INTERVALLE PHOTOCHROMIQUE, EFFET DE PURKINJE ET ADAPTATION À LA NOIRCEUR

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 :

- Photopigments des cônes
- Intervalle photochromique
- Effet de Purkinje
- Adaptation à la noirceur

RÉVISION

Le système optique de l'oeil, incluant ses deux lentilles, soit la cornée et le cristallin, amorcent le processus visuel en formant une image optique sur la rétine. La rétine doit alors transformer l'image optique en signaux nerveux qui sont acheminés au cerveau pour l'analyse et le traitement. Une étape importante dans le processus visuel est la conversion de données optiques en signaux nerveux (données électrophysiologiques). Cette étape, appelée **phototransduction**, a lieu au niveau des segments externes des photorécepteurs et commence lorsqu'un photopigment capture un photon.

Dans les cas des bâtonnets (système scotopique), le photopigment est la **rhodopsine** (pourpre visuel). Une molécule de rhodopsine peut absorber un photon de lumière visible, mais sa probabilité de capturer un photon varie selon la longueur d'onde. Elle est plus efficace pour capter la lumière à une longueur d'onde d'environ 507 nm, car un photon de cette longueur d'onde 'convient' le mieux à la molécule de rhodopsine.

Notez qu'une fois qu'un photon est absorbé, la réponse du système visuel est la même, peu importe la longueur d'onde. Ceci reflète le *principe d'univariance*. Selon ce principe, même si une lumière de 580nm a moins de chances d'être absorbée, si on augmente son intensité, il est possible d'absorber autant de la lumière de 580nm que de lumière de 507nm. Ceci est illustré dans la Figure 7-1 du Chapitre 7.

RÉVISION (SUITE)

Nous avons discuté de quelques propriétés de la rhodopsine, tels que son spectre d'absorption et son spectre de transmission. Nous avons aussi discuté de la sensibilité spectrale du système scotopique et nous avons noté que le graphique de celle-ci est similaire au graphique de l'absorption de la rhodopsine selon différentes longueurs d'onde. Rappelez-vous que le seuil du spectre de la rhodopsine est l'inverse du spectre de sensibilité de la rhodopsine (Fig. 8-1).

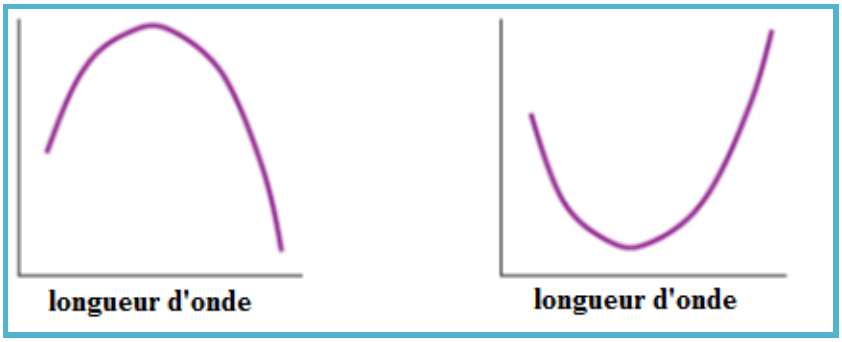

Figure 8-1: *Graphiques qui pourraient représenter la fonction spectrale de la rhodopsine pour la transmission, l'absorption, le seuil ou la sensibilité. Quel graphique pourrait représenter quelle fonction?*

PHOTOPIGMENTS DES CÔNES

Il y a trois types de cônes et chacun contient un photopigment différent qui n'est pas la rhodopsine. Leur spectre d'absorption est différent, comme on peut voir dans la Figure 8-2 (comme la Fig. 3-5A de Schwartz). À cause de leur spectre d'absorption caractéristique, les cônes sont classifiés en S (courte longueur d'onde, en anglais « *short* »), M (moyenne longueur d'onde), L (longue longueur d'onde). Le Tableau 8-1 montre un résumé des cônes.

