

CHAPITRE 44

Systemes sensoriels

Aperçu du chapitre

- 44.1 Vue d'ensemble des récepteurs sensoriels
- 44.2 Mécanorécepteurs : toucher et sensation de pression
- 44.3 Audition, vibrations et détection de la position du corps
- 44.4 Chimiorécepteurs : goût, odorat et pH
- 44.5 Vision
- 44.6 La diversité des expériences sensorielles



Introduction

Tous les influx parvenant au système nerveux central (SNC) à partir des organes sensoriels arrivent sous la forme de signaux électriques. Des neurones sensoriels reçoivent des signaux provenant de différents types de récepteurs sensoriels, comme les bâtonnets et les cônes rétiniens dans l'œil des vertébrés représentés sur la micrographie. Différents neurones sensoriels projettent les sensations dans des régions cérébrales spécialisées, qui fournissent une perception particulière de ces stimulus. L'intensité de la sensation dépend de la fréquence des potentiels d'action transmis par le neurone sensoriel. Le cerveau ne distingue un coucher de soleil, une symphonie et une douleur cuisante que sur base de l'identité du neurone sensoriel transmettant les potentiels d'action, et de la fréquence de ces impulsions. Ainsi, si le nerf auditif est stimulé artificiellement, le cerveau percevra un son. Mais, si c'est le nerf optique qui est stimulé avec la même intensité, la perception sera celle d'un éclair lumineux.

Dans ce chapitre, nous examinons les systèmes sensoriels, principalement chez les vertébrés. Nous comparons également certains de ces systèmes avec leurs homologues chez les invertébrés.

44.1 Vue d'ensemble des récepteurs sensoriels

Objectifs

1. Énumérer les trois catégories de récepteurs sensoriels des vertébrés.
2. Expliquer comment les informations sensorielles sont transmises des neurones sensoriels au SNC.
3. Décrire comment les canaux ioniques fonctionnent.

Quand on évoque les récepteurs sensoriels, la vision, l'ouïe, le goût, l'odorat et le toucher viennent d'abord à l'esprit ; il s'agit des sens qui nous informent sur notre environnement. Certes, ces informations externes sont essentielles à la survie et à la multiplication des animaux, mais les récepteurs sensoriels fournissent également des informations sur des états internes, tels que l'étirement des muscles, la position du corps et la pression artérielle. Dans cette section, nous jetons un regard d'ensemble sur les divers types des récepteurs et sur leur mode de fonctionnement.

Les récepteurs sensoriels détectent des stimulus externes et internes

Les **extérocepteurs** sont des récepteurs qui perçoivent les stimulus qui proviennent de l'environnement extérieur. Presque tous les récepteurs de ce type chez les vertébrés ont évolué dans l'eau avant que ces animaux n'envahissent la terre ferme. C'est pourquoi, les organes sensoriels des vertébrés terrestres sont particulièrement sensibles aux stimulus qui se transmettent bien dans l'eau ; ils utilisent des récepteurs qui ont été conservés lors du passage de l'eau à la terre ferme. Le système auditif chez les mammifères, par exemple, convertit l'onde sonore qui lui parvient par l'air en un stimulus qui est ensuite transmis par l'eau.

De rares systèmes sensoriels de vertébrés fonctionnent bien dans l'eau, comme les organes électriques des poissons, mais étant inefficaces dans l'air, ils ont disparu chez les vertébrés terrestres. Par contre, certains de ceux-ci ont acquis des systèmes sensoriels, comme des détecteurs d'infrarouge, qui ne pourraient pas fonctionner dans l'eau.

Les **intérocepteurs** perçoivent les stimulus qui proviennent du corps lui-même. Ces récepteurs internes détectent des signaux concernant la longueur et la tension des muscles, la position des membres, la douleur, la composition chimique du sang, le volume sanguin, la pression artérielle et la température corporelle. La plupart de ces récepteurs sont plus simples que ceux qui surveillent l'environnement extérieur et l'on pense qu'ils ressemblent davantage aux récepteurs sensoriels primitifs. Dans le reste de ce chapitre, nous décrivons les différents types d'intérocepteurs et d'extérocepteurs selon la nature du stimulus dans la détection duquel chaque récepteur s'est spécialisé.

Les récepteurs peuvent être groupés en trois catégories

Les récepteurs sensoriels diffèrent selon la nature du stimulus environnemental qui active le plus efficacement leurs dendrites sensorielles. Grosso modo, on peut distinguer trois classes de récepteurs.

1. Les **mécanorécepteurs** sont stimulés par des forces mécaniques, comme une pression. Ils comprennent de récepteurs pour le toucher, l'audition et l'équilibre.
2. Les **chimiorécepteurs** détectent les agents chimiques ou les changements chimiques. Les sens de l'odorat et du goût dépendent des chimiorécepteurs.
3. Les **récepteurs électromagnétiques** sont sensibles à l'énergie thermique et lumineuse. Les photorécepteurs oculaires qui détectent la lumière sont un exemple, comme le sont également les récepteurs thermiques présents chez certains reptiles.

Les récepteurs sensoriels les plus simples sont des terminaisons nerveuses libres qui répondent à la flexion ou à l'étirement de la membrane d'un neurone sensoriel, à des changements de température, ou à des agents chimiques comme l'oxygène dans le liquide extracellulaire. D'autres récepteurs sensoriels sont plus complexes, impliquant l'association de neurones sensoriels à des cellules épithéliales spécialisées.

Les informations sensorielles sont transférées par un processus en quatre phases

Les informations sensorielles sont envoyées au SNC et perçues selon un processus en quatre étapes (figure 44.1).

1. *Stimulation.* Un stimulus physique s'exerce sur un neurone sensoriel ou récepteur sensoriel associé mais séparé.
2. *Transduction.* L'énergie du stimulus est transformée en potentiels gradués dans les dendrites du neurone sensoriel.
3. *Transmission.* L'axone du neurone sensoriel conduit les potentiels d'action le long d'une voie afférente vers le SNC.
4. *Interprétation.* Le cerveau crée une perception sensorielle à partir des événements électrochimiques produits par la stimulation afférente. En fait, c'est le cerveau, et non l'organe sensoriel, qui voit, entend, touche, goûte ou sent.

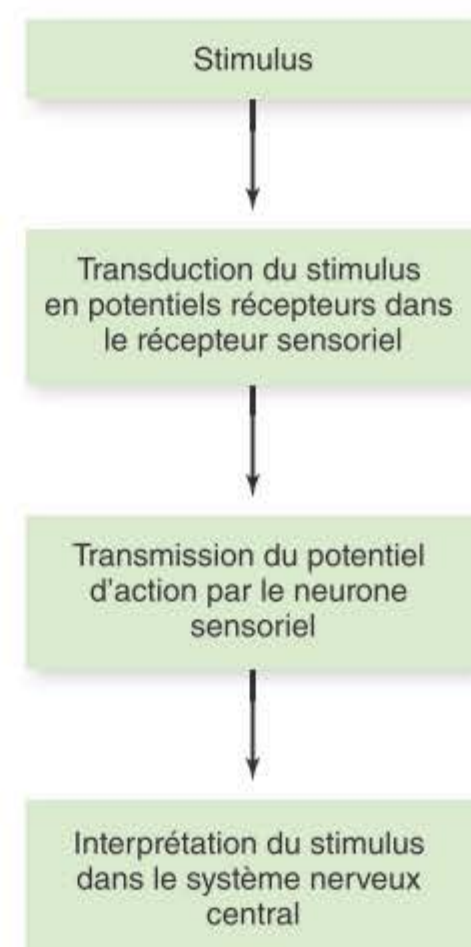
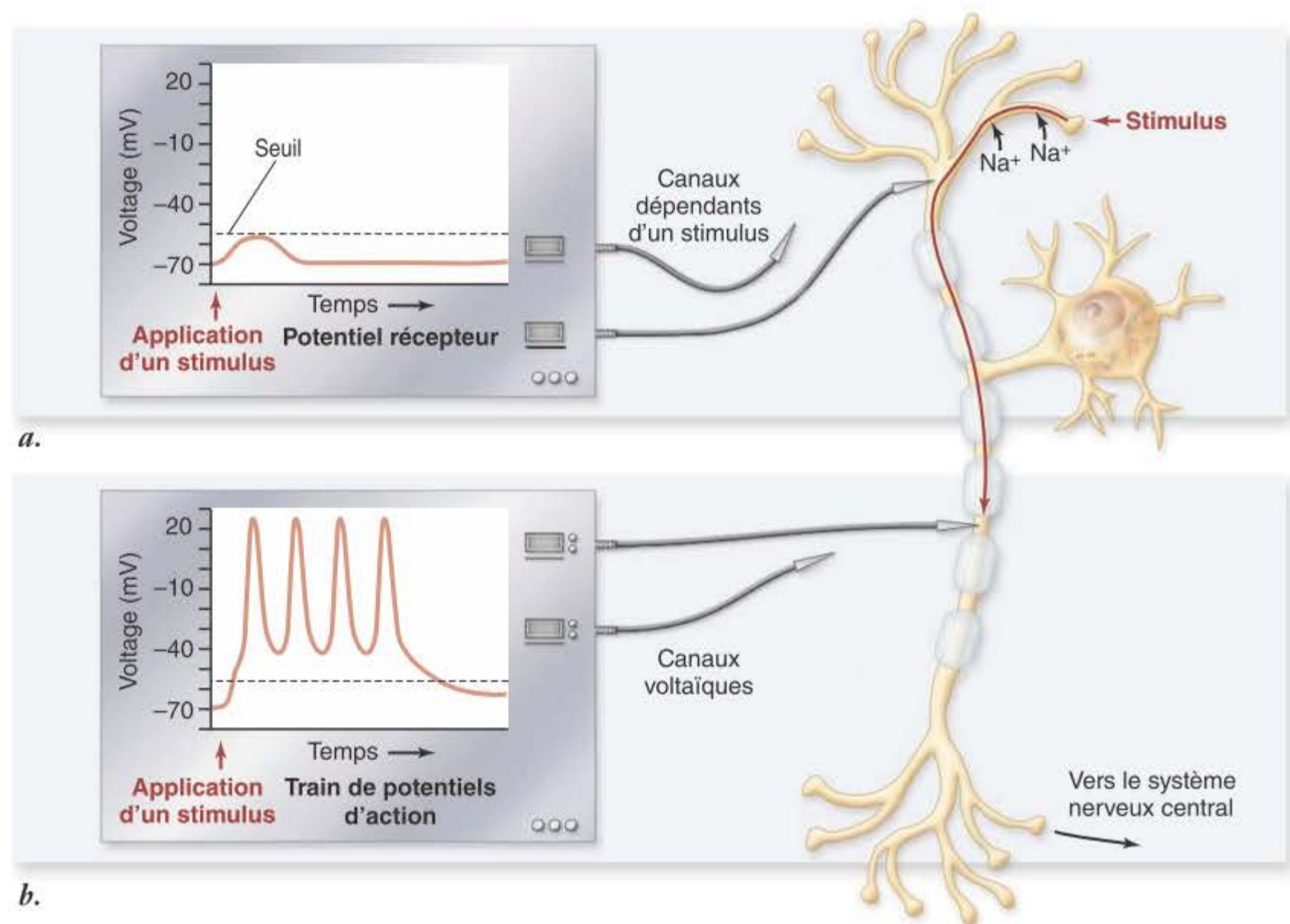


Figure 44.1 Voie des informations sensorielles. Les stimulus sensoriels sont transformés en potentiels récepteurs, qui peuvent déclencher, dans le neurone sensoriel, des potentiels d'action qui sont transmis au cerveau où ils sont interprétés.

Figure

44.2 Transduction sensorielle

a. La dépolarisation d'une terminaison nerveuse libre génère un potentiel récepteur qui se répand par circulation locale du courant vers l'axone. **b.** Les potentiels d'action sont produits dans l'axone en réponse à un potentiel récepteur suffisamment important.



La transduction sensorielle implique des canaux ioniques

Les cellules sensorielles répondent aux stimulus parce qu'elles possèdent, dans leur membrane, des **canaux ioniques dépendant du stimulus**. La stimulation déclenche l'ouverture ou la fermeture de ces canaux ioniques selon le système sensoriel concerné. De la sorte, le stimulus modifie le potentiel de membrane de la cellule réceptrice. Dans la plupart des cas, il s'agit d'une dépolarisation analogue au potentiel post-synaptique excitateur (PPSE, décrit au chapitre 43) produit dans une cellule postsynaptique en réponse au neuromédiateur. Une dépolarisation qui survient dans un récepteur sensoriel sous l'effet d'une stimulation est appelée *potentiel récepteur* (figure 44.2a).

Comme un PPSE, un potentiel récepteur est gradué : plus intense est le stimulus sensoriel, plus important est le degré de dépolarisation. Les potentiels récepteurs décroissent avec la distance qui les sépare de leur origine. Ce qui évite que des stimulus parasites n'atteignent le corps cellulaire du neurone sensoriel. Si les potentiels récepteurs, ou leur sommation, sont suffisamment intenses pour atteindre un seuil critique de dépolarisation, ils induiront des potentiels d'action qui seront transmis par un axone sensoriel dans le SNC (figure 44.2b).

