0.005 = 6 280 000

Nous n'avons habituellement aucune difficulté à voir une feuille de papier en condition éclairée comme en plein soleil, ou encore en condition de pénombre, sous les étoiles, malgré l'éclairement rétinien qui est 6.3 millions (31 400/.005 fois; 6.8 unités log) de fois plus lumineux en condition photopique par rapport à la condition la moins éclairée mentionnée précédemment.

Le système visuel humain est en effet capable d'agir à travers une étendue incroyable de niveaux d'éclairement – plus de 10 unités log (100 dB) de changement d'éclairement! Les caméras faisant usage d'un film, ou encore un mode numérique ou électronique ont de la difficulté à égaler **l'étendue dynamique** de l'oeil humain. Voici une citation d'un article tiré d'internet qui traite d'un capteur d'image à grande étendue dynamique:

LA DOUBLE NATURE RÉTINIENNE (SUITE)

L'étendue dynamique est le rapport entre l'image la plus lumineuse et l'image la plus sombre que le système peut capturer. Une intensité lumineuse supérieure à celle de l'image la plus lumineuse pouvant être capturée mènera à une saturation du capteur, alors qu'une intensité lumineuse inférieure à celle de l'image la plus sombre pouvant être détectée par le système ne sera pas détectée par le capteur. Ces deux conditions causent une distorsion de l'image, et peuvent ainsi dissimuler de l'information essentielle qui se trouve à l'extérieur des limites de l'étendue dynamique du capteur. (http://www.videsignline.com/showArticle.jhtml?articleID=181502565)

Un autre article en ligne datant du 5 février 2008 décrit comment un ingénieur de Panasonic a essayé d'améliorer l'étendue dynamique des caméras numériques en combinant de multiples photos ensemble, chacune d'elles ayant été prise à un niveau de saturation différent. Se faisant, il a été possible d'atteindre une étendue dynamique de 140 décibels, en comparaison avec les capteurs réguliers qui, eux, n'ont qu'une étendue de 60 dB. Malgré les efforts de Fujifilm et de ses capteurs "Super CCD", les amateurs de caméras sont souvent frustrés par l'étendue dynamique des capteurs d'image, car elle demeure significativement plus basse que l'étendue de l'oeil humain. Bien que les recherches de Panasonic semblent prometteuses, elles ne montrent actuellement que des images en noir et blanc qui sont adaptées pour les caméras "d'automobiles et de sécurité", selon l'article rédigé par les chercheurs. (http://news.cnet.com/8301-13580_3-9864843-39.html)

Les écrans d'ordinateurs posent le même problème. Comment peuvent-ils afficher une grande étendue de niveaux d'illumination en ayant une étendue dynamique bien plus petite que celle de l'oeil humain?

De plus, un article de Wikipedia mentionne ceci à propos de l'étendue dynamique:

En pratique, il est difficile d'atteindre l'étendue dynamique d'un oeil humain avec un équipement électronique, puisque la plupart des instruments électroniques de reproduction fonctionnent d'une façon linéaire plutôt que logarithmique comme la perception humaine. Les systèmes électroniques de reproduction audio et vidéo utilisent souvent une forme de ruse afin d'adapter le matériel original ayant une large étendue dynamique en une étendue dynamique plus étroite pouvant être reproduite plus facilement; ceci se nomme compression dynamique. Par exemple, un écran à affichage à cristaux liquides de bonne qualité possède une étendue dynamique d'à peu près 1000, ou 30 dB. (http://en.wikipedia.org/wiki/Dynamic_range#Photography)

Les caméras à film n'ont qu'une étendue dynamique d'à peu près 3 unités log (30 dB) et les capteurs électroniques comme les caméras numériques ou vidéo ont une étendue d'environ 6 log (60 dB). Comment pouvons-nous maximiser l'étendue dynamique d'une caméra? Cela peut être effectué à l'aide des méthodes suivantes:

1. Changer l'ouverture de la caméra.
2. Changer la vitesse d'obturation (temps d'exposition).
3. Changer la sensibilité de la caméra. Par exemple, en considérant les caméras à film, le film ISO 400 est plus sensible et utile pour prendre des photos en faible luminosité. Le film ISO 100, par contre, est plus utile pour prendre des photos en conditions éclairées.