Comparés aux cônes L et M, les cônes S sont beaucoup moins nombreux, moins sensibles à la lumière et il n'y a pas de cônes S au niveau de la fovéa.

Même si les trois types de cônes étaient parfois appelés 'bleu', 'vert' ou 'rouge', ce sont des termes inappropriés. La couleur décrit uniquement le pic de leur spectre d'absorption. Notez qu'ils absorbent tous la lumière sur un grand éventail de longueurs d'onde. La présence de trois types de photopigments chez les cônes nous permet de différencier les différentes couleurs.

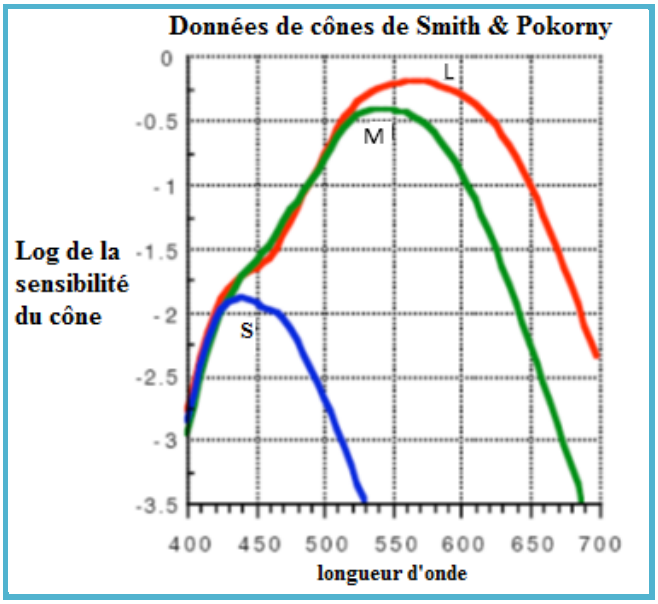

Figure 8-2: *Spectre d'absorption pour les photopigments dans les cônes S, M et L*

PHOTOPIGMENTS DES CÔNES (SUITE)

Tableau 8-1: *Photopigments des cônes*

TYPE DE CÔNE	PHOTOPIGMENT	ÉVENTAIL DE LONGUEURS D'ONDE	LONGUEUR D'ONDE PIC (NM)
Cônes S ('cônes bleu')	Cyanolabe	Courte	430
Cônes M ('cônes verts')	Chlorolabe	Moyenne	535
Cônes L ('cônes rouges')	Érythrolabe	Longue	565

Si on examine la sensibilité du système photopique pour des lumières de longueurs d'onde différentes, on peut dessiner un graphique de données qui ressemble beaucoup à la courbe V(λ) (Fig. 3-5B de Schwartz). Cette fonction serait principalement formée d'une combinaison des spectres d'absorption des cônes M et L. Les cônes S font une contribution mineure à la fonction de luminosité photopique et leur contribution est variable selon les conditions de test.

INTERVALLE PHOTOCHROMIQUE

Lorsque les courbes de sensibilité spectrale des bâtonnets (scotopique) et des cônes (photopique) sont dessinées sur le même graphique, celui-ci ressemble à celui de la Figure 8-1, ou de la Fig. 3-6 de Schwartz. Notez que pour la plupart des longueurs d'onde, les bâtonnets sont plus sensibles que les cônes et le pic des bâtonnets est à environ 507 nm, alors que le pic pour les cônes est environ à 555 nm. Pour de longues longueurs d'onde (région rouge), la sensibilité des bâtonnets diminue et est à peu près égale à celle des cônes à 650 nm.