Plus intense est le stimulus sensoriel, plus profonde est la dépolarisation du potentiel récepteur et plus élevée est la fréquence des potentiels d'action. Il faut se rappeler que cette fréquence, et non la sommation, est responsable de la transmission de l'intensité du stimulus.

Il existe en général une relation logarithmique entre l'intensité du stimulus et la fréquence du potentiel d'action ; par exemple, un stimulus sensoriel qui est dix fois plus fort qu'un autre produira des potentiels d'action dont la fréquence sera deux fois plus grande que celle de l'autre stimulus. Cette relation permet au cerveau d'interpréter l'intensité d'un stimulus sensoriel sur base de la fréquence des signaux entrants.

Synthèse 44.1

Les récepteurs sensoriels comprennent des mécanorécepteurs, des chimiorécepteurs et des récepteurs qui détectent une énergie électromagnétique. Les quatre étapes par lesquelles l'information est transmise au système nerveux central sont la stimulation, la transduction, la transmission et l'interprétation dans le SNC. Les canaux ioniques s'ouvrent ou se ferment en réponse à des stimulus, ce qui modifie le potentiel de membrane ; si ce changement dépasse un certain seuil, un potentiel d'action est généré.

- Pourquoi la relation entre l'intensité du stimulus et la fréquence des potentiels d'action est dite logarithmique ?

44.2 Mécanorécepteurs : toucher et sensation de pression

Objectifs

1. Expliquer comment des mécanorécepteurs interviennent dans le toucher.
2. Distinguer les nocicepteurs, les thermorécepteurs, les propriocepteurs et les barorécepteurs.

Alors que les récepteurs de la peau, appelés récepteurs cutanés, sont classés comme intérocepteurs, ils répondent en fait à des stimulus qui se situent à la limite entre les environnements interne et externe. Ces récepteurs constituent un bon exemple de la spécialisation de la struc-

ture et de la fonction de récepteur, répondant à la chaleur, au froid, à la douleur, au toucher et à la pression.

Les récepteurs de la douleur alertent l'organisme d'une lésion effective ou potentielle

Un stimulus qui cause ou est près de causer une lésion tissulaire est perçu comme une douleur. Les récepteurs qui transmettent des impulsions qui sont perçues par le cerveau comme de la douleur sont appelés **nocicepteurs** ; en effet, ils sont sensibles à des substances nocives ainsi qu'à une lésion tissulaire. Bien qu'il existe des nocicepteurs spécifiques, de nombreux récepteurs sensoriels hyperstimulés peuvent aussi produire une perception douloureuse dans le cerveau.

La plupart des nocicepteurs consistent en terminaisons nerveuses libres distribuées dans tout le corps, spécialement près des surfaces où le risque de lésions est plus grand. Différents nocicepteurs peuvent répondre à des températures extrêmes, à une stimulation mécanique intense ou à des agents chimiques spécifiques présents dans le liquide extracellulaire et dont certains sont libérés par les cellules agressées. Les seuils de ces cellules sensorielles varient ; certains nocicepteurs ne sont sensibles qu'à une lésion tissulaire effective, tandis que d'autres répondent avant que la lésion ne survienne.

Canaux ioniques TRP (transient receptor potential)

Un type de lésion tissulaire peut être dû à une température extrême, et dans ce cas, les détails moléculaires de la manière dont un stimulus nocif peut se traduire par la sensation de douleur deviennent évidents. Une classe de canaux protéiques ioniques présents dans les nocicepteurs, le canal ionique TRP (*transient receptor potential*), peut être stimulée par la température et produire, en conséquence, une entrée de cations, principalement du Na^+ et du Ca^{2+} . Ce courant dépolarisant active le neurone sensoriel et lui fait libérer du glutamate et un PPSE dans les neurones de la moelle épinière, produisant finalement la réponse douloureuse.

Des canaux TRP qui répondent à la fois au chaud et au froid ont été trouvés. Des différences ont également été constatées dans la sensibilité des canaux TRP au degré de changement thermique, certains ne répondant qu'aux changements de température qui endommagent les tissus et d'autres qui répondent à des changements plus tempérés. Ainsi, nous pouvons répondre aux sentiments de chaud et de froid, mais aussi ressentir de la douleur associée au chaud et au froid extrêmes.

Le premier canal TRP identifié répond à une substance chimique, la capsaïcine, présente dans le piment, ainsi qu'à la chaleur. Ce qui explique la sensation de chaleur que nous ressentons quand nous mangeons du piment, ainsi que la douleur associée ! Un récepteur TRP au froid répond à une autre substance chimique, le menthol, expliquant pourquoi cette substance procure la sensation de « froid ». La stimulation chimique des canaux TRP peut atténuer la sensation douloureuse en désensibilisant le neurone sensoriel. Cette réponse analgésique explique pourquoi les pastilles contre la toux contiennent du menthol.

Des thermorécepteurs détectent des changements dans l'énergie thermique

La peau contient deux populations de **thermorécepteurs**, qui sont des terminaisons nerveuses libres de neurones sensoriels sensibles aux changements de température. Les nocicepteurs, eux aussi, consistent en ter-

minaisons nerveuses libres. Les thermorécepteurs contiennent des canaux ioniques TRP qui répondent au chaud et au froid.

Les récepteurs au froid sont stimulés par une chute de la température et inhibés par la chaleur, tandis que les récepteurs au chaud sont stimulés par une augmentation de la température et inhibés par le froid. Les récepteurs au froid sont situés immédiatement sous l'épiderme ; ils sont trois à quatre fois plus nombreux que les récepteurs au chaud. Les récepteurs au chaud sont localisés un peu plus profondément, dans le derme.

Des thermorécepteurs se trouvent également dans l'hypothalamus, où ils enregistrent la température du sang circulant et peuvent ainsi fournir au SNC des informations sur la température interne du corps. Les

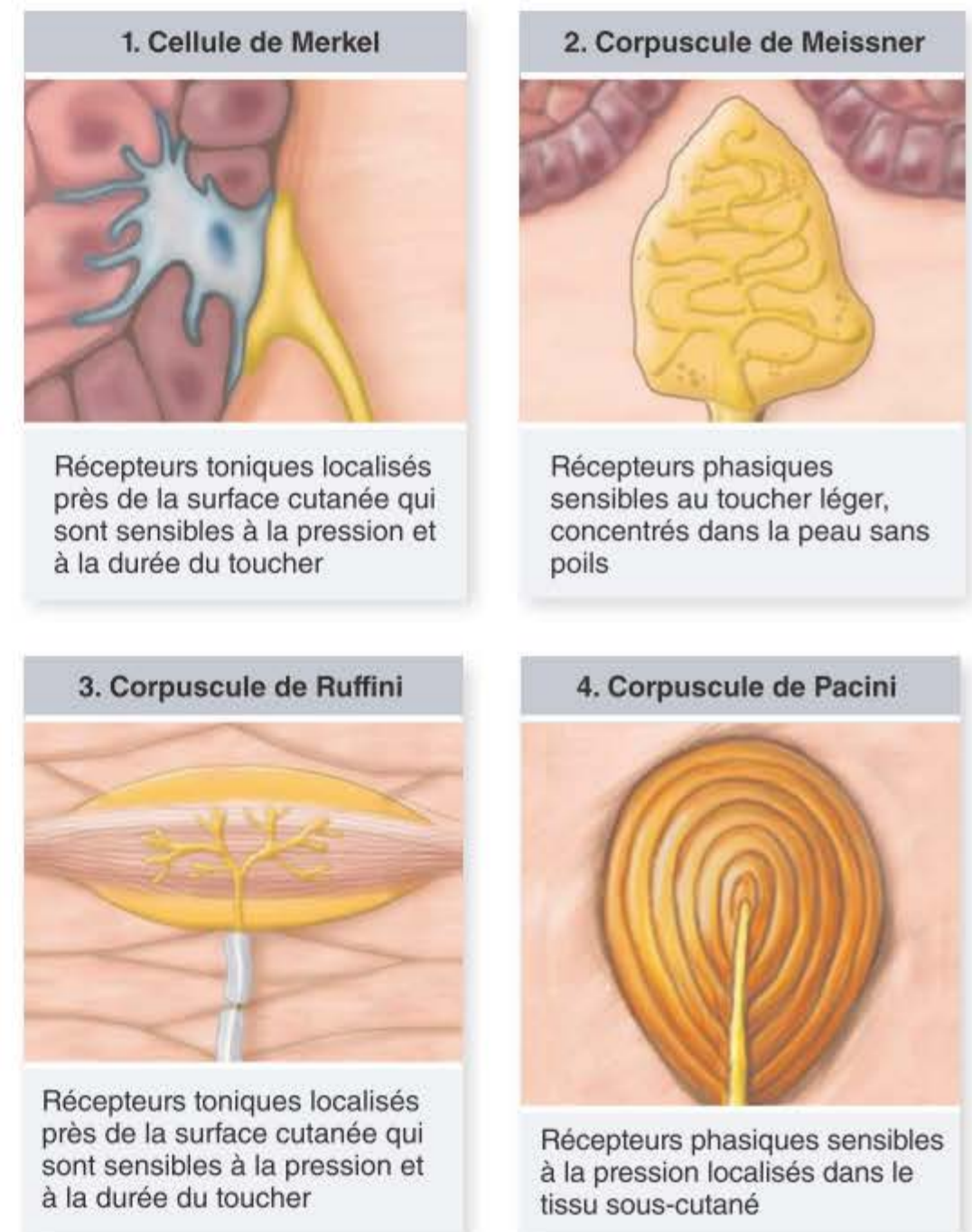
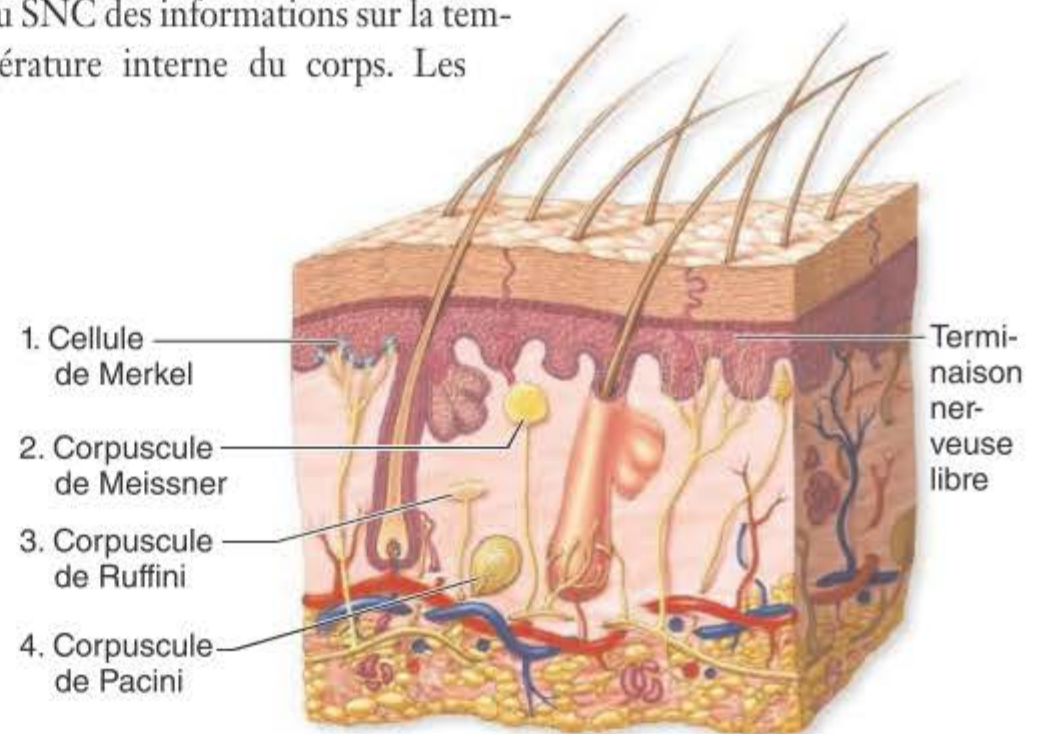


Figure 44.3 Récepteurs sensoriels dans la peau humaine. Les récepteurs cutanés peuvent être des terminaisons nerveuses libres ou des dendrites sensorielles associées à d'autres structures de soutien.

informations provenant des thermorécepteurs hypothalamiques adaptent le métabolisme et suscitent d'autres réactions afin d'augmenter ou de réduire la température interne en fonction des besoins.

Différents récepteurs servent au toucher et sont sensibles à l'intensité du contact

Plusieurs types de mécanorécepteurs sont présents dans la peau, certains dans le derme et d'autres dans le tissu sous-jacent (figure 44.3). Ces récepteurs contiennent des cellules sensorielles pourvues de canaux ioniques qui s'ouvrent en réponse à une distorsion mécanique de la membrane. Ils détectent diverses formes de contact physique, et constituent ainsi le sens du toucher.

Des récepteurs à la morphologie spécialisée répondent à un toucher léger ; ils sont concentrés dans des zones comme le bout des doigts et la face. Ils servent à localiser les stimulus cutanés très précisément et peuvent être soit phasiques (activés de manière intermittente) ou toniques (activés de manière continue). Les récepteurs phasiques comprennent les récepteurs des follicules pileux et les corpuscules de Meissner, qui sont présents dans les surfaces corporelles dépourvues de poils, comme les doigts, les paumes et les mamelons.