Comment le système visuel s'adapte-t-il à une étendue si extrême (10 milliards de fois) de niveaux de lumière? Quel est l'impact d'un changement de diamètre pupillaire? Cela peut-il expliquer la capacité de l'oeil à opérer à travers une telle gamme d'éclairage? En changeant la grandeur de la pupille, l'oeil peut-il s'ajuster à l'éclairement rétinien sur une telle étendue? Nous pouvons investiguer cela en calculant l'éclairement rétinien selon la grandeur des pupilles, en considérant un objet avec une luminance fixe.

Exemple

Considérons une page blanche ayant une luminance de 100 nits. Calculons l'éclairement rétinien pour une pupille de 9 mm de diamètre.

trolands = (luminance en nits) × (aire pupillaire en mm)

aire pupillaire = $\pi r^2 = (3.14)(4.5)^2 = 63.62$ mm^2

trolands = (100)(63.62) = 6,362 trolands

Répétons le même calcul pour le même objet, mais en considérant une pupille d'un diamètre de 2 mm.

trolands = (luminance en nits) × (aire pupillaire en mm)

l'aire pupillaire est $\pi r^2 = (3.14)\ (1)^2 = 3.14$ mm^2

trolands = (100)(3.14) = 314 trolands

LA DOUBLE NATURE RÉTINIENNE (SUITE)

Le rapport des éclairements rétiniens causés par les grandeurs de pupilles mentionnées ci-haut est de 6 362:314 = ~20:1. La grandeur des pupilles peut donc seulement ajuster l'éclairement rétinien par un facteur d'environ 20, ce qui équivaut à 1.3 unités log (13 dB). Comment l'oeil peut-il donc s'ajuster à une gamme d'éclairage rétinien de 10 unités log (100 dB)?

Le reste de l'ajustement à différents niveaux de lumière est effectué par la rétine. On peut considérer que la rétine a différents types de films pour différents niveaux d'éclairage, sauf que le système rétinien d'adaptation est beaucoup plus complexe que le film d'une caméra.

L'adaptation visuelle est très efficace car la rétine possède deux types de photorécepteurs qui sont conçus afin de fonctionner à des niveaux d'éclairage différents. Chaque type de photorécepteur a la capacité de s'adapter ou de s'ajuster pour une large gamme de niveaux d'éclairement, et ensemble, ils permettent au système visuel d'avoir une grande étendue dynamique:

- Le **système photopique** est conçu afin de fonctionner sous des conditions de forte luminosité et il reçoit l'afférence des cônes.
- Le **système scotopique** est conçu afin de fonctionner sous des conditions de faible luminosité et il reçoit l'afférence des bâtonnets.

Les scientifiques disent que la rétine a une nature double parce qu'elle contient deux systèmes conçus pour fonctionner à des niveaux de luminosité différents. Les gammes d'éclairage sur lesquelles les systèmes photopique et scotopique travaillent se chevauchent légèrement, de sorte que pour des niveaux intermédiaires de lumière, les deux systèmes peuvent fonctionner en même temps. On appelle **mésopique** la vision qui se situe entre le système photopique et le système scotopique (voir Schwartz, 2004 Tableau 3-1).

COMPARAISON ENTRE LES BÂTONNETS ET LES CÔNES

Les photorécepteurs rétiniens, les bâtonnets et les cônes, ont des caractéristiques semblables, ainsi que des caractéristiques qui les distinguent en termes de structure cellulaire et de fonction physiologique.

SIMILARITÉ ENTRE LA STRUCTURE CELLULAIRE DES BÂTONNETS ET DES CÔNES

(Consultez Schwartz, 2004 Ch. 3, Figures. 3-1, 3-2)

- Longues cellules tubulaires
- **Segment externe** (près de l'ÉPR) contenant des piles de composantes en forme de disques
- **Segment interne** (près du vitré) contenant des organelles tels que le noyau et les mitochondries
- Un procès ciliaire rejoignant les segments internes et externes
- Synapse entre les cellules bipolaires et les autres cellules dans la **couche plexiforme externe**

SEGMENTS EXTERNES

Nous allons porter notre attention sur le segment externe des photorécepteurs car ce sont les disques du segment externe qui contiennent les **photopigments** qui débutent le processus physiologique de la vision en absorbant les photons de lumière. Le segment externe des cônes est plus fuselé (en forme de cône), alors que le segment externe des bâtonnets est plus tubulaire (Schwartz Fig. 3-1). Toutefois, cela n'est pas vrai pour tous les cônes; dans la fovéa, là où la densité des cônes est plus dense, leur forme ressemble bien plus à celle des bâtonnets.