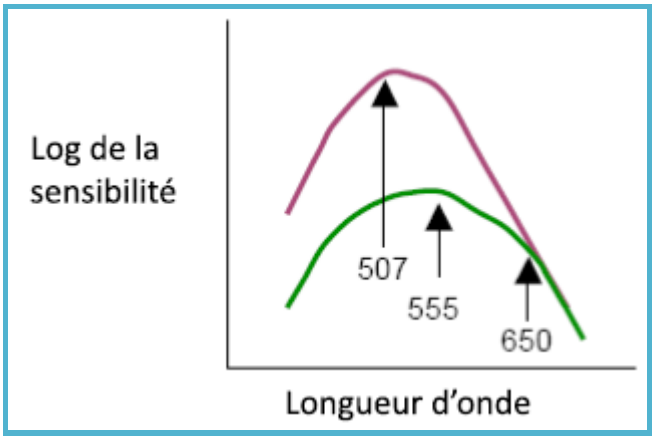

Figure 8-3: *Comparaison des fonctions de sensibilité scotopique et photopique*

Ces courbes peuvent être déterminées selon la procédure expérimentale suivante :

- Adaptez le sujet à la noirceur
- Les bâtonnets et les cônes seront complètement régénérés et auront une sensibilité maximale
- Commencez avec une lumière monochromatique (une longueur d'onde) très faible (en-dessous du seuil)
- Augmentez la radiance jusqu'à une première détection de la lumière. Ceci mesure le seuil scotopique (bâtonnet) pour cette longueur d'onde
- Continuez d'augmenter la radiance jusqu'au moment où le sujet perçoit la couleur de la lumière. À ce niveau, les cônes commencent à s'activer. Ceci indique ainsi la détection de couleur et le seuil du système des cônes
- Répétez cette procédure pour toutes les autres longueurs d'onde dans le spectre visible

La différence entre la sensibilité (ou le seuil) des systèmes de bâtonnets et des cônes pour chaque longueur d'onde est connue sous le nom d'**intervalle photochromique**. Ceci est représenté sur le graphique comme la *distance verticale entre les deux courbes*. Notez que l'intervalle photochromique est plus grand pour des courtes longueurs d'onde, mais qu'il est essentiellement de zéro pour des longues longueurs d'onde.

EFFET DE PURKINJE

Les fonctions de sensibilité spectrale scotopique et photopique sont basées sur des mesures aux niveaux du *seuil* lumineux pour les deux systèmes. Ces deux courbes prédisent aussi la luminosité relative de différentes longueurs d'onde à des *niveaux au-delà du seuil*. Si, par exemple, vous regardiez une fleur jaune-verte (555 nm) et une fleur bleu-verte (505 nm) et que les deux réfléchissaient la même radiance, la fleur jaunâtre paraîtrait plus brillante durant le jour. Le soir, alors qu'il commence à faire plus sombre et que les yeux font une transition en vision scotopique, vous allez remarquer que la fleur bleutée semble plus brillante que la fleur jaunâtre. L'augmentation relative de la brillance pour les objets bleus et verts, alors que les yeux s'adaptent à de faibles niveaux de luminosité, est connue sous le nom de l'**Effet de Purkinje** ou **Phénomène de Purkinje**. Ceci est causé par le décalage du pic de sensibilité de 555 nm à 507 nm lors de la transition de la vision photopique à la vision scotopique. L'effet de Purkinje coïncide avec la séparation horizontale des deux pics de la Figure 8-3 ci-dessus, ou la Fig. 3-6 de Schwartz. On peut voir cet effet avec les lumières de certaines voitures de police qui ont des lumières bleues et rouges. La lumière rouge augmente la visibilité du véhicule pendant le jour, alors que la lumière bleue augmente sa visibilité la nuit.

ADAPTATION À LA NOIRCEUR

Une fois saturés, les bâtonnets et les cônes récupèrent à des vitesses différentes. La demi-vie des bâtonnets est d'environ 5 minutes alors que celle des cônes est de 1,5 minutes. Si les photopigments des bâtonnets et des cônes sont complètement saturés suite à l'exposition du sujet à une lumière très intense (comme un OBI) et que vous testez son *seuil de détection* pour une lumière faible, au fur et à mesure que sa vision se rétablit, vous allez mesurer sa fonction d'adaptation à la noirceur. Les données peuvent être dessinées sur une courbe comme la Fig. 3-9 de Schwartz. Ce graphique présente un stimulus large ayant une longueur d'onde de 420 nm.

