VOIES PARVO ET MAGNOCELLULAIRES

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:

- Neurones rétiniens
- Introduction aux systèmes parvocellulaire (parvo) et magnocellulaire (magno)
- Différences anatomiques entre les neurones parvo et magno
- Anatomie comparative des systèmes parvo et magno
- Voies visuelles parallèles chez les humains

NEURONES RÉTINIENS

PHOTORÉCEPTEURS	• 4 types (bâtonnets, cônes-L, cônes-M, cônes-S) • Champs récepteurs simples, circulaires • Potentiels gradués • Hyperpolarisation lorsque stimulés par la lumière
CELLULES HORIZONTALES	• Au moins 2 types (H1 et H2) • Reçoivent les afférences de plusieurs photorécepteurs • Champs récepteurs simples, circulaires • Potentiels gradués • Hyperpolarisation lorsque stimulées par la lumière

NEURONES RÉTINIENS (SUITE)

CELLULES BIPOLAIRES	• Au moins 9 types (centre-on/off midget, centre-on/off diffuses, cellules bipolaires de cône-S, autres) • Reçoivent des afférences de plusieurs photorécepteurs et cellules horizontales • Champs récepteurs centre-périphérie (antagonisme spatial) • Dépolarisation lorsque stimulées (effet inverse par rapport aux photorécepteurs) • Cellules Midget –opposition des couleurs, résolution spatiale élevée • Cellules Diffuses–pas d'opposition • Caractéristiques varient aussi en fonction de l'emplacement de la cellule (dans la rétine centrale ou périphérique)
CELLULES AMACRINES	• Antagonisme spatial • Potentiels d'action • Réponse transitoire (perception du mouvement) et réponse de type soutenu
CELLULES GANGLIONNAIRES	• Au moins 18 types (centre-on/off midget (parvo), parasol (magno), petites cellules bistratifiées, autres) • Cellules bipolaires midget à centre-on/off –> cellules ganglionnaires midget (parvo) à centre-on/off • Cellules Midget– moins de connections dendritiques • Cellules bipolaires diffuses à centre-on/off –> cellules ganglionnaires parasol (magno) à centre-on/off (Schwartz Fig. 12-11) • Cellules Parasol – transitoires, plus grands embranchements de dendrites • Cellules bipolaires de cône-S --> petites cellules ganglionnaires bistratifiées (konio; Schwartz, 2004, Fig. 12-13) • Potentiels d'action pour permettre de transmettre sur de plus grandes distances

Citation de Schwartz (2004), à la fin du Chapitre 12 (p. 280):

> *[Les photorécepteurs ont des critères d'activation très simples: une lumière diffuse arrivant sur leur champ récepteur cause une réponse. Dans les parties plus proximales de la rétine, ces critères d'activation neuronale sont plus rigoureux. Par exemple, les cellules ganglionnaires ne répondent qu'à des stimuli qui manifestent un contraste spatial.]*

D'un point de vue téléologique, la rétine est conçue surtout pour extraire les contrastes du monde visuel. Ce point de vue s'aligne avec le rôle important que le contraste spatial joue dans nos expériences visuelles.

INTRODUCTION – LES SYSTÈMES PARVO & MAGNOCELLULAIRES

Des chercheurs ont découvert qu'il existe au moins deux voies neuronales principales reliant la rétine et le cortex visuel. Ces **tractus rétino-corticaux** sont appelés les systèmes parvo et magnocellulaires. Le système **parvo**cellulaire (L. *parvus* - petit) est étroitement associé avec la vision centrale. Les neurones du système **magno**cellulaire (L. *magnus* - grand) sont associés avec la vision périphérique. Plus récemment, une autre voie (la voie konio) a été découverte.

En parlant des fonctions parvo et magno, il est tentant de traiter les fonctions parvo comme synonymes de la vision des cônes, et de même avec le système magno et les bâtonnets, mais ceci est erroné. Tous les phénomènes dont nous allons discuter aujourd'hui sont des caratéristiques de la vision des cônes en conditions *photopiques*. Rappelez-vous que les cônes sont aussi présents dans la rétine périphérique – en fait, plus de 90% des cônes se trouvent dans la périphérie, et non à la fovéa.