COMPARAISON ENTRE LES BÂTONNETS ET LES CÔNES (SUITE)

Disques des segments externes:

- Contiennent les photopigments qui capturent la lumière et débutent la **phototransduction**. La phototransduction est le processus par lequel l'énergie lumineuse est transformée en énergie électrique, qui est ensuite transmise au cerveau par l'entremise des neurones. Nous allons aborder ce processus un peu plus tard.
- Formés par l'invagination de la membrane cellulaire des segments externes près des procès ciliaires.
- Ils sont continuellement en production et migrent vers l'ÉPR, formant une pile de disques dans la rétine externe.
- Dans le segment externe des bâtonnets, les disques se séparent de la membrane cellulaire et deviennent des structures libres. Un bâtonnet contient environ 1000 disques.
- Les disques demeurent connectés à la membrane cellulaire dans les cônes.
- À l'extrémité externe de la cellule photoréceptrice, les disques sont éliminés et phagocytés par l'ÉPR.
- La phagocytose est un élément critique de la santé et du métabolisme des photorécepteurs. Sans la phagocytose, les déchets métaboliques tels que les radicaux libres s'accumulent et endommagent les photorécepteurs. Cela est un mécanisme pathologique possible pour expliquer les dommages rétiniens engendrés dans le cadre de la *rétinite pigmentaire* (RP). Nous allons discuter de la RP dans le chapitre sur les tests électrodiagnostiques.
- Les disques des bâtonnets sont éliminés durant la journée à un taux d'environ 10% par jour.
- Les disques des cônes sont habituellement éliminés durant la nuit.
- Les extrémités des synapses des bâtonnets sont davantage sphériques (sphérule), alors que les synapses des cônes sont plus plates (pédicule).

DISTRIBUTION RÉTINIENNE DES BÂTONNETS ET DES CÔNES

La figure 3-7 de Schwartz illustre la distribution relative des bâtonnets et des cônes selon une coupe transversale de la rétine. Cela est similaire à la figure 4-2 du chapitre 4. Tel que discuté précédemment, les bâtonnets atteignent leur concentration maximale à environ 20° en périphérie de la fovéa. À ce point, il y a à peu près 150 000 bâtonnets par mm^2. Il y a deux endroits sur la rétine qui ne contiennent pas de bâtonnets – le disque optique et la fovéa.

Les cônes ont une densité maximale à la fovéa (150 000 cônes par mm^2), mais les **cônes demeurent présents en périphérie**, bien que leur concentration est moindre. Cela explique la présence de la vision des couleurs en périphérie. Si on considérait le nombre total de cônes de la rétine au complet, *seulement 4% des cônes sont à la fovéa et 96% sont en périphérie*.

RHODOPSINE

Alors que la lumière atteint la rétine, le processus physiologique de la vision débute lorsqu'une molécule de photopigment située dans le segment externe absorbe un photon. Cela déclenche une réaction biochimique en chaîne connue sous le nom de phototransduction. Le photopigment qui absorbe les photons dans les bâtonnets se nomme rhodopsine.

Dans son état non-exposé, c'est-à-dire précédant l'absorption de lumière, la rhodopsine est de couleur pourpre, et on l'appelle parfois pourpre rétinien. Lorsqu'exposée à la lumière, la rhodopsine absorbe la lumière, puis subit une transformation chimique et prend une couleur jaune, presque transparente, suite à sa saturation. Une molécule de rhodopsine a la capacité de capturer un seul photon, et une fois saturée, il ne lui est plus possible d'en capturer un autre. Puisque la rhodopsine à l'état saturé est transparente, la lumière peut passer à travers et peut ainsi être absorbée par la prochaine molécule de rhodopsine.
Avec le temps, la rhodopsine se régénère de nouveau à son état non-saturé (pourpre) et regagne sa capacité à absorber la lumière. La demi-vie de recouvrement de la rhodopsine est d'environ 5 minutes, ainsi la moitié de la rhodopsine saturée revient à l'état non-saturé en cinq minutes.

Un oeil contient à peu près 120 millions de bâtonnets. Chaque bâtonnet contient 1000 disques, et chaque disque contient 10000 molécules de rhodopsine. Chaque oeil contient donc un grand nombre (10^{15}) de molécules de rhodopsine et elles sont continuellement en train de se régénérer. L'oeil a été conçu avec une formidable capacité d'absorption de la lumière.