Voici quelques caractéristiques importantes pour une courbe d'adaptation à la noirceur avec l'adaptomètre classique pour la noirceur Goldmann-Weekers :

- Diminution constante du seuil (augmentation de la sensibilité) durant plus de 40 minutes
- Le seuil global diminue (la sensibilité augmente) d'à peu près 5 unités logarithmiques (100 000 fois)
- La courbe atteint un plateau après à peu près 5 minutes dans la noirceur
- La pente descend abruptement une autre fois à environ 10 minutes
- La diminution abrupte après ce premier plateau est appelée *bris bâtonnet-cône*
- La courbe descend graduellement pour former un deuxième plateau à environ 30-40 minutes

Le temps de demi-vie pour le recouvrement des cônes est plus court que celui pour les bâtonnets, alors l'amélioration rapide de la sensibilité (baisse du seuil) durant les 10 premières minutes est due au recouvrement des cônes. Durant les 10 premières minutes environ, la plupart des bâtonnets n'ont pas encore été restitués au point d'être plus sensibles que les cônes. Ceci explique la première section de la courbe d'adaptation à la noirceur. Ceci est suivi d'un plateau, qui indique le niveau de lumière où le seuil des cônes cesse de s'améliorer de façon significative.

Au bris bâtonnet-cône, il y a eu assez de temps pour que la sensibilité des bâtonnets dépasse celle des cônes (leur seuil descend en-dessous de celui des cônes). Avec le temps, les bâtonnets récupèrent de plus en plus leur sensibilité et le seuil continue de descendre jusqu'au moment où les bâtonnets s'approchent de leur seuil minimal (sensibilité maximale) et la fonction atteint un plateau final.

ADAPTATION À LA NOIRCEUR POUR DIFFÉRENTES LONGUEURS D'ONDE

Sur des graphiques d'adaptation à la noirceur, tels que ceux discutés plus haut, la distance verticale entre les plateaux des cônes et des bâtonnets est en corrélation avec l'*intervalle photochromique*. Dans l'exemple de la Fig. 3-9 de Schwartz, 2004, on considère une fonction d'adaptation à la noirceur pour un stimulus ayant une longueur d'onde de 420 nm.

En se référant à la Figure 8.3 (ou Fig. 3-6 de Schwartz, 2004), comment se compare l'intervalle photochromique pour des courtes longueurs d'onde telles que 420 nm, avec l'intervalle photochromique pour des longues longueurs d'onde telles que 650 nm?

Au lieu de 420 nm, si le stimulus était de 650 nm, la courbe d'adaptation à la noirceur ressemblerait à celle de la Fig. 3-10 de Schwartz. La première portion de la courbe est similaire à l'autre, mais il n'y a pas de bris bâtonnet-cône ni de diminution du seuil en-dessous du plateau des cônes.

ADAPTATION À LA NOIRCEUR (SUITE)

Q. Pourquoi?

R. La Figure 8.3 et la Fig. 3-6 de Schwartz montrent que pour de longues longueurs d'onde, telles que 650 nm, l'intervalle photochromique est de zéro et les bâtonnets ne sont pas plus sensibles que les cônes. Donc, une fois que les cônes atteignent leur plateau (seuil final), les bâtonnets ont aussi atteint leur seuil final. Le seuil ne descend pas en-dessous du plateau des cônes, car les bâtonnets ne sont pas plus sensibles que les cônes pour cette longueur d'onde, même après un long délai.