DIFFÉRENCES ANATOMIQUES– NEURONES PARVO & MAGNO

Selon l'espèce animale étudiée, les cellules ganglionnaires parvo (ou similaires aux parvo) sont parfois appelées cellules **beta**, **X**, **midget**, ou **P**. Les cellules ganglionnaires parvo (principalement fovéales) ont des arbres dendritiques plus petits et reçoivent des synapses provenant de moins de cellules (faible sommation spatiale). À la fovéa, une cellule ganglionnaire parvo reçoit une synapse d'une seule cellule bipolaire midget, qui est reliée à un cône.

En périphérie, les cellules ganglionnaires magno sont les plus prévalentes; elles ont de grands arbres dendritiques qui reçoivent des afférences de plusieurs photorécepteurs (sommation spatiale élevée) via les cellules bipolaires diffuses. Selon l'espèce étudiée, ces cellules ganglionnaires magno sont parfois appelées cellules **alpha**, **Y**, **parasol**, ou **M**.

Même si les cellules ganglionnaires fovéales sont en majorité des neurones parvo, il y a quelques cellules magno à la fovéa. Inversement, même si la plupart des cellules ganglionnaires de la périphérie sont de type magno, on y retrouve aussi des cellules parvo. La Figure 29-1 ci-dessous, redessinée à partir de la Figure 24- 20 d'Adler (9e Édition), 1992, résume cette organisation.

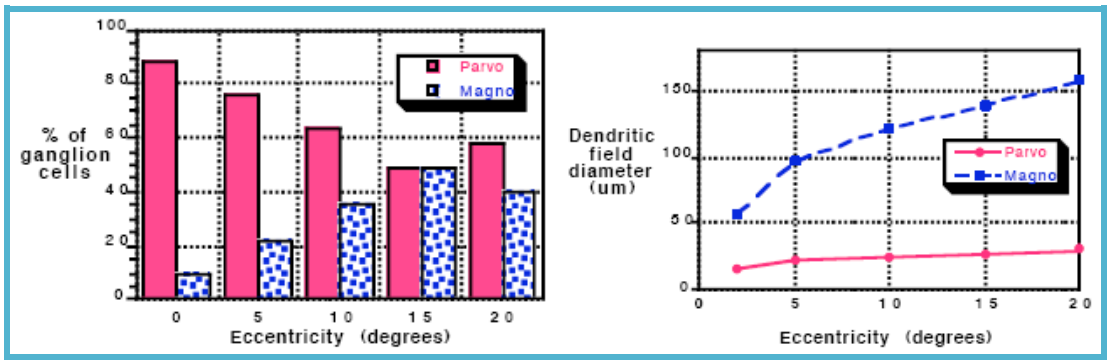

Figure 29-1: *Quantités relatives et taille des champs dendritiques des cellules ganglionnaires parvo et magno*
Légende: % of ganglion cells = % de cellules ganglionnaires ; Eccentricity (degrees) = Excentricité (en degrés) ; Dendritic field diameter = Diamètre du champ dendritique

La distinction parvo/magno est évidente dans le CGL. Les neurones du CGL sont organisés en six couches et les deux couches inférieures (ventrales) contiennent des neurones géants qui font partie du système magno (identifiées par un M dans la Figure 29-2).

Les couches 3-6 contiennent des plus petits neurones, qui font partie du système parvo (P dans la Figure 29-2).

La couche Magno 1 reçoit les afférences de la rétine contralatérale (côté opposé) et la couche 2 reçoit les afférences de la rétine ipsilatérale (du même côté). Les couches Parvo 3 et 5 reçoivent les afférences de la rétine ipsilatérale et les couches 4 et 6 reçoivent les afférences controlatérales.

Les neurones de la voie konio sont situés entre les couches 2 et 3 du CGL (K dans la Figure 29-2).