RHODOPSINE (SUITE)

L'efficacité avec laquelle la rhodopsine absorbe la lumière varie selon la longueur d'onde. L'absorption de la lumière par la rhodopsine est plus efficace à 507 nm, et son efficacité d'absorption diminue à des longueurs d'onde plus longues ou plus courtes.

Le spectre d'absorption relative de la rhodopsine peut être déterminé par l'expérience suivante, tel qu'illustré à la figure 3-3 de Schwartz.

- Dirigez une source lumineuse monochromatique (longueur d'onde unique) fixe sur un bocal contenant de la rhodopsine.
- Mesurez la quantité de lumière transmise à l'aide d'un radiomètre.
- La lumière qui n'est pas transmise a été absorbée. Une transmission élevée correspond à une faible absorption, et vice versa. La fig. 3-3 A de Schwartz montre la courbe de transmission de la rhodopsine. La courbe de transmission de la rhodopsine ressemble au graphique de gauche de la figure 7-2.
- La réciproque de la courbe de transmission est la courbe d'absorption. Pour la rhodopsine, cette dernière est semblable au graphique de droite de la figure 7-2. (Schwartz, Fig. 3-3 B)
- Le pic d'absorption pour la rhodopsine est à ~507 nm

Peu importe la longueur d'onde, une fois qu'un photon a été absorbé par la rhodopsine, il n'y a qu'un seul type de réponse possible – la rhodopsine se sature et le processus de phototransduction débute. Suite à la saturation de la molécule, le processus physiologique qui suit est le même, indépendamment de la longueur d'onde. Ainsi, la phototransduction, une fois initiée, ne préserve aucune information concernant la longueur d'onde de la lumière qui a engendré le processus.

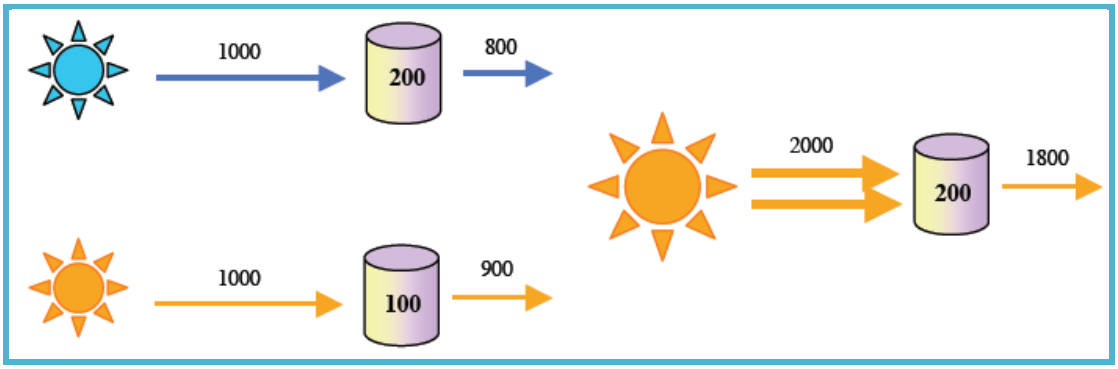

Figure 7-1: *Principe d'univariance. La rhodopsine peut absorber des photons de manière plus efficace à certaines longueurs d'onde (en haut à gauche; bleu, représente 507 nm) plutôt qu'à d'autres (en bas à gauche; orange, représente 580 nm), mais la réponse d'un bâtonnet à une longueur d'onde plus efficace (507 nm) peut être égalée à celle d'une longueur d'onde moins efficace (droite; orange avec luminosité augmentée) en augmentant la luminosité.*

Exemple

Si on illumine la rétine avec 1000 quanta de lumière à 507 nm, on peut réussir à saturer 200 molécules de rhodopsine (200 absorbées, 800 transmises). Si on illumine la même région rétinenne avec 1000 quanta de lumière à 580 nm, on peut saturer 100 molécules de rhodopsine, puisque cette longueur d'onde plus longue est absorbée moins efficacement. Si on double la luminosité (2000 quanta) à 580 nm, on peut saturer à peu près le double (200) du nombre de molécules de rhodpsine. Cela équivaut à l'état de saturation de la rétine avec 1000 quanta à 507 nm. Ainsi, une fois absorbés, la réponse physiologique du système visuel est la même pour 1000 quanta à 507 nm et pour 2000 quanta à 580 nm. On nomme ceci le **principe d'univariance** (Fig. 7-1).