Principe général : *Sur la courbe d'adaptation à la noirceur, le bris bâtonnet-cône est plus marqué et la distance entre les plateaux des cônes et des bâtonnets est plus grande pour des longueurs d'onde auxquelles l'intervalle photochromique est le plus grand.*

La relation entre les fonctions de seuil spectral des bâtonnets et des cônes et les courbes d'adaptation à la noirceur est montrée dans la Fig. 3-11 de Schwartz, 2004. Référez-vous à la figure de Schwartz et dessinez la fonction d'adaptation à la noirceur de la Figure 8.4 au verso pour un stimulus large (c.-à-d. un point de 5-10° de diamètre) ayant une longueur d'onde de 465 nm. La courbe d'adaptation à la noirceur peut être prédite selon les indications suivantes :

- Localisez les seuils de détection de lumière des cônes et des bâtonnets pour une longueur d'onde de 465 nm sur le graphique de droite
- Ceci donne la valeur de l'axe des y pour les plateaux des cônes et des bâtonnets. À cette longueur d'onde, la séparation entre les seuils absolus des cônes et des bâtonnets est grande (grand intervalle photochromique).
- Dessinez le bris bâtonnet-cône à environ 10 minutes dans la courbe de gauche
- Dessinez la portion des cônes à gauche du bris bâtonnet-cône avec une descente rapide qui se stabilise juste avant le bris bâtonnet-cône
- Dessinez le plateau des bâtonnets à environ 30 minutes
- Connectez le bris bâtonnet-cône avec le plateau des bâtonnets en dessinant une courbe ayant une baisse rapide et ensuite une transition graduelle en plateau des bâtonnets

Suivez la même logique et les mêmes étapes résumées plus haut pour dessiner la courbe d'adaptation à la noirceur pour un stimulus large ayant une longueur d'onde de 610 nm. Notez que la courbe d'adaptation à la noirceur dessinée dans la Fig. 3-10 de Schwartz est pour 610 nm. La courbe d'adaptation à la noirceur pour une lumière de 610 nm diffère de celle pour une lumière de 465 nm de plusieurs façons :

- Le plateau des cônes est plus bas
- Le plateau des bâtonnets est plus haut
- Le bris bâtonnet-cône est plus loin à droite et dépasse les 30 minutes
- L'intervalle photochromique est petit

Vous devriez comprendre pourquoi chacune des caractéristiques des deux courbes (465 versus 610) diffèrent l'une de l'autre.

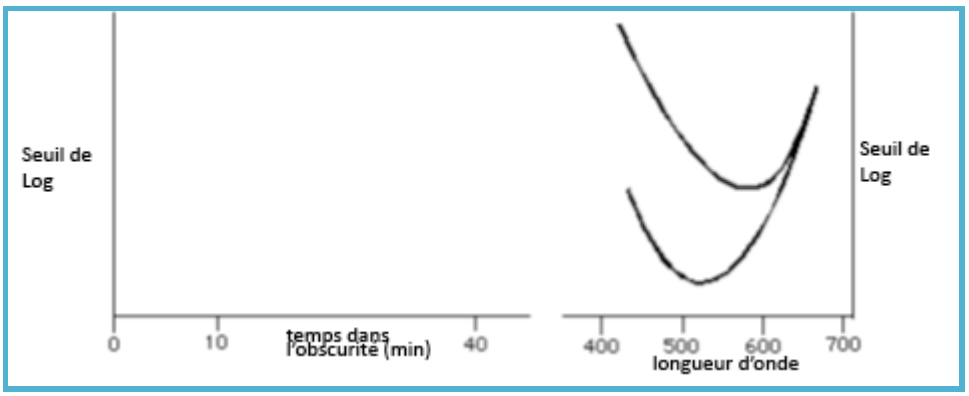

Figure 8-4: *Complétez cette figure pour montrer la fonction d'adaptation à la noirceur pour un stimulus de 465 nm et ensuite de 610 nm*

ADAPTATION À LA NOIRCEUR (SUITE)

Dans ces exemples, l'intervalle photochromique peut être observé soit dans les fonctions de seuil spectral ou de seuil d'adaptation à la noirceur. Les fonctions de seuil spectral montrent les seuils des cônes et des bâtonnets suite à une adaptation complète à la noirceur pour chaque longueur d'onde (les longueurs d'onde sont sur l'abscisse), alors que la courbe d'adaptation à la noirceur montre la différence de seuil avec le temps (le temps est sur l'abscisse) pour une longueur d'onde. Le tableau 8.2 résume la relation entre l'intervalle photochromique et l'adaptation à la noirceur.