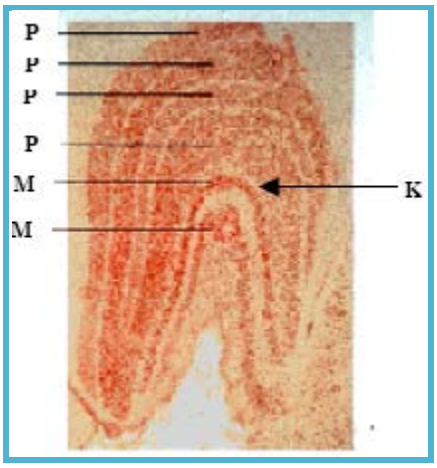

Figure 29-2: *Section frontale montrant les couches du CGL*

ANATOMIE COMPARATIVE – SYSTÈMES MAGNO ET PARVO

Différents animaux ont été étudiés afin de mieux comprendre comment les voies rétinocorticales se divisent entre ces deux systèmes distincts et parallèles.

GRENOUILLES

Des études chez les grenouilles démontrent qu'elles possèdent deux classes de cellules ganglionnaires qui se distinguent à partir de leur réponses à certaines caractéristiques de l'environnement visuel. Certaines cellules ganglionnaires sont plus actives quand la grenouille voit des petits points noirs. On a nommé ces cellules les "détecteurs d'insectes".

D'autres cellules ganglionnaires sont plus fortement stimulées quand la grenouille voit de grands objets, comme des ombres en mouvement. Ceci démontre qu'il existe une distinction entre les neurones spécialisés pour les petits détails (les hautes fréquences spatiales) et les neurones spécialisés pour visualiser les basses fréquences spatiales.

CHATS

Les études chez les chats ont aussi démontré que leurs cellules ganglionnaires peuvent être divisées en deux classes en fonction de leur réponse aux stimuli visuels. Certaines études ont présenté des réseaux d'ondes sinusoïdales à des chats. Certains neurones, que l'on a appelé cellules ganglionnaires X, avaient une **réponse linéaire** aux réseaux présentés dans leurs champs récepteurs.

Un système linéaire est tout simplement un système pour lequel la réponse totale est égale à la sommation des réponses aux différentes parties du stimulus. Dans un tel système, les afférences venant de différentes zones du champ récepteur s'additionnent pour donner la réponse totale.

En revanche, certains neurones, appelés cellules ganglionnaires Y, démontraient une **réponse non-linéaire**. Ceci indique que les processus neuronaux peuvent employer deux approches différentes.

La fig. 13-3 de Schwartz, 2004, illustre la différence entre des réponses neuronales linéaires et non-linéaires. La colonne de droite montre un champ récepteur annulaire d'une cellule ganglionnaire. Une bande de lumière éclairant le centre du champ récepteur stimule (réponse positive) la cellule ganglionnaire (au-dessus). Ceci est indiqué par l'augmentation de la réponse dans le graphique en haut à gauche. Une bande de lumière éclairant la partie périphérique du champ récepteur inhibe (réponse négtive) la cellule ganglionnaire, tel qu'illustré dans le graphique du bas. Si une bande de lumière se trouve à moitié sur le centre et à moitié en périphérie, si la réponse est linéaire, l'efférence devrait être neutre, tel qu'illustré dans le graphique du milieu à gauche. Cet exemple démontre une réponse linéaire et décrit les réponses de cellules X aux réseaux.

La colonne du milieu montre que même si l'on s'attend à une réponse neutre, la cellule ganglionnaire Y démontre encore une réponse excitatoire. Ainsi, où que soit placé le réseau dans le champ récepteur, il cause l'excitation de la cellule. Ces résultats ont été interprétés comme une preuve que ces cellules ont des procédés neuronaux non-linéaires.

SINGES

Des études chez les singes rhésus ont également démontré que les cellules ganglionnaires, les cellules du CGL, le cortex strié et des neurones corticaux d'ordre supérieur semblent être organisés pour former deux voies distinctes. Les cellules de ces deux voies répondent différemment aux stimuli temporaux, spatiaux, et colorés, tel que résumé dans le Tableau 29.1 (version modifiée du Tableau 13-1 de Schwartz, 2004).