Les *corpuscules de Ruffini* dans le derme et les *dômes tactiles* formés par les *cellules de Merkel* près de la surface de la peau sont des récepteurs toniques. Ces récepteurs enregistrent la durée d'un toucher et l'étendue de la surface sur laquelle il est appliqué.

En profondeur sous la peau dans le tissu sous-cutané se trouvent des récepteurs phasiques, sensibles à la pression, appelés les corpuscules de Pacini. Chacun de ces récepteurs consiste en une terminaison d'axone afférent, enveloppé dans une capsule faite de couches alternatives de cellules du tissu conjonctif et de liquide extracellulaire. Lorsqu'une pression soutenue est exercée sur le corpuscule, la capsule élastique absorbe une grande partie de la pression et l'axone cesse de produire des impulsions. Les corpuscules de Pacini n'enregistrent donc que le début et la fin de la pression, comme cela survient lorsque l'on applique des vibrations sur la peau.

La longueur et la tension musculaires sont contrôlées par des propriocepteurs

On trouve enfouis dans les muscles squelettiques de tous les vertébrés, sauf chez les poissons osseux, les **fuseaux musculaires**, des récepteurs sensoriels d'étirement qui sont allongés en parallèle avec le reste des fibres musculaires (figure 44.4). Chaque fuseau consiste en plusieurs fibres musculaires minces entourées d'une capsule et innervées par un neurone sensoriel, qui est activé lorsque le muscle, et dès lors le fuseau, est étiré.

Les fuseaux musculaires, ainsi que d'autres récepteurs présents dans les tendons et les articulations, sont dits **propriocepteurs** ; ils informent sur la position relative ou le mouvement des parties du corps de l'animal. Les neurones sensoriels transmettent les potentiels d'action dans la moelle épinière, où ils établissent des synapses avec des neurones moteurs somatiques qui innervent le muscle. Cette voie est suivie par le réflexe d'étirement musculaire, entre autres le réflexe rotulien, décrit dans le chapitre 43. Lorsque l'on frappe légèrement le ligament patellaire au moyen d'un marteau à réflexe, le muscle est brièvement étiré ainsi que le fuseau musculaire. Celui-ci, enfoui dans le muscle, est étiré en même temps que les fibres musculaires qui l'entourent. La conséquence est un potentiel d'action qui active les neurones moteurs et cause le sursaut de la jambe.

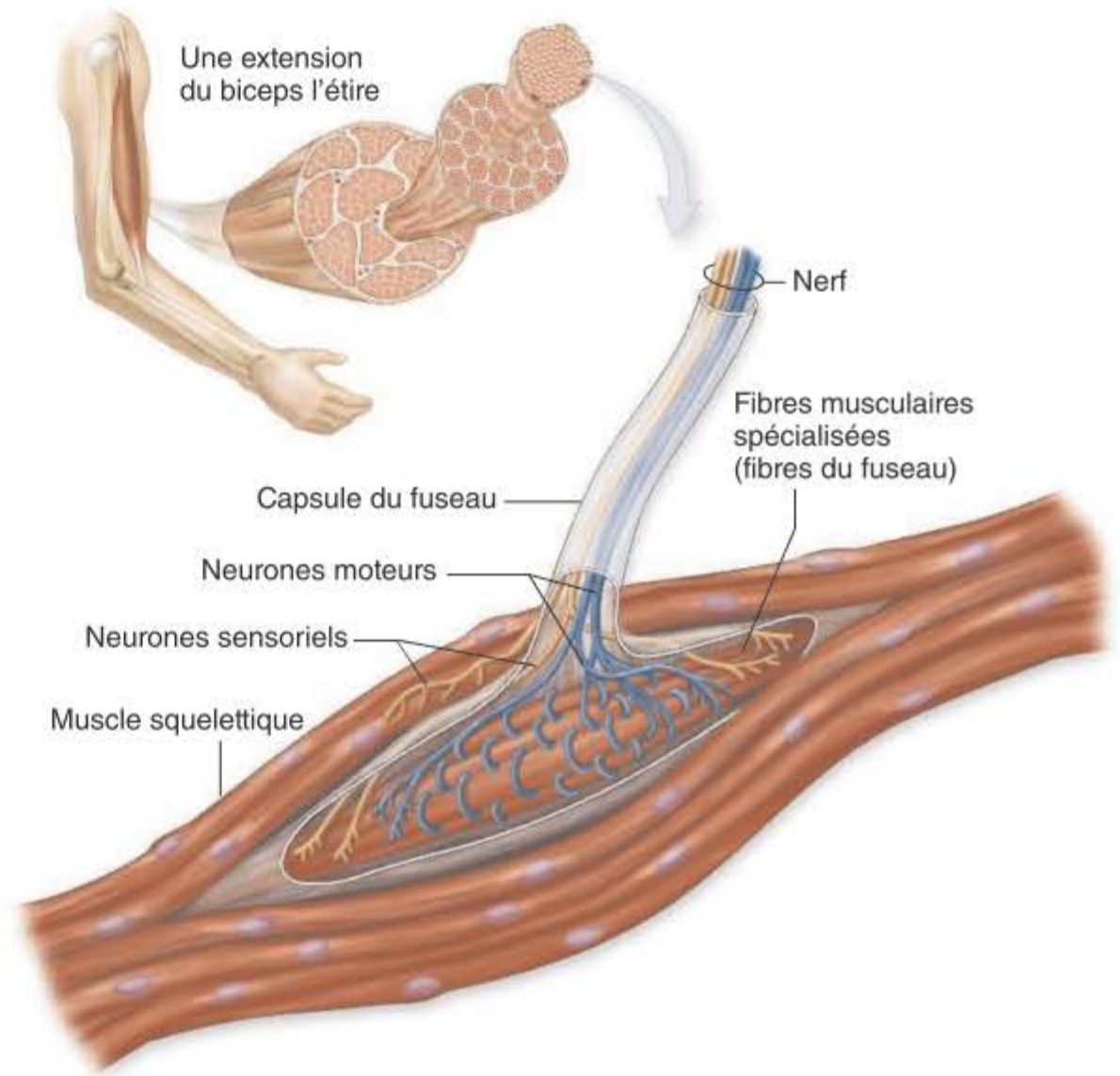


Figure 44.4 Fonctionnement d'un fuseau musculaire. Un fuseau musculaire est un récepteur d'étirement enfoui dans un muscle squelettique. L'étirement du muscle allonge les fibres du fuseau et stimule les terminaisons dendritiques sensorielles qui les enveloppent. Ceci déclenche l'envoi d'impulsions par les neurones sensoriels vers le SNC, où ils établissent des synapses avec des interneurons et, dans certains cas, avec des neurones moteurs.

Lorsqu'un muscle se contracte, il étire les tendons qui lui sont attachés. L'**organe tendineux de Golgi**, un autre type de propriocepteur, enregistre cette tension ; si elle devient trop forte, il suscite un réflexe qui inhibe les neurones moteurs innervant le muscle. Ce réflexe permet d'éviter que les muscles ne se contractent trop fort, au point de léser les tendons concernés.

Les barorécepteurs sont sensibles à la pression sanguine

La pression sanguine est contrôlée dans deux sites corporels principaux. L'un est le sinus carotidien, une dilatation des artères carotides internes gauche et droite, par lesquelles le sang parvient au cerveau. L'autre est la crosse aortique, la portion de l'aorte très proche de sa sortie du cœur. Les parois des vaisseaux sanguins dans ces deux sites contiennent un réseau très ramifié de neurones afférents appelés barorécepteurs, qui sont sensibles à la pression ou à l'étirement exercé sur les parois.

Lorsque la pression sanguine décroît, la fréquence des impulsions produites par les barorécepteurs diminue. Le SNC répond à cette réduction des influx en stimulant la branche sympathique du système nerveux autonome, ce qui accélère le rythme cardiaque et contracte les artères. Les deux effets contribuent à élever la pression sanguine, assurant ainsi l'homéostasie. Une augmentation de la pression sanguine augmente les impulsions des barorécepteurs, qui réduisent alors l'activité sympathique et stimulent la branche parasympathique, ralentissant le cœur et abaissant la pression sanguine.

Synthèse 44.2

Une déformation mécanique de la membrane plasmique des mécanorécepteurs produit des impulsions nerveuses. Des nocicepteurs détectent une lésion tissulaire ou une lésion potentielle et déclenchent la douleur ; les changements thermorécepteurs perçoivent l'énergie thermique ; les propriocepteurs contrôlent la longueur du muscle, alors que les barorécepteurs surveillent la pression sanguine dans les artères.

- Pourquoi est-il important de contrôler l'étirement des muscles ?

44.3 Audition, vibrations et détection de la position du corps

Objectifs

1. Expliquer comment des ondes sonores dans l'environnement entraînent la production de potentiels d'action dans l'oreille interne.
2. Décrire par quoi diffère l'audition chez les animaux aquatiques et terrestres.
3. Décrire comment la position du corps et les mouvements sont détectés par des structures associées à l'audition.

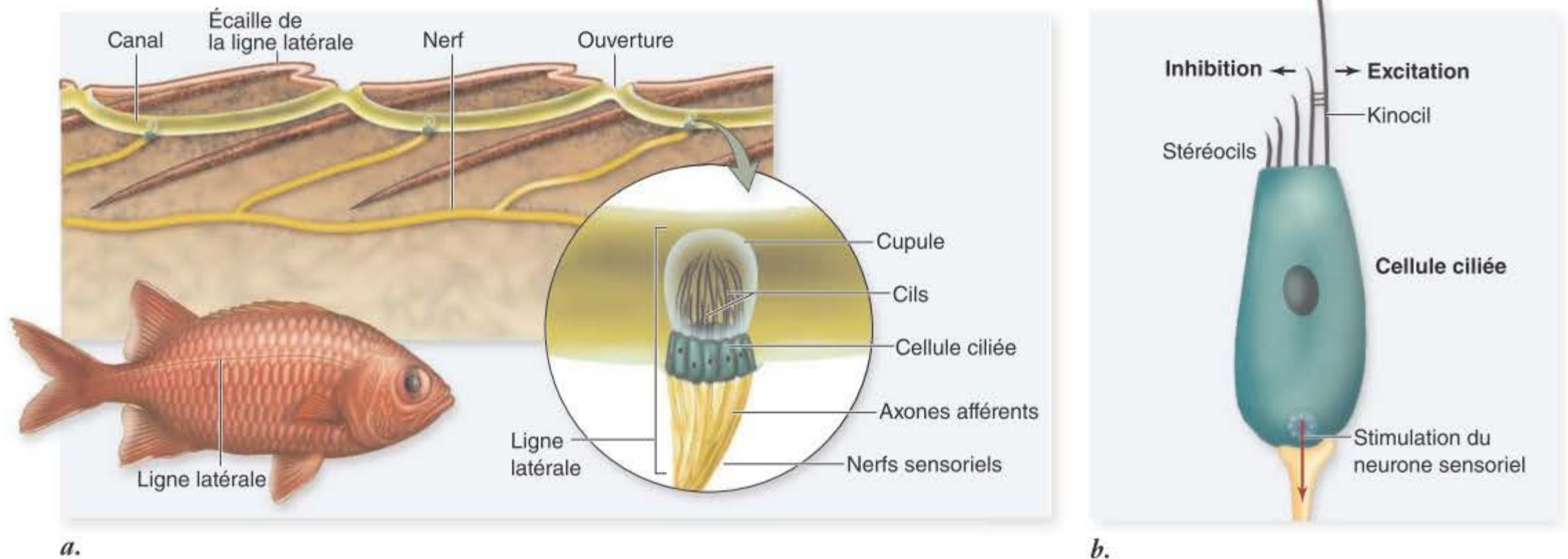
L'audition, la détection des ondes sonores, fonctionne mieux dans l'eau que dans l'air parce que l'eau transmet des ondes de pression plus efficacement. Malgré cette limitation, l'audition est largement utilisée par les vertébrés terrestres pour surveiller leur environnement, communiquer avec d'autres membres de leur espèce et détecter d'éventuelles sources de danger.

Le son est une suite de vibrations ou des ondes, qui traversent un milieu, comme l'eau ou l'air. La détection des ondes sonores est possible grâce à l'action de mécanorécepteurs spécialisés acquis en premier lieu par des organismes aquatiques. Les cellules qui sont impliquées dans la détection des sons sont apparentées au plan évolutif à la perception de la gravité, dont il sera question à la fin de cette section.

Le système de la ligne latérale des poissons détecte des vibrations de basse fréquence

En plus de l'audition, le système de la ligne latérale des poissons constitue un sens du « toucher à distance », leur permettant de détecter des objets qui réfléchissent les ondes de pression et des vibrations de basse fréquence. Un poisson peut ainsi détecter, par exemple, une proie ou ses congénères avec lesquels il peut former un banc et nager de manière synchrone. C'est aussi grâce à ce système que les poissons cavernicoles aveugles entrent en contact avec leur environnement ; ils perçoivent les changements du courant d'eau qui passe sur les récepteurs de la ligne latérale.