Tableau 8-2 : *L'effet de l'intervalle photochromique sur la fonction d'adaptation à la noirceur*

EXEMPLE Λ (NM)	INTERVALLE PHOTOCHROMIQUE	SEUIL DES CÔNES	SEUIL DES BÂTONNETS	BRIS CÔNE-BÂTONNET	DIFFÉRENCE DE HAUTEUR AU PLATEAU
< 560	Large	Élevé	Inférieur aux cônes	Tôt	Grande
560-600	Étroit	Minimum	Inférieur aux cônes	Tard	Petite
> 650	Zéro	Moyen	Pareil aux cônes	Aucun	Aucune

ADAPTATION À LA NOIRCEUR ET GROSSEUR / POSITION DU STIMULUS

Il est possible d'ajuster la grosseur et la position du stimulus pour inclure ou exclure les bâtonnets. Par exemple, une grosse cible de fixation centrale (plus grand qu'environ 2˚ de diamètre) serait vue par les deux fovéas et la région riche en bâtonnets au pourtour. D'un autre côté, une très petite cible de fixation centrale (2˚ de diamètre ou moins) limiterait les résultats et on aurait uniquement une stimulation des cônes.

Q. De quoi aurait l'air la courbe d'adaptation à la noirceur avec ce type de stimulus? (Voir la Fig. 3-12 de Schwartz, 2004.)

MÉCANISME D'ADAPTATION À LA NOIRCEUR

Nous avons vu précédemment que la sensibilité spectrale d'un système scotopique (voir la Fig. 8.1 ou la Fig. 3-4 B de Schwartz, 2004) coïncide avec le spectre d'absorption pour la rhodopsine (voir Fig. 8.1 ou la Fig. 3-3 C de Schwartz, 2004). Nous supposons que la sensibilité des bâtonnets pour différentes longueurs d'onde dépend largement de la capacité d'une molécule de rhodopsine à capturer un photon de cette longueur d'onde. De façon similaire, les caractéristiques d'absorption des photopigments des cônes L et M (chlorolabe et érythrolabe) détermineraient la fonction de sensibilité spectrale photopique (sensibilité du système des cônes pour différentes longueurs d'onde; voir Fig. 8-2 ou la Fig. 3-5 de Schwartz).

Continuant avec cette logique, on pourrait croire que l'adaptation à la noirceur puisse être expliquée par la régénération des photopigments blanchis à leur état original. Cette hypothèse est connue comme étant l'**explication photochimique** de l'adaptation à la noirceur. Si cela était vrai, nous devrions nous attendre à ce que le blanchiment de 50% des molécules de rhodopsine double le seuil des bâtonnets (voir la Fig. 3-13 de Schwartz). En fait, le blanchiment de 50% de la rhodopsine augmente le seuil d'environ 10 milliards de fois. Donc, même si la régénération des photopigments est nécessaire pour l'adaptation à la noirceur, elle n'explique pas complètement ce processus.

La Fig. 3-14 de Schwartz, 2004 montre des résultats expérimentaux qui supportent cette observation avec un sujet *monochromate* à bâtonnets. Un monochromate est une personne ayant une maladie de la rétine caractérisée par l'absence de cônes dans la rétine. En testant l'adaptation à la noirceur chez un monochromate à bâtonnets, il est possible de mesurer le seuil des bâtonnets avant le bris bâtonnet-cône qui est habituellement observé.

La figure montre deux courbes d'adaptation à la noirceur, mais il faut aussi noter qu'il y a deux échelles verticales (ordonnées). L'échelle de droite correspond au pourcentage de rhodopsine dans un état blanchi et l'échelle de gauche représente le log du seuil. Les cercles représentent les données pour le monochromate à bâtonnets et, en guise de comparaison, la courbe d'adaptation à la noirceur d'une rétine normale est aussi représentée sur la figure.