ANATOMIE COMPARATIVE – SYSTÈMES MAGNO ET PARVO (SUITE)

Tableau 29-1: *Caractéristiques des voies parvo et magno*

	NEURONES PARVO	NEURONES MAGNO
DISCRIMINATION DES COULEURS	Oui (opposition des couleurs)	Non
RÉPONSE DES NEURONES	Soutenue	Transitoire
DIAMÈTRE AXONAL	Plus petit	Plus grand
TRANSMISSION DU SIGNAL	Plus lent	Plus rapide
SENSIBILITÉ TEMPORELLE	Basse fréquence	Haute fréquence
SENSIBILITÉ SPATIALE	Résolution élevée (20/20)	Faible résolution (20/200)
PROVENANCE DES AFFÉRENCES RÉTINIENNES	Fovéa	Périphérie
LINÉARITÉ SPATIALE	Linéaire	En partie non-linéaire
SPÉCIALISATION SENSORIELLE	Couleur / détail spatial (quoi/détails)	Mouvement (où/danger!)

Les réponses des différents types de cellules ganglionnaires et de neurones du CGL (parvo ou magno) aux couleurs est illustrée dans la Fig. 13-4 de Schwartz, 2004.

- Les cellules parvo répondent différemment en fonction de la longueur d'onde. Par exemple, certains neurones parvo sont inhibés (diminution de la fréquence des potentiels d'action) avec les courtes longueurs d'onde et sont excités (fréquence augmentée) pour les longues longueurs d'onde; c'est-à-dire, **l'opposition des couleurs**.
- Les cellules magno ne démontrent pas d'opposition des couleurs, donc ne peuvent pas distinguer les longueurs d'onde et ne peuvent pas contribuer à la perception des couleurs. (Schwartz, 2004, Fig. 13-5)

La réponse temporelle à la présentation d'un stimulus (Schwartz, 2004, Fig. 13-6) est résumée ici:

- Les cellules parvo déchargent aussi longtemps que le stimulus est présent – **une réponse soutenue** (Schwartz, 2004, Fig. 13-6A)
- Les neurones magno montrent une série rapide d'activations électriques lorsque le stimulus s'allume et quand il s'éteint. Ceci s'appelle une **réponse transitoire** (Schwartz, 2004, Fig. 13-6B).
- Les neurones parvo peuvent mieux répondre à des conditions d'éclairage assez stables, qui sont associées avec des faibles fréquences de changements d'illumination, donc une meilleure sensibilité aux *basses fréquences temporelles*.
- Il semble que les réponses transitoires des cellules magno répondent mieux aux changements rapides d'illumination. Ils seraient donc associés avec une *résolution temporelle élevée et une meilleure perception du mouvement*.

La vitesse de transmission est résumée ci-dessous:

- Le diamètre axonal des cellules parvo est plus petit et donc ces axones transmettent les signaux électriques plus lentement.
- Les neurones magno ont des axones de plus grand diamètre. Par le même principe qui explique qu'un cable de grand diamètre transmet plus rapidement les signaux électriques, ces neurones ont une transmission plus rapide, ce qui contribue à une perception plus rapide du mouvement.

ANATOMIE COMPARATIVE – SYSTÈMES MAGNO ET PARVO (SUITE)

Les tailles des champs récepteurs (ou de sommation spatiale) sont résumées ci-dessous:

- Les champs récepteurs parvo sont plus petits, donc ils permettent une meilleure résolution spatiale (meilleure AV). Les cellules parvo du CGL sont principalement associées avec les cellules ganglionnaires de la fovéa.
- Les cellules magno ont des grands champs récepteurs, ce qui permet une plus grande sommation spatiale et donc une meilleure sensibilité en conditions de faible éclairage.