Puisque le système scotopique (bâtonnets) produit une réponse physiologique unique, indépendante de la longueur d'onde, et qu'il est possible d'égaler le signal d'efférence pour toutes les longueurs d'onde en ajustant la luminosité de la source lumineuse, le système scotopique ne transmet pas d'information sur la longueur d'onde et ne permet donc pas une vision des couleurs.

SENSIBILITÉ SPECTRALE DU SYSTÈME SCOTOPIQUE

L'absorption spectrale des bâtonnets (ou de la rhodopsine) est intimement liée à la sensibilité spectrale du système scotopique. Notre capacité à voir des lumières de très faible luminosité à l'aide du système scotopique varie en fonction de la longueur d'onde. Si on effectuait une expérience afin de déterminer la lumière la plus faible d'une certaine longueur d'onde pouvant être détectée par une personne, on mesurerait ainsi son *seuil de détection* pour cette longueur d'onde. La figure 7-2 de gauche (semblable à la figure 3-4 A de Schwartz) illustre comment le **seuil** varie en fonction de la longueur d'onde. L'inverse du *seuil* est la *sensibilité*, et la **sensibilité** spectrale du système scotopique est illustrée à la figure 7-2 de droite (semblable à la figure 3-4 B de Schwartz).

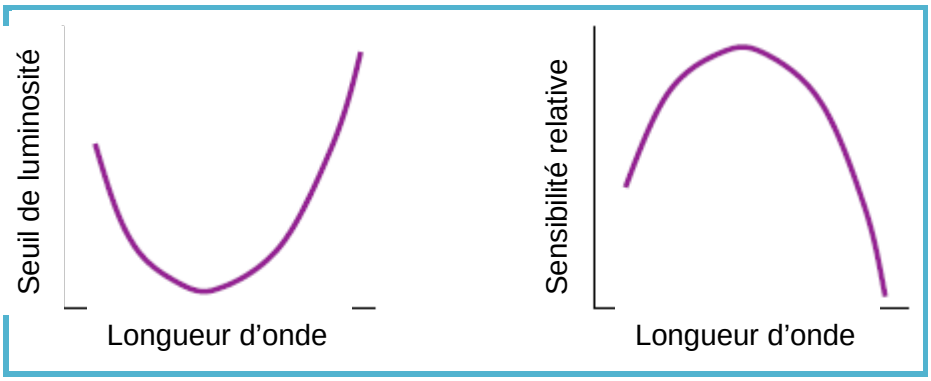

Figure 7-2: *Dérivation de la fonction de la sensibilité spectrale scotopique*

Plusieurs expériences psychophysiques mesurent un seuil visuel, mais convertissent les données en sensibilité pour l'affichage. Il est important de se rappeler que **le seuil et la sensibilité ont une relation inverse**. Nous avons discuté le même concept lors de l'étude des champs visuels. Dans le cadre d'un test de champ visuel, nous mesurons le seuil du patient pour la détection d'un point lumineux, mais ce que nous voulons réellement connaître est la sensibilité du système visuel à travers le champ visuel.

Un autre exemple classique est un test nommé **sensibilité aux contrastes**, que nous allons étudier en détail plus tard. La sensibilité aux contrastes fournit de l'information plus précise à propos de la performance visuelle que **l'acuité visuelle**. On peut déterminer la sensibilité aux contrastes d'une personne en mesurant le niveau minimum de contraste qu'elle peut percevoir; ceci est le *seuil de contraste*. Le seuil de contraste (de Michelson) est un petit nombre tel que 0.01m et l'inverse de cette valeur est la sensibilité aux contrastes.

Les fonctions de seuil et de transmission spectrale sont semblables; les spectres de sensibilité et d'absorption sont aussi semblables. Cela s'explique par l'absorption de la rhodopsine qui est une fonction majeure (mais non la seule) qui sert à déterminer la sensibilité du système scotopique.

LECTURES RECOMMANDÉES/OUVRAGES DE RÉFÉRENCE

- Schwartz SH. Visual Perception - A Clinical Orientation, 3rd Edition. Appleton & Lange, Stamford, Connecticut, 2004
- EE Times, 2006, Wide dynamic range image sensor-processor improves security video, other apps, accessed at http://www.eetimes.com/document.asp?doc_id=1273610
- Cnet news, 2008, *Panasonic sensor tackles key photo problem--dynamic range*, consulté au http://news.cnet.com/8301-13580_3-9864843-39.html