Au cours de cette expérience, la personne s'adapte à la noirceur et comme d'habitude, on mesure son seuil de détection. De plus, on surveille la quantité de rhodopsine blanchie dans sa rétine. La quantité de rhodopsine blanchie dans la rétine peut être déterminée avec une technique appelée **densitométrie rétinienne**. La rétine est ainsi illuminée avec une quantité de lumière connue et la quantité réfléchie est mesurée pour déterminer la quantité absorbée par les photopigments.

Nous commençons (temps = 0) par inonder la rétine avec une lumière vive pour blanchir 100% de la rhodopsine (ordonnée de droite). L'échelle de gauche montre que le seuil est très élevé (l'œil est désensibilisé). Avec le temps, la rhodopsine est régénérée à son état d'origine. Avec la régénération, le pourcentage de pigments blanchis décroit et le seuil diminue aussi. (En d'autres mots, le pourcentage de pigments non-blanchis augmente et la sensibilité augmente aussi.) Dans cette expérience, nous sommes intéressés par le changement du seuil par rapport au pourcentage de pigments blanchis (comparaison des ordonnées de droite et de gauche).

Notez la diminution rapide des valeurs de seuil. Lorsque la rhodopsine est régénérée à 50% (50% de pigments non-blanchis), le seuil a diminué de ~10 unités de log (10 000 000 000 fois). Puisque la moitié de la rhodopsine ne donne pas uniquement une valeur de seuil diminuée de moitié, l'adaptation à la noirceur ne peut pas être expliquée seulement par l'hypothèse photochimique. D'autres mécanismes doivent entrer en jeu pour permettre à l'œil d'améliorer sa sensibilité de beaucoup plus que ce qui peut être expliqué par la régénération des photopigments.

Il est aussi intéressant de noter qu'après environ 15 minutes de recouvrement (temps qu'une personne normale prend pour atteindre le bris bâtonnet-cône), environ 90% de la rhodopsine a été régénérée et le seuil a diminué d'environ 16 unités de log.

Une très petite quantité de blanchiment de rhodopsine augmente grandement le seuil (réduction de la sensibilité). Ceci est aussi montré à la Figure 8.5. Notez l'ordonnée et l'abscisse utilisées ici. La relation linéaire entre le pourcentage de photopigments blanchis et le log du seuil est décrite par **l'équation de Dowling-Rushton :**

$$\text{Log}\frac{I_t}{I_0} = kP$$

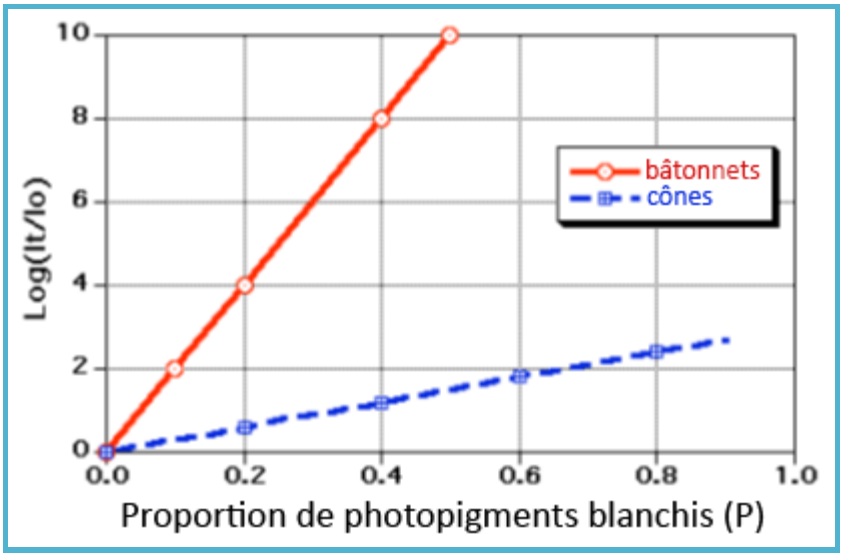

Figure 8-5: *La relation entre le seuil et le pourcentage de photopigments blanchis décrite par l'équation Dowling-Rushton, dans laquelle I_t représente l'intensité du seuil, I_0 est l'intensité du seuil après une adaptation complète à la noirceur, P est le pourcentage de photopigments blanchis et k est une constante (20 pour les bâtonnets, 3 pour les cônes)*