Il semble que ces deux voies parallèles du système visuel soient spécialisées pour certains types de perception visuelle:

- Le système magnocellulaire s'oriente plus vers la détection générale (l'alerte) et est aussi appelé le **système du "où"**. Il est plus rapide et plus sensible au mouvement, ce qui le rend plus important pour détecter des sources de danger dans notre vision périphérique.
- Une fois qu'un objet est détecté, l'information visuelle détaillée (détails spatiaux, couleur) semble être fournie principalement par le système parvo. C'est aussi appelé le **système du "quoi**".

Des lésions sélectives à certaines parties du CGL causent des anomalies visuelles prévisibles si l'on considère un système qui soutient deux fonctions distinctes:

- Des lésions aux couches 3-6 (cellules parvo) cause une diminution de la perception des couleurs et de l'acuité visuelle. Par contre, la sensibilité au papillottement à haute fréquence («*flicker*») est conservée.
- Des lésions aux couches 1-2 du CGL (cellules magno) cause une mauvaise détection du papillotement à haute fréquence et des difficultés pour la détection de très grands objets. La perception des couleurs et la résolution des hautes fréquences spatiales ne sont pas affectées.

LES VOIES PARALLÈLES CHEZ LES HUMAINS

À cause des ressemblances entre les humains et les singes, les chercheurs supposent que ces principes s'appliquent aussi au système visuel humain. Des tests psychophysiques ont été conçus pour isoler et étudier les systèmes de cellules parvo et magno.

RÉSEAUX ISOLUMINANTS

La première technique se sert de réseaux **isoluminants** (qui ont la même luminance) qui stimulent uniquement le système parvo, laissant le système magno non-stimulé (Schwartz, 2004, Fig. 13-7). Des lignes de différentes couleurs alternantes (par exemple, des rayures rouges et vertes) sont présentées, mais la luminance (et non le rayonnement) des lignes est la même. Ces lignes devraient être invisibles pour le système magno, puisqu'elles ont toutes la même luminance et sont seulement différentiables par leur couleur. Donc, ces réseaux peuvent servir à évaluer seulement le système parvo puisque les neurones magno ne peuvent pas détecter ces rayures.

SENSIBILITÉ PAR INCRÉMENTS

Une autre stratégie est d'utiliser des tests de sensibilité par incréments colorés (spectraux) (Schwartz, 2004, Fig. 13-8). Le stimulus doit comprendre deux caractéristiques importantes:

- Un point monochromatique (teinte d'une longueur d'onde) doit être détecté sur un fond blanc
- De plus, le stimulus doit papilloter à une fréquence de 25 Hz

En débutant avec un très faible incrément de luminance (ΔI), on augmente la luminance jusqu'à ce que la personne détecte la couleur et le papillotement, ce qui se produit à différents niveaux de luminance (différents seuils) en fonction de la longueur d'onde.

Pour certaines longueurs d'onde (440 nm), les personnes sont plus sensibles à la couleur et la détectent en premier, avant de voir le papillotement. (Rappelez-vous que le seuil et la sensibilité ont une relation inverse). À d'autres longueurs d'onde (600 nm), l'oeil détecte le papillotement en premier (plus sensible au «flicker»), ensuite la couleur. Ceci suggère que des systèmes de détection différents sont en jeu, soit le système parvo (vision des couleurs) et le système magno (détection du papillotement).

Pour citer Schwartz, 2004 (p. 293): ["Des seuils distincts pour la couleur et le papillotement suggèrent que deux voies physiologiques indépendantes existent. On peut présumer que la courbe des couleurs représente les seuils pour la voie (soutenue) parvo, qui transmet l'information sur la couleur, alors que la courbe du papillotement représente les seuils de détection pour la voie (transitoire) magno."]

LECTURES RECOMMANDÉES/OUVRAGES DE RÉFÉRENCE

- Schwartz SH. **Visual Perception - A Clinical Orientation, 3rd Edition**. Appleton & Lange, Stamford, Connecticut, 2004
- Adler FH and Hart WH. **Adler's Physiology of the eye: Clinical application**. 9th Edition. Mosby, É-U. 1992