On trouve un organe sensoriel similaire chez les larves d'amphibiens, mais il disparaît à la métamorphose et n'est retrouvé chez aucun vertébré terrestre. L'activité sensorielle assurée par la ligne latérale supplée le sens de l'audition, qui dépend de structures sensorielles localisées dans leurs oreilles.



Question Comment le système de la ligne latérale d'un requin détecte-t-il un poisson qui est blessé et se débat ?

Le système de la ligne latérale consiste en cellules ciliées disposées dans un conduit cutané longitudinal qui s'étend de chaque côté du corps et dans plusieurs canaux situés dans la tête (figure 44.5a). Ces cellules portent plusieurs extensions à leur surface qui s'enfoncent dans une capsule gélatineuse appelée *cupule* (du latin, *cupula*, petite coupe). Les cellules ciliées sont innervées par des neurones sensoriels qui transmettent les impulsions au cerveau.

Les cellules ciliées sont pourvues de plusieurs extensions semblables à des cils, les stéréocils, et d'un **kinocil**, qui se distingue par sa plus grande longueur (figure 44.5b). Les stéréocils sont en fait des microvillosités contenant des fibres d'actine, alors que le kinocil est un cil vrai contenant des microtubules. Les vibrations transmises par l'environnement produisent des mouvements de la cupule, qui entraînent une flexion des cils. Lorsque les stéréocils se penchent dans la direction du kinocil, les neurones sensoriels associés sont stimulés et génèrent un potentiel récepteur. En conséquence, la fréquence des potentiels d'action produits par le neurone sensoriel s'élève. Par contre, si les stéréocils se courbent en direction opposée, l'activité du neurone sensoriel est inhibée.

La structure de l'oreille est spécialisée dans la détection des vibrations

La structure de l'oreille permet aux ondes de pression d'être traduites en impulsions nerveuses à partir de cellules mécanosensorielles comme celles du système de la ligne latérale. Nous allons d'abord examiner la structure de l'oreille chez les poissons, qui est apparentée au système de la ligne latérale qui perçoit les ondes de pression dans l'eau. Ensuite, nous examinerons comment la structure de l'oreille des vertébrés terrestres permet la détection des ondes de pression dans l'air.

Les structures auditives chez le poisson

Comme le corps du poisson est composé principalement d'eau, les ondes sonores traversent son corps aussi facilement que l'eau environnante. Dès lors, pour qu'un son soit détecté, un objet de densité différente est nécessaire. Chez de nombreux poissons, cette fonction est assurée par les **oto-**

lithes, littéralement « pierres de l'oreille », composés de cristaux de carbonate de calcium. Les otolithes sont contenus dans les organes otolithiques du **labyrinthe** membraneux, un système de chambres et de tubes remplis de liquide, également présent chez les autres vertébrés. Lorsque les otolithes des poissons vibrent contre les cellules ciliées dans l'organe otolithique, des potentiels d'action sont induits. Les cellules ciliées sont appelées ainsi en raison des stéréocils qui se projettent à leur surface.

Les structures auditives des vertébrés terrestres

Dans les oreilles des vertébrés terrestres, les vibrations de l'air peuvent être transmises par un canal auriculaire vers le tympan ou membrane tympanique. Ces structures font partie de l'**oreille externe**. Les vibrations du tympan mobilisent un ou plusieurs petits os (osselets) qui sont localisés dans une cavité osseuse, l'**oreille moyenne**.

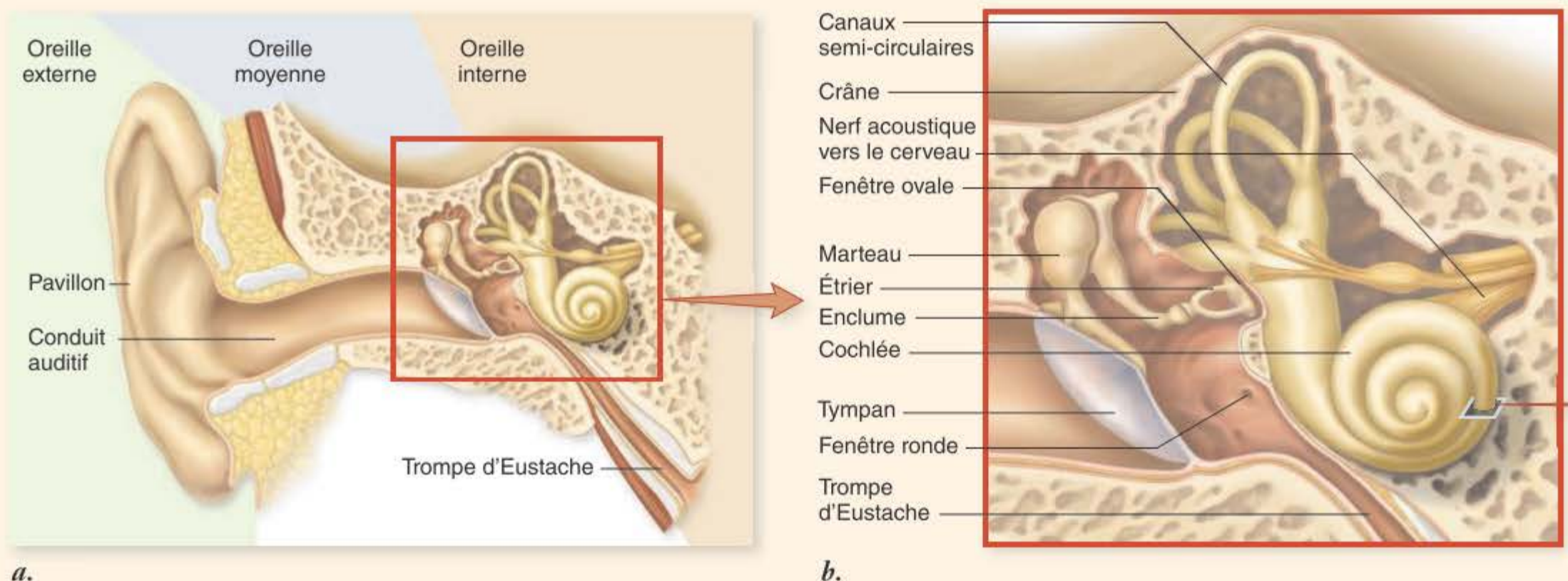
Les amphibiens et les reptiles ont un seul os dans l'oreille moyenne, l'**étrier**, mais les mammifères en ont deux de plus : le **marteau** et l'**enclume** (figure 44.6a, b). D'où viennent ces deux os supplémentaires ?

Les archives fossiles indiquent clairement que le marteau et l'enclume des mammifères modernes sont dérivés de deux os de la mâchoire inférieure des reptiles synapsides (figure 44.7). Au cours de l'évolution, ces os sont devenus progressivement plus petits et se sont rapprochés de l'étrier. Finalement, chez les mammifères modernes, ils se sont détachés complètement de la mâchoire et ont migré dans l'oreille moyenne elle-même.

L'oreille moyenne est connectée à la gorge par la trompe d'Eustache, qui égalise la pression d'air entre l'oreille moyenne et l'environnement externe. La douleur auriculaire que l'on peut ressentir en avion ou en montagne provient de la différence de pression entre les deux côtés du tympan.

L'étrier vibre au contact d'une membrane flexible, la fenêtre ovale, qui conduit à l'**oreille interne**. Puisque la fenêtre ovale est plus petite que le tympan, les vibrations qu'elle communique à l'oreille interne sont plus fortes par unité de surface. La **cochlée**, qui constitue l'oreille interne, est une structure osseuse contenant une partie du labyrinthe membraneux appelé conduit cochléaire. Il est localisé au centre de la cochlée ; la partie supérieure au-dessus du conduit cochléaire est la rampe vestibulaire, et la

Figure 44.6 Structure et fonction de l'oreille humaine. La structure de l'oreille humaine est montrée en agrandissements successifs illustrant les parties fonctionnelles (a. à d.). Les ondes sonores qui passent par le méat acoustique externe font vibrer le tympan, ce qui mobilise les osselets de l'oreille moyenne (le marteau, l'enclume et l'étrier). Ceux-ci transmettent les vibrations à la membrane qui ferme la fenêtre ovale, d'où partent des ondes de pression qui sont transmises par le liquide dans les rampes vestibulaire et tympanique de la cochlée. Sous l'effet des ondes de pression, les cils des cellules ciliées se courbent, ce qui fait produire des signaux par les neurones sensoriels.



Face intérieure d'une mandibule

Face extérieure d'une mandibule

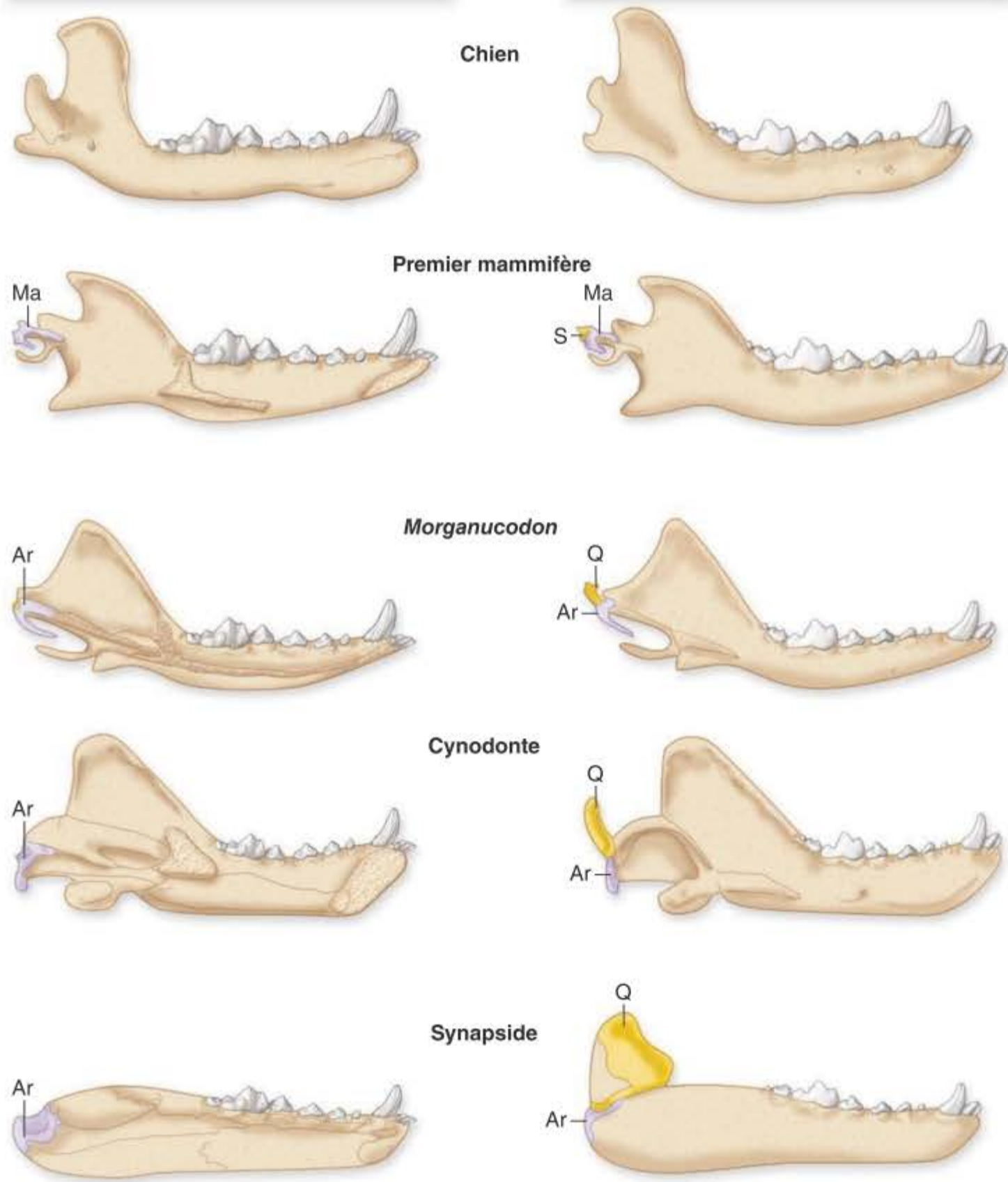
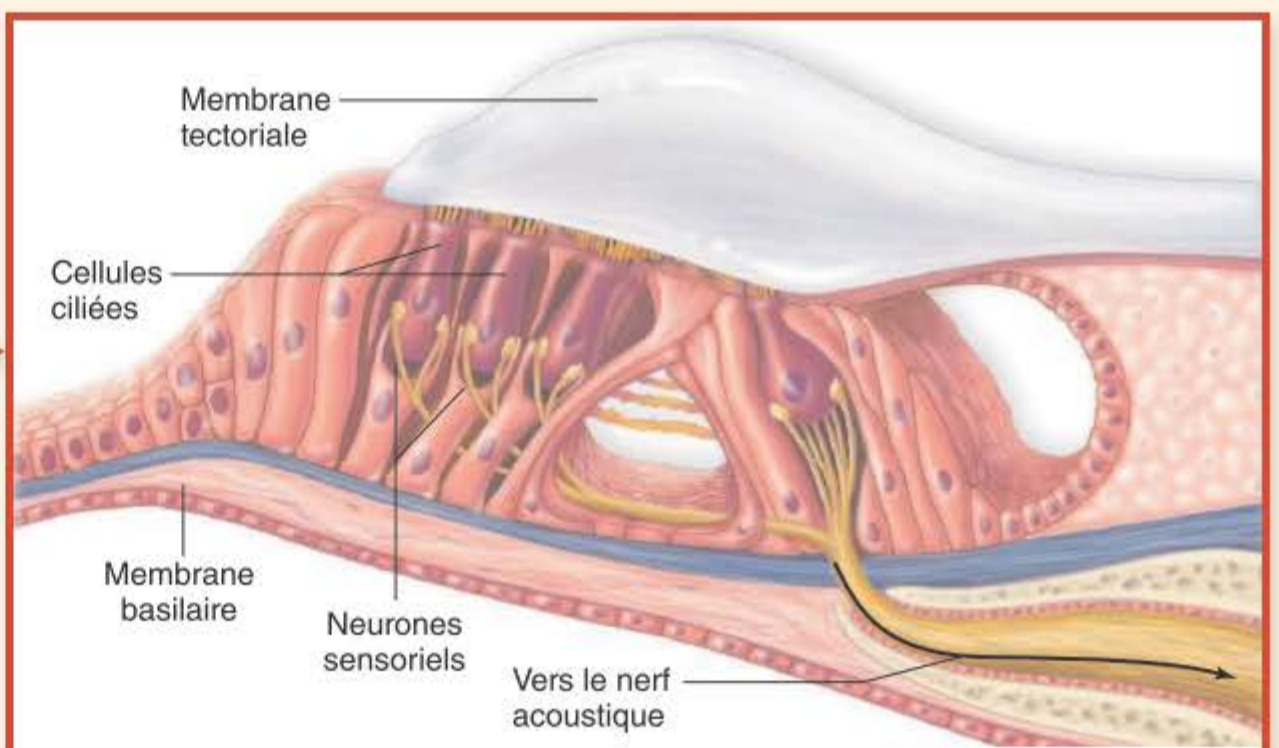
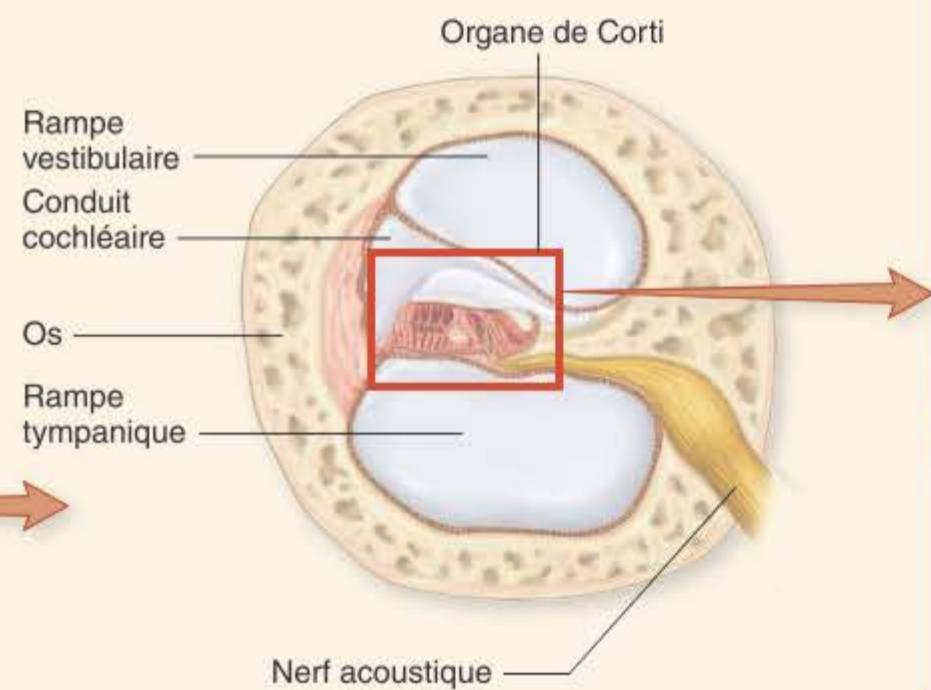


Figure 44.7 Évolution de l'oreille interne des mammifères. Deux des os de l'oreille moyenne des mammifères modernes, l'étrier (S) et le marteau (Ma), sont dérivés, respectivement, de l'os carré (Q) et de l'os articulaire (Ar) de leurs ancêtres reptiliens. Le dessin illustre la transition en plusieurs phases à partir d'un ancêtre précoce des mammifères, un synapside, (qui a vécu il y a plus de 250 millions d'années), en passant par plusieurs formes de transition pour aboutir au chien actuel (voir chapitre 35 pour plus d'informations sur l'évolution des mammifères à partir des ancêtres reptiliens). Notez comment les os deviennent plus petits et changent de position, disparaissant finalement de la mâchoire inférieure chez les mammifères modernes (représentés par le chien) et devenant des composants de l'oreille moyenne. Au cours de l'embryogenèse des mammifères modernes, ces os se développent en association avec l'os maxillaire inférieur avant de gagner l'oreille moyenne, ce qui confirme leur origine évolutive.



c.

d.

partie située au-dessous est la rampe tympanique (figure 44.6c). Les trois chambres sont remplies de liquide. Les vibrations transmises par l'étrier à travers la fenêtre ovale parviennent d'abord dans la rampe vestibulaire. Les ondes descendent ensuite dans la rampe tympanique, poussant une autre membrane souple, la *fenêtre ronde*, qui transmet la pression à nouveau dans la cavité de l'oreille moyenne.

La transduction s'effectue dans la cochlée

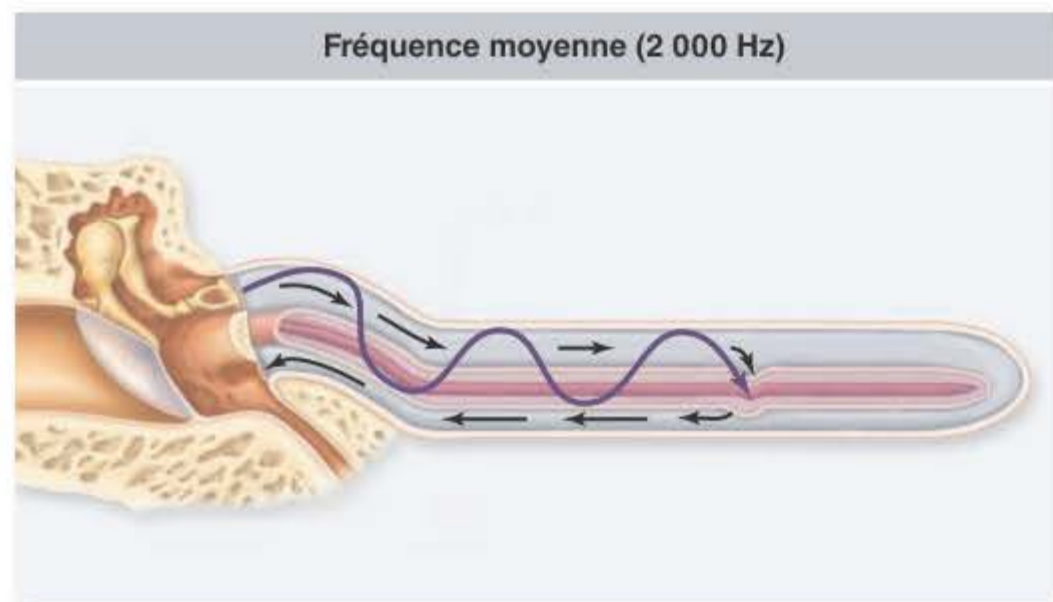
Lorsque les ondes de pression produites par les vibrations de la fenêtre ovale sont transmises à travers la cochlée vers la fenêtre ronde, elles font vibrer le conduit cochléaire. Le plancher du conduit cochléaire, appelé membrane basilaire, est très souple et vibre en réponse à ces ondes de pression. La surface de la membrane basilaire contient des cellules ciliées sensorielles. Les stéréocils de ces cellules se projettent dans une membrane gélatineuse en surplomb, la membrane tectoriale. Cet appareil sensoriel, qui comprend la membrane basilaire, les cellules ciliées avec les neurones sensoriels associés et la membrane tectoriale, est connu sous le nom d'**organe de Corti** (figure 44.6d).

Sous l'effet des vibrations, la membrane basilaire se déplace par rapport à la membrane tectoriale. Ce mouvement courbe les cils des cellules sensorielles et la courbure dans un sens des cils dépolarise les cellules ciliées. Une flexion dans la direction inverse repolarise ou même hyperpolarise la membrane. Les cellules ciliées, à leur tour, induisent, dans les neurones sensoriels, des potentiels d'action qui parviennent au cerveau, où ils sont interprétés comme des sons.

Une fréquence pour chaque région de la cochlée

La membrane basilaire de la cochlée consiste en fibres élastiques enfouies dans une substance gélatineuse ; elles diffèrent par leur longueur et leur rigidité comme les cordes d'un instrument de musique. À la base de la cochlée, près de la fenêtre ovale, les fibres de la membrane basilaire sont courtes et rigides. À l'autre extrémité de la cochlée (l'apex), les fibres sont 5 fois plus longues et 100 fois plus souples. C'est pourquoi,

Figure 44.8 Chaque région de la cochlée répond à une fréquence donnée. La cochlée est déroulée de manière à ce que la membrane basilaire soit visible sur toute sa longueur. Les fibres dans la membrane basilaire vibrent en réponse à différentes fréquences de son, c'est-à-dire en fonction de la hauteur du son. Donc, les différentes régions de la membrane basilaire atteignent un maximum de vibrations en réponse aux diverses fréquences de son. *a.* Les sons de haute fréquence (aigus) font vibrer la membrane basilaire dans sa région de la base, alors que les fréquences moyennes (*b.*) et les fréquences basses (*c.*) font vibrer la région proche de l'apex.



b.

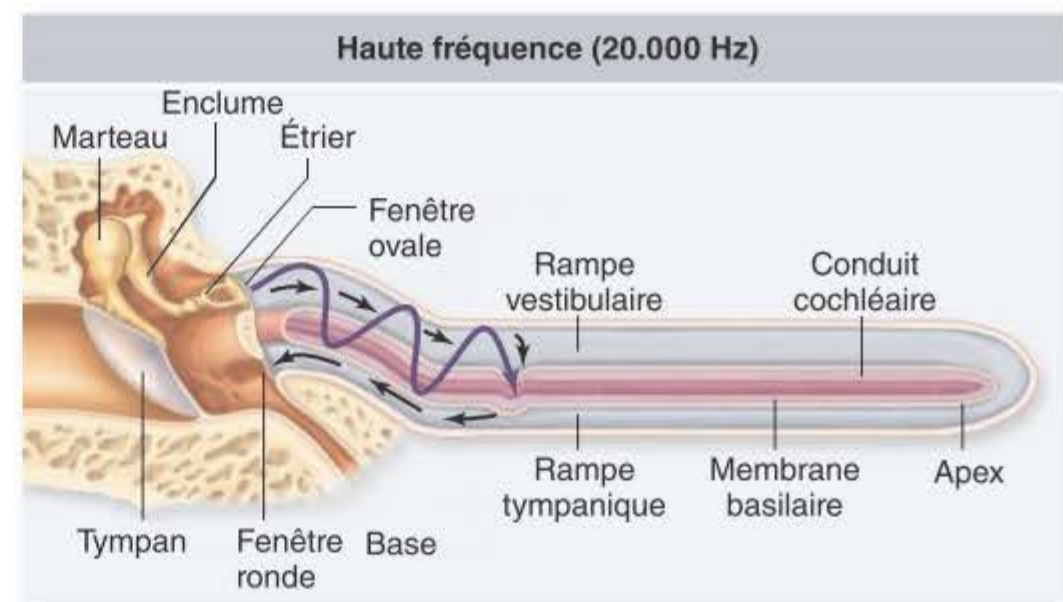
la fréquence de résonance de la membrane basilaire est plus élevée à la base qu'à l'apex ; la base répond aux sons aigus et l'apex aux sons graves.

Lorsqu'une onde d'énergie sonore entre dans la cochlée par la fenêtre ovale, elle déclenche un mouvement vertical qui parcourt la membrane basilaire sur toute sa longueur. Cependant, cette onde impartit la plupart de son énergie à cette partie de la membrane basilaire qui est dotée d'une fréquence de résonance proche de la fréquence de l'onde sonore, entraînant une déflexion maximale de la membrane basilaire à ce point (figure 44.8). En conséquence, la dépolarisation des cellules ciliées est plus forte dans cette région, et les axones afférents correspondants sont amenés à produire plus de potentiels d'action que ceux d'autres régions. Lorsque ces potentiels d'action arrivent au cerveau, ils sont interprétés comme représentant un son de cette fréquence particulière, ou hauteur du son.

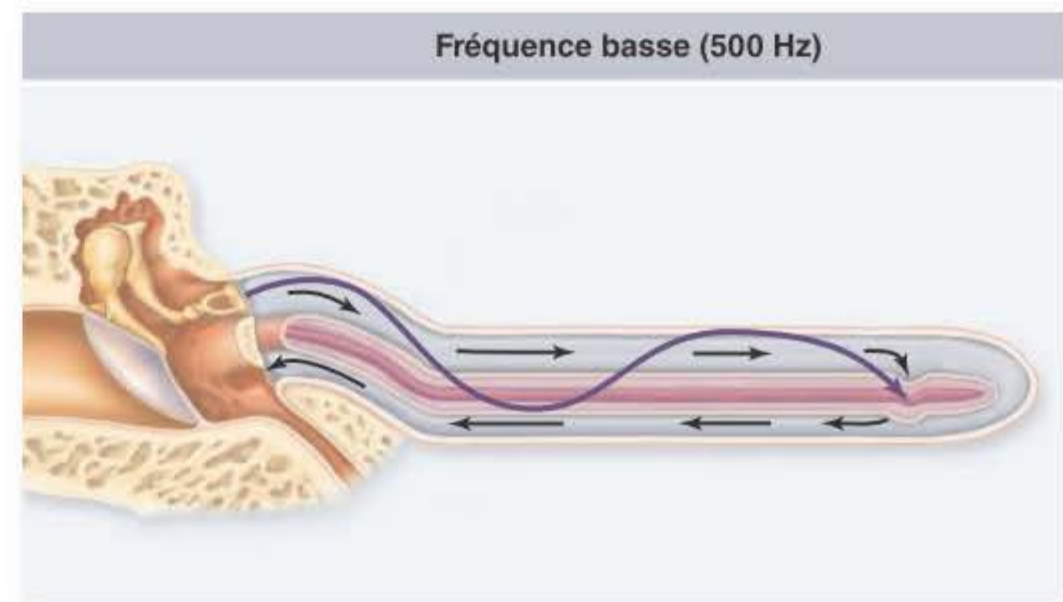
La gamme auditive des vertébrés terrestres

La souplesse de la membrane basilaire limite le spectre des fréquences audibles par l'homme : environ 20 à 20 000 cycles par seconde (hertz) chez les enfants. Notre aptitude à entendre des sons aigus décroît progressivement avec l'âge. D'autres vertébrés peuvent détecter des sons de fréquence plus basse que 20 hertz ou beaucoup plus élevée que 20 000 hertz. Les chiens, par exemple, peuvent détecter des sons de 40 000 hertz, ce qui leur permet d'entendre les sifflets spéciaux qui servent à les rappeler et qui émettent un son si aigu que l'homme ne peut le percevoir.

Les cellules ciliées sont également innervées par des axones efférents provenant du cerveau, et les impulsions transmises par ces axones peuvent rendre les cellules ciliées moins sensibles. Ce contrôle central de la sensibilité des récepteurs peut augmenter la capacité d'un individu de se concentrer sur un signal sonore particulier (par exemple une seule voix) au milieu d'un bruit de fond, qui est « effacé » par les axones efférents.



a.



c.

Certains vertébrés sont capables de se diriger par le son

Puisque les vertébrés terrestres ont deux oreilles situées de chaque côté de la tête, l'information fournie par l'audition peut servir à déterminer la direction d'une source sonore avec une certaine précision. Cependant, les sources sonores varient de force, et les sons peuvent être atténués à divers degrés par la présence d'objets interposés. C'est pourquoi les sondes auditives ne fournissent pas une mesure fiable de la distance.

Quelques groupes d'animaux qui vivent et trouvent leur nourriture dans l'obscurité ont surmonté la difficulté de repérage. Une chauve-souris qui vole dans une pièce complètement noire évite facilement les objets placés sur son passage, même un fil de moins d'un millimètre de diamètre. Les musaraignes utilisent une forme similaire de repérage nocturne souterrain, comme le font aussi les baleines et les dauphins au fond de la mer. Tous ces mammifères perçoivent la présence et les distances des objets par le son.

Ces mammifères émettent des sons et déterminent le temps que ceux-ci mettent pour atteindre un objet et revenir. Ce processus est appelé **écholocation**. Une chauve-souris, par exemple, émet un clic qui dure 2 à 3 millisecondes et qui est répété plusieurs centaines de fois par seconde. En calculant le temps que chaque clic prend pour heurter un objet et revenir, les chauves-souris peuvent déterminer la localisation, la direction du mouvement et la vitesse des objets dans leur environnement. Le sonar et le radar inventés par l'homme sont basés sur les mêmes principes d'écholocation.

La représentation tridimensionnelle d'un tel système de sonar auditif est très complexe. Les chauves-souris peuvent suivre et intercepter une proie aérienne manœuvrant rapidement et peut distinguer un type d'insecte d'un autre.

Des systèmes associés à l'audition détectent la position et les mouvements corporels

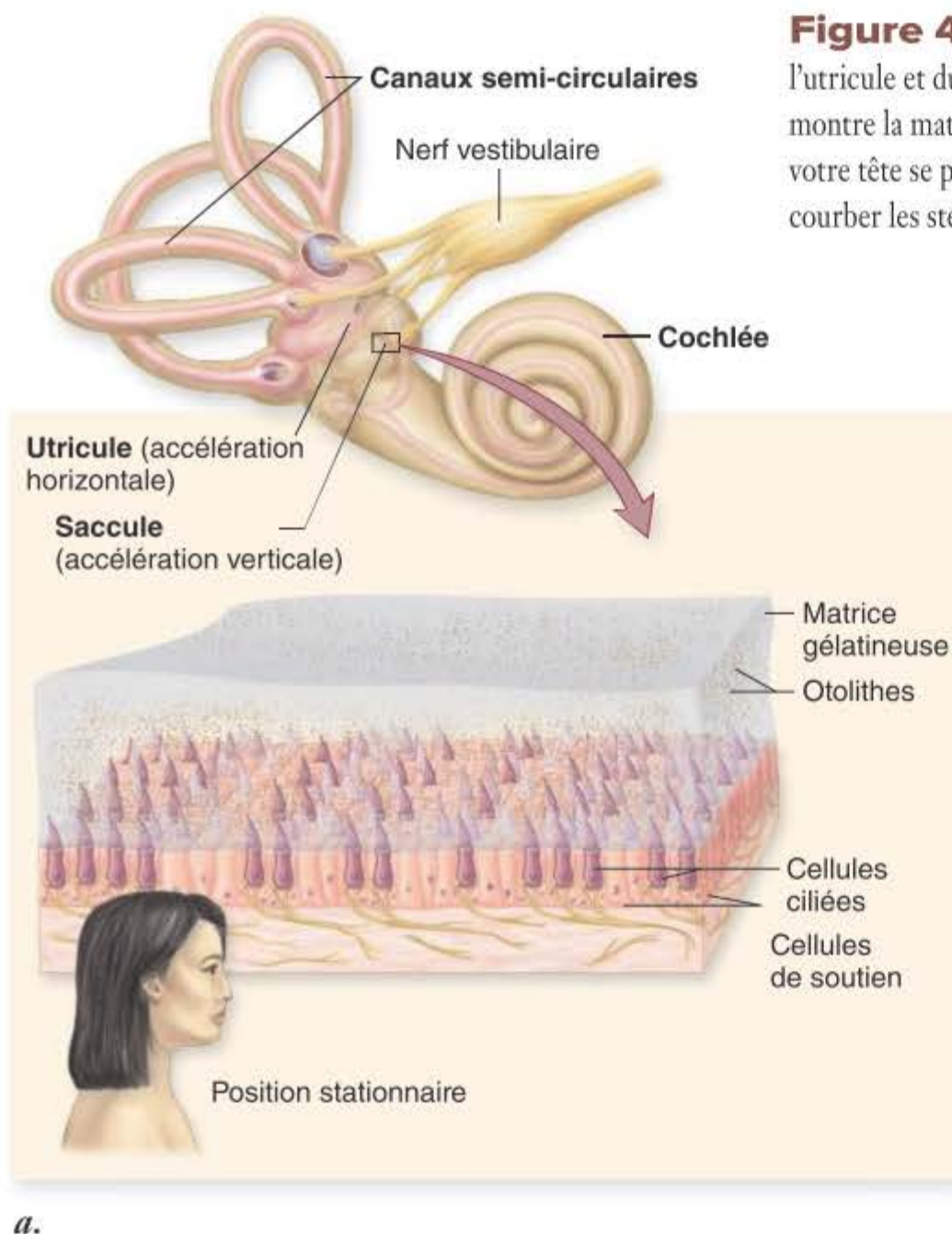
La stratégie évolutive d'utiliser des cristaux internes de carbonate de calcium comme moyen de détection des vibrations a permis également de développer des organes sensoriels qui détectent la position du corps dans l'espace ainsi que les mouvements comme celui de l'accélération.

La plupart des invertébrés peuvent s'orienter par rapport à la gravité grâce à une structure sensorielle appelée un **statocyste**, qui consiste en général en cellules munies de cils enfouis dans une vésicule gélatineuse contenant des cristaux de carbonate calcique. Ces particules, ou statolithes, accroissent la masse du contenu gélatineux, qui courbe les cils lorsque l'animal change de position. Si, par exemple, celui-ci se penche à droite, la substance gélatineuse et les statolithes courbent les cils vers le côté droit et activent les neurones sensoriels associés.

On trouve une structure semblable dans le labyrinthe membraneux de l'oreille interne des vertébrés. Ce labyrinthe est entouré d'os et de périlymphe, dont la teneur ionique est semblable à celle du liquide interstitiel. À l'intérieur, les chambres et les tubes sont remplis d'endolymphe, qui ressemble au milieu intracellulaire par sa composition ionique. Bien que complexe, la structure entière est très petite ; chez un homme, elle atteint approximativement la taille d'un petit pois.

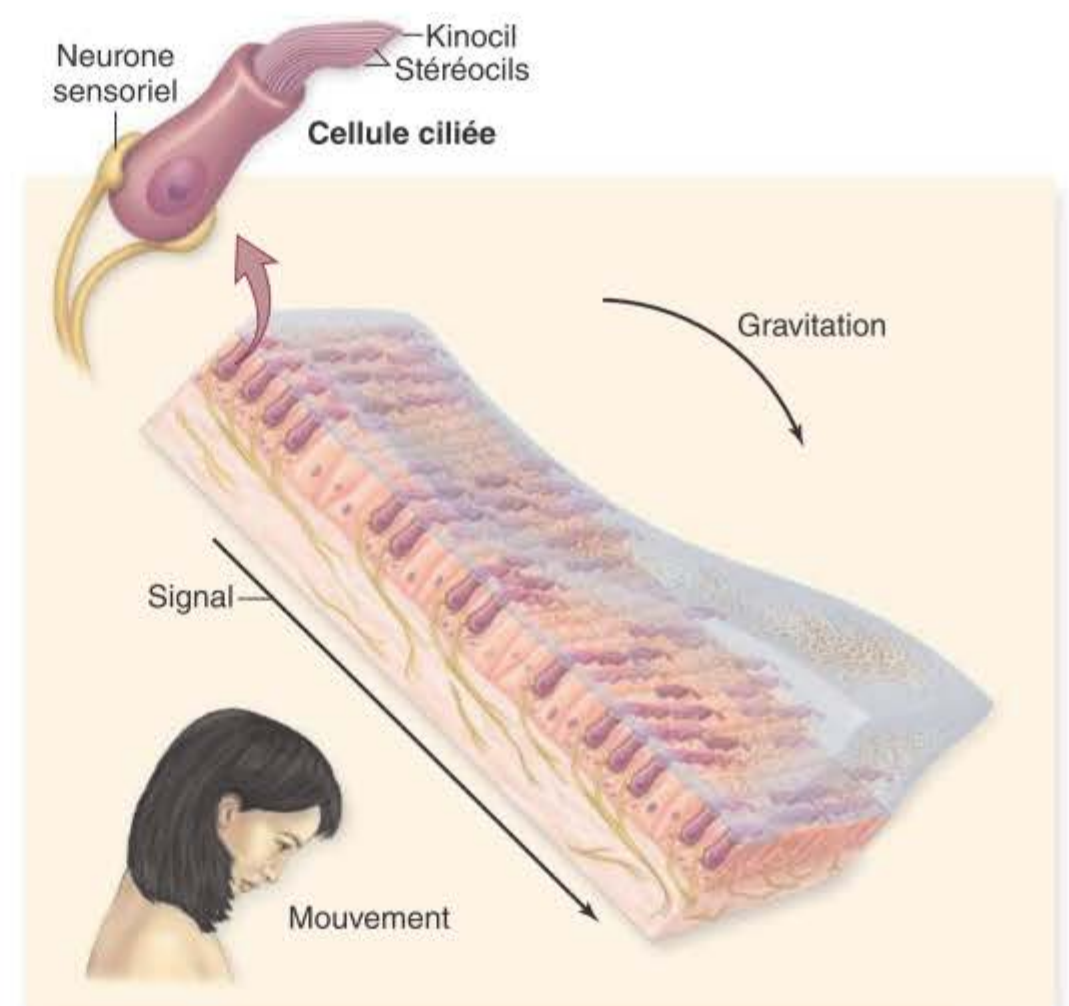
Structure du labyrinthe et des canaux semi-circulaires

Les récepteurs de gravité chez les vertébrés comportent deux chambres du labyrinthe membraneux appelées l'**utricule** et le **saccule** (figure 44.9). À l'intérieur, se trouvent des cellules ciliées porteuses de stéréocils et d'un kinocil, semblables à celles du système de la ligne latérale des poissons. Les cils sont enfouis dans une membrane gélatineuse, la membrane otolithique, qui contient des cristaux de carbonate calcique. Puisque



a.

Figure 44.9 Structure et fonction de l'utricule et du saccule. *a.* Positions relatives de l'utricule et du saccule dans le labyrinthe membraneux de l'oreille interne humaine. L'agrandissement montre la matrice gélatineuse qui contient les otolithes et qui couvre les cellules ciliées. *b.* Lorsque votre tête se penche en avant, la gravité déforme la matrice dans la direction du mouvement et fait se courber les stéréocils des cellules ciliées, ce qui stimule les neurones sensoriels.



b.

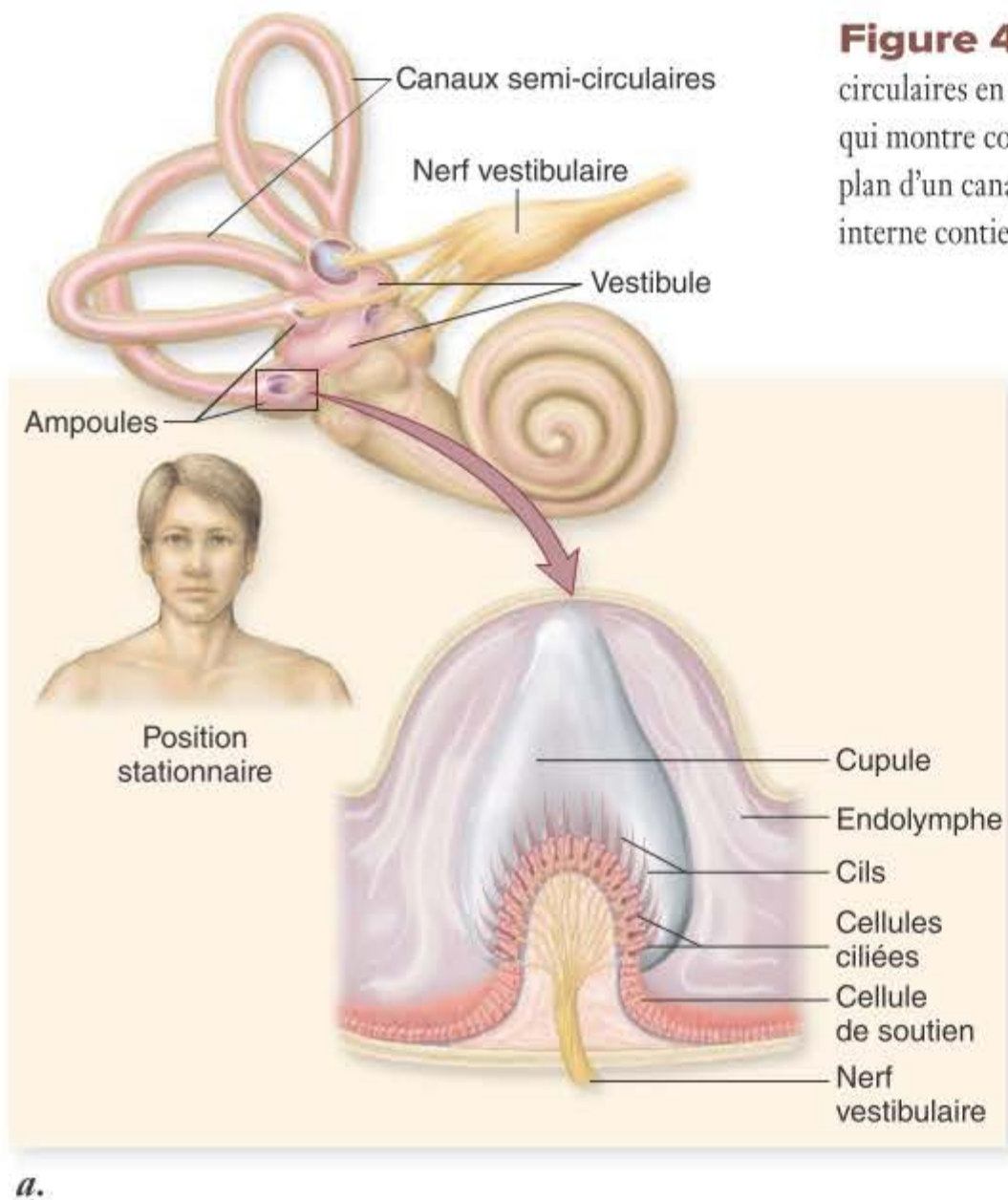
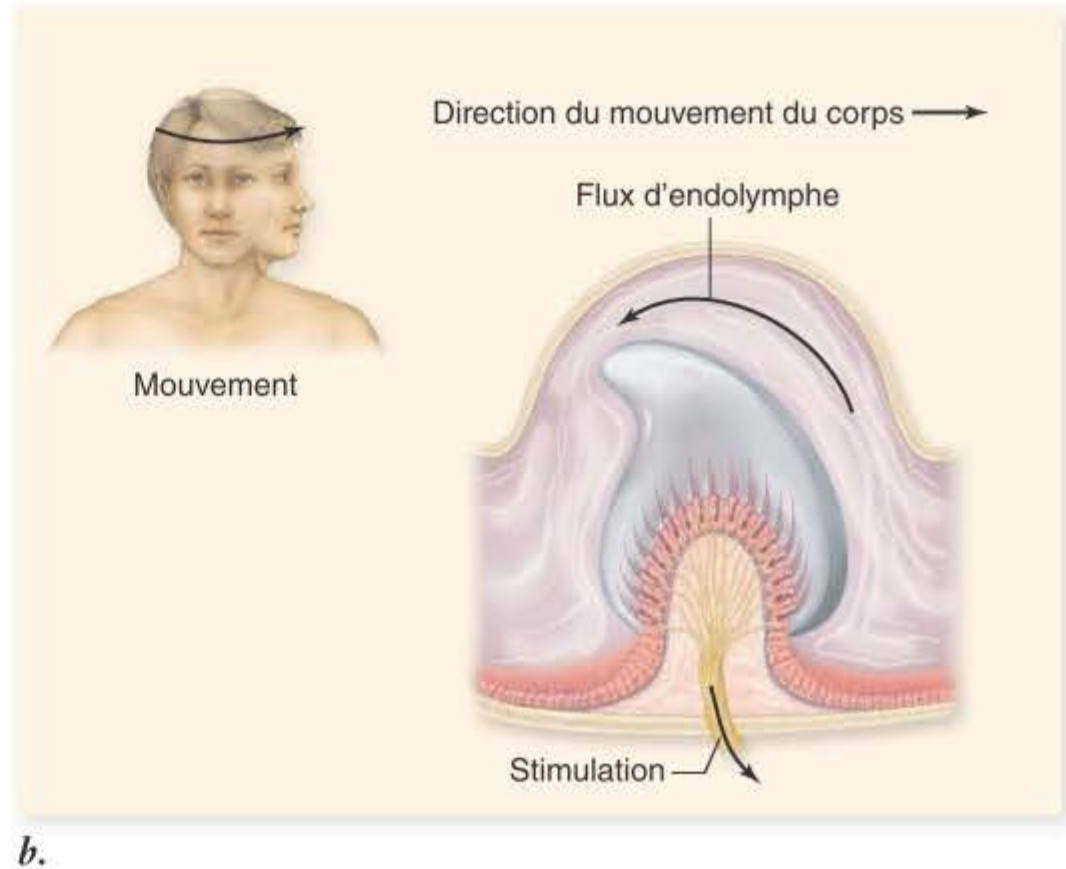


Figure 44.10 Structure des canaux semi-circulaires. Position des canaux semi-circulaires en rapport avec le reste de l'oreille interne. *a.* Agrandissement d'une coupe d'une ampoule qui montre comment les cellules ciliées s'insèrent dans la cupule. *b.* L'accélération angulaire dans le plan d'un canal semi-circulaire courbe la cupule et stimule ainsi les cellules ciliées. Chaque oreille interne contient trois canaux semi-circulaires, un pour chaque axe potentiel de rotation.



l'organe otolithique est orienté différemment dans l'utricule et le saccule, l'utricule est plus sensible à l'accélération horizontale (comme dans une voiture) et le saccule à l'accélération verticale (comme dans un ascenseur). Dans les deux cas, l'accélération fait courber les stéréocils et génère ainsi des potentiels d'action dans un neurone sensoriel associé.

Le labyrinthe membraneux de l'utricule et du saccule est prolongé par trois **canaux semi-circulaires** orientés dans des plans différents de telle manière qu'une accélération angulaire dans toute direction puisse être détectée (figure 44.10). Aux extrémités des canaux se trouvent des dilatations appelées ampoules, dans lesquelles font saillie les cils d'un autre groupe de cellules ciliées. Les pointes des cils sont enfouies dans une substance gélatineuse contenue dans une vésicule en forme de voile de bateau appelée *cupule* (semblable à la cupule du système de ligne latérale des poissons), qui se projette dans l'endolymphe, le liquide qui remplit chaque canal semi-circulaire.

Action de l'appareil vestibulaire

Lorsque la tête tourne, le liquide à l'intérieur des canaux semi-circulaires pousse la cupule et fait courber les cils, ce qui dépolarise ou hyperpolarise les cellules ciliées, selon la direction de la poussée. Il s'agit d'un mécanisme semblable à celui du système de ligne latérale des poissons : si les stéréocils sont courbés dans la direction du kinocil, une dépolarisation (potentiel récepteur) survient et stimule la production de potentiels d'action dans les neurones sensoriels associés.

Le saccule, l'utricule et les canaux semi-circulaires constituent ce que l'on appelle l'**appareil vestibulaire**. Alors que le saccule et l'utricule assurent la perception d'une accélération linéaire, les canaux semi-circulaires sont sensibles à l'accélération angulaire. Les informations qui proviennent de l'appareil vestibulaire quant à la position du corps dans l'espace permettent au cerveau de maintenir l'équilibre.

Synthèse 44.3

Les ondes sonores font vibrer les osselets de l'oreille moyenne ; le liquide de l'oreille interne est soumis à son tour aux vibrations, ce qui courbe les cils des cellules spécialisées et induit des potentiels d'action. Chez les animaux terrestres, les ondes sonores aériennes doivent se transmettre au liquide de l'oreille interne. Les cellules ciliées de l'appareil vestibulaire des vertébrés terrestres sont sensibles à l'accélération et à l'équilibre.

- Pourquoi un système de ligne latérale n'est pas utile aux amphibiens adultes ?

44.4 Chimiorécepteurs : goût, odorat et pH

Objectifs

1. Énumérer les cinq catégories de goût.
2. Décrire comment les papilles gustatives et les neurones olfactifs fonctionnent.

Certaines cellules sensorielles, appelées **chimiorécepteurs**, contiennent des protéines membranaires qui peuvent lier des agents chimiques particuliers, des ligands, dans le liquide extracellulaire. En réponse à cette

interaction chimie, la membrane du neurone sensoriel se dépolarise et des potentiels d'action sont induits. Les chimiorécepteurs interviennent dans le goût et l'odorat et jouent aussi un rôle important dans le contrôle de la composition chimique du sang et du liquide céphalorachidien.

Le goût détecte et analyse ce qui pourrait servir de nourriture

La perception du goût, comme la perception des couleurs, est basée sur une combinaison de facteurs physiques et psychologiques. On la décompose en général en cinq catégories : le sucré, l'acide, le salé, l'amer et l'umami (perception du glutamate et d'autres acides aminés qui sont des exhausteurs de goût pour de nombreux aliments riches en protéines tels que la viande, le fromage et les bouillons). Les bourgeons du goût sont formés de groupes de cellules épithéliales chimiosensibles associées à des neurones afférents ; ils sont responsables du sens gustatif chez les vertébrés. Chez un poisson, les bourgeons du goût sont dispersés sur la surface du corps. Ce sont les chimiorécepteurs les plus sensibles connus chez les vertébrés. Ils sont particulièrement sensibles aux acides aminés ; un poisson-chat, par exemple, peut distinguer deux acides aminés différents à une concentration inférieure à 100 parties par milliard (1 g dans 10 000 L d'eau) ! La capacité de tester l'eau environnante est très importante pour les poissons des fonds marins, car cela leur permet de détecter la nourriture dans un environnement souvent boueux.

Les bourgeons du goût de tous les vertébrés terrestres sont situés dans l'épithélium de la langue et de la cavité orale, dans des zones suré-

levées appelées papilles (figure 44.11). Les bourgeons du goût, qui ont la forme d'oignons, contiennent 50 à 100 cellules gustatives ; chaque cellule porte des projections digitées appelées microvillosités, qui pointent vers une ouverture au sommet du bourgeon du goût, appelé pore gustatif (figure 44.11c). Les substances nutritives se dissolvent dans la salive, passent par le pore gustatif et peuvent ainsi atteindre les cellules sensibles.

À l'intérieur d'un bourgeon du goût, les substances qui produisent un goût salé ou acide agissent directement par les canaux ioniques. Le goût typique du sel est dû aux ions Na^+ qui diffusent à travers les canaux à Na^+ dans des cellules réceptrices dans le bourgeon gustatif. Cet influx de Na^+ dépolarise la membrane, ce qui provoque la libération de neurotransmetteurs par la cellule réceptrice et active un neurone sensoriel qui envoie une impulsion au cerveau. Les cellules qui détectent le goût acide agissent de la même façon sauf que ce sont les ions H^+ qui sont détectés. Le goût acide est associé à une concentration accrue de protons qui peuvent également dépolariser le membrane quand ils diffusent à travers les canaux ioniques.

Les mécanismes de détection du sucré, de l'amer et de l'umami sont indirects. Dans ce cas, les substances qui entrent dans ces catégories peuvent se lier à des récepteurs couplés aux protéines G (voir chapitre 9) spécifiques de chaque catégorie. La nature et la répartition de ces récepteurs est un domaine de recherche active, mais les données récentes indiquent que les cellules réceptrices individuelles dans les papilles expriment un seul type de récepteur. Ce qui signifie que les cellules gustatives possèdent des récepteurs pour le sucré, l'amer ou l'umami. L'acti-

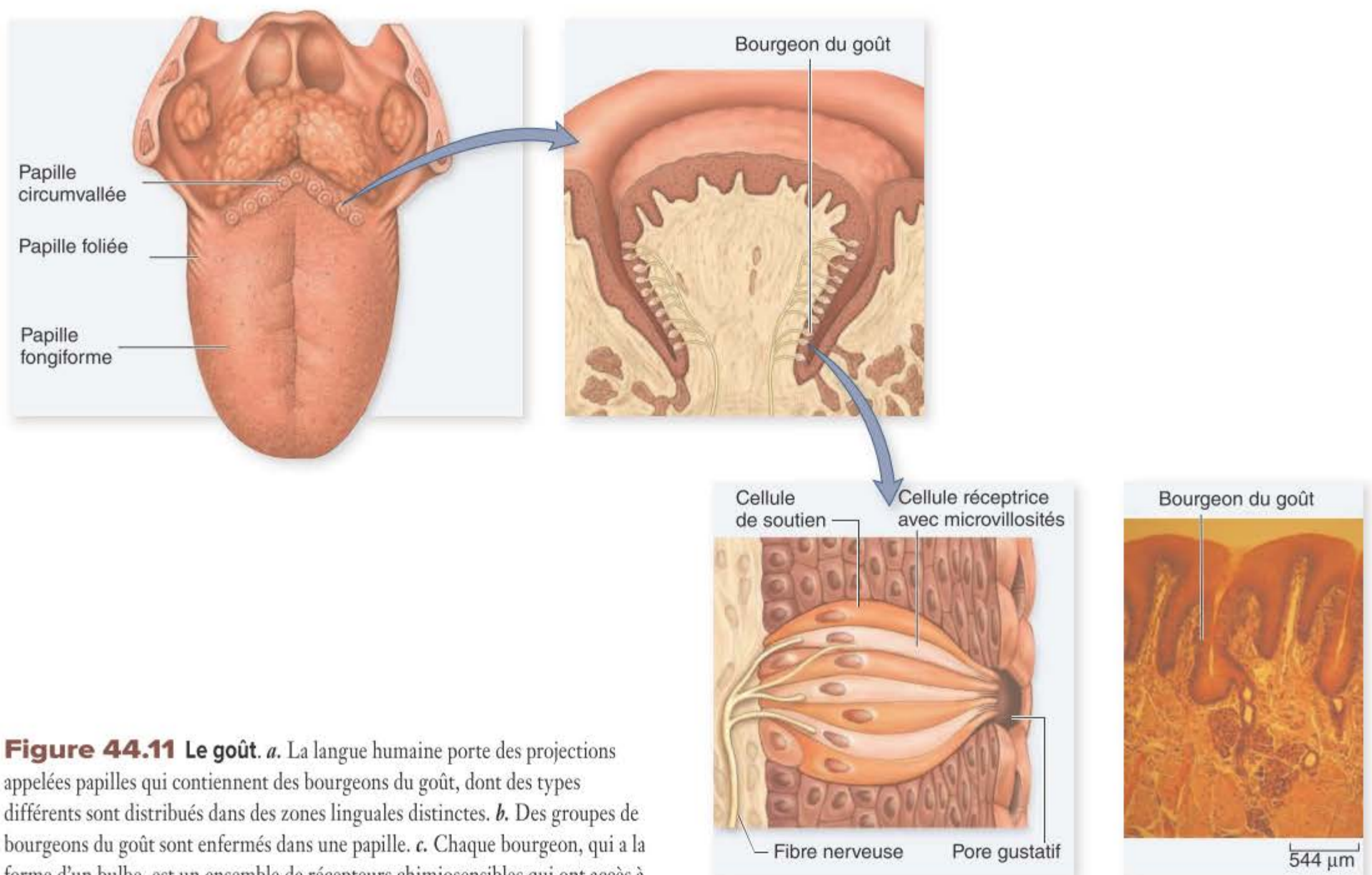


Figure 44.11 Le goût. *a.* La langue humaine porte des projections appelées papilles qui contiennent des bourgeons du goût, dont des types différents sont distribués dans des zones linguales distinctes. *b.* Des groupes de bourgeons du goût sont enfermés dans une papille. *c.* Chaque bourgeon, qui a la forme d'un bulbe, est un ensemble de récepteurs chimiosensibles qui ont accès à la cavité buccale par un pore. *d.* Micrographie de bourgeons du goût dans une papille.

vation de l'un de ces récepteurs couplés aux protéines G stimule une voie de signalisation unique qui aboutit à la libération, par les cellules réceptrices, de neuromédiateurs qui activent un neurone sensoriel et envoient ainsi une impulsion au cerveau. Là, ils interagissent avec d'autres neurones sensoriels transportant des informations associées à l'odorat, dont il est question ci-dessous. Dans ce modèle, les différents goûts sont encodés dans le cerveau sur base du type de cellules réceptrices qui sont activées.

Comme les vertébrés, de nombreux arthropodes disposent aussi de chimiorécepteurs gustatifs. Par exemple, les mouches peuvent trouver leur nourriture grâce à des récepteurs gustatifs présents dans des soies sensorielles localisées sur les pattes. Les soies sensorielles contiennent différents chimiorécepteurs capables de détecter les sucres, les sels et une vaste variété d'autres goûts par l'intégration des stimulus provenant de ces chimiorécepteurs (figure 44.12). Si la mouche touche de ses pattes un aliment potentiel, son proboscis (appareil d'alimentation tubulaire ou trompe) s'allonge pour capter la nourriture.

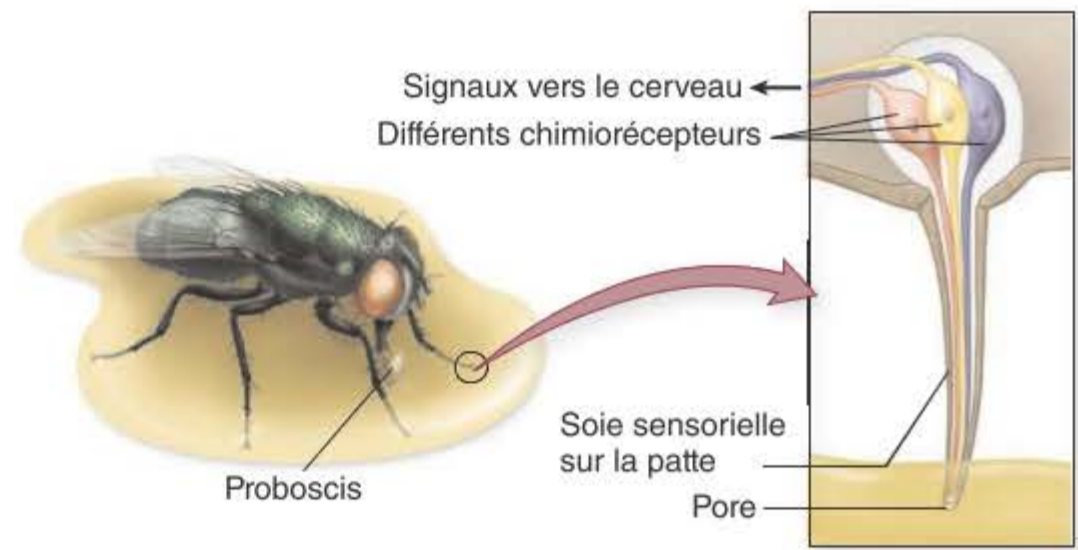


Figure 44.12 De nombreux insectes peuvent goûter au moyen de leurs pattes. La mouche de la viande montrée ici porte, sur les pattes, des soies sensorielles qui contiennent des chimiorécepteurs capables de distinguer différents types de molécules nutritives. Lorsque la mouche marche sur la nourriture, elle peut tester les différentes molécules et, si cela lui convient, étendre sa trompe (proboscis) pour se nourrir.

L'odorat peut identifier un vaste nombre de molécules complexes

Chez les vertébrés terrestres, le sens de l'odorat, ou olfaction, dépend de chimiorécepteurs situés dans la partie supérieure de la cavité nasale (figure 44.13). Les dendrites de ces récepteurs se terminent par des touffes de cils qui se projettent à travers la muqueuse dans la cavité nasale, alors que leur axone accède directement au cortex cérébral. Un vertébré terrestre recourt à son odorat pratiquement comme un poisson utilise son sens du goût pour tester son environnement chimique.

Puisque les vertébrés terrestres sont entourés d'air, leur odorat s'est spécialisé dans la détection de particules aériennes, qui doivent d'abord se dissoudre dans le liquide extracellulaire avant qu'elles ne puissent activer les récepteurs olfactifs. L'odorat peut être extrêmement sensible chez de nombreux animaux, à un tel point qu'une seule molécule odorante peut suffire à exciter un récepteur donné.

Bien que les humains ne puissent détecter que cinq variantes gustatives, ils peuvent discerner des milliers d'odeurs différentes. Des données récentes suggèrent que des milliers de gènes codent différentes protéines réceptrices olfactives. Le groupe particulier de neurones olfactifs qui répond à une odeur donnée servirait d'empreinte qui permettrait au cerveau d'identifier cette odeur.

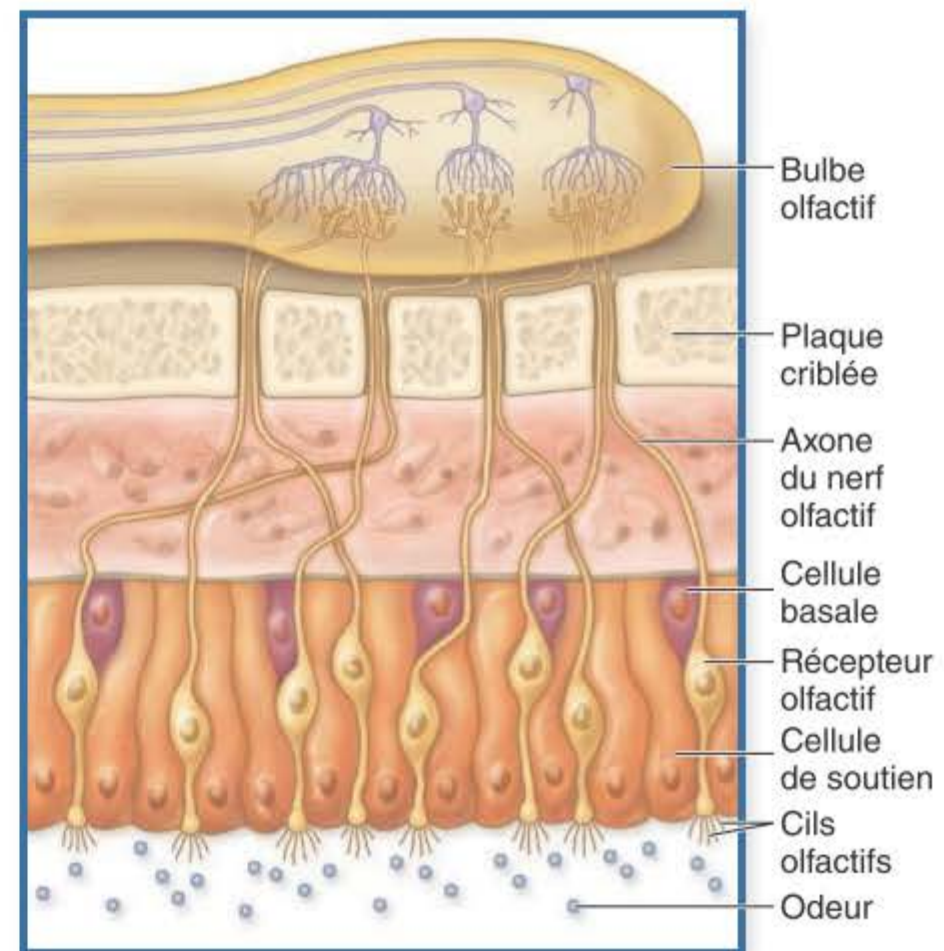