En résumé, lors de l'adaptation à la noirceur, le seuil de l'œil récupère beaucoup plus rapidement que ce que la simple régénération des photopigments peut expliquer. D'autres facteurs complexes, tels qu'un traitement neuronal, doivent ainsi être impliqués.

ADAPTATION À LA NOIRCEUR (SUITE.)

TEST CLINIQUE DE L'ADAPTATION À LA NOIRCEUR – TEST PHOTOSTRESS

L'adaptation à la noirceur est le processus par lequel la sensibilité visuelle est rétablie lorsqu'on va d'un environnement très lumineux à un environnement plus sombre. En blanchissant la rétine avec une lumière vive pour ensuite évaluer le seuil de détection de lumière sur 30-40 minutes, ceci permet de mesurer le processus d'adaptation à la noirceur au complet. Le test « photostress » ne semble pas être un « test d'adaptation à la noirceur », mais il peut évaluer la première partie du processus – c'est-à-dire, le recouvrement immédiat suite au blanchiment des photorécepteurs. Les photopigments des cônes régénèrent rapidement, donc la vision fovéolaire se rétablit rapidement lorsque la lumière est éteinte.

Q. Pourquoi pensez-vous qu'un temps de recouvrement prolongé au photostress indique une atteinte maculaire plutôt qu'une atteinte du nerf optique?

R. Un délai du recouvrement de la sensibilité à la lumière (c.-à-d. la première partie de l'adaptation à la noirceur) est probablement dû à une régénération inadéquate des photopigments qui sont contenus dans les photorécepteurs, dans ce cas-ci les cônes. Un long temps de recouvrement au photostress indique alors un problème avec les cônes, plutôt qu'au nerf optique. C'est donc un test diagnostique pour les dysfonctionnements de la macula.

Voici un résumé de la procédure pour le test photostress :

- Mesurez la meilleure AV corrigée pour chaque œil
- Demandez à votre patient de fixer monoculairement la lumière de l'OBI pour 10 secondes à une distance d'à peu près 10 cm. Ceci va blanchir ses photopigments fovéolaires. Éteignez la lumière et partez le chronomètre.
- Laissez le sujet refixer la charte d'acuité et demandez-lui de regarder la ligne avant celle de sa meilleure AV
- Enregistrez le temps requis par le patient pour la lecture de la ligne au complet. Soyez sûr qu'il/elle lit avec sa vision centrale fovéolaire (à travers le point blanchi) et non avec sa vision périfovéolaire. Répétez pour l'autre oeil
- Comparez le temps de recouvrement des deux yeux; ils devraient être quasi-identiques.

Les deux yeux devraient se rétablir en moins de 2 minutes. Plusieurs patients avec une vision normale auront un recouvrement de 30 secondes ou moins. Une asymétrie significative pourrait indiquer une anomalie de la macula de l'œil avec un temps de recouvrement plus lent.

Q. Parfois, il faut revérifier la réfraction du patient, sous des conditions cycloplégiques, après avoir terminé l'examen à l'OBI. Combien de temps devez-vous attendre après l'OBI avant de faire une réfraction subjective?

Q. Combien de temps devez-vous attendre avant de faire une rétinoscopie après l'OBI?

LECTURES RECOMMANDÉES/OUVRAGES DE RÉFÉRENCE

- Schwartz SH. **Visual Perception - A Clinical Orientation, 3rd Edition**. Appleton & Lange, Stamford, Connecticut, 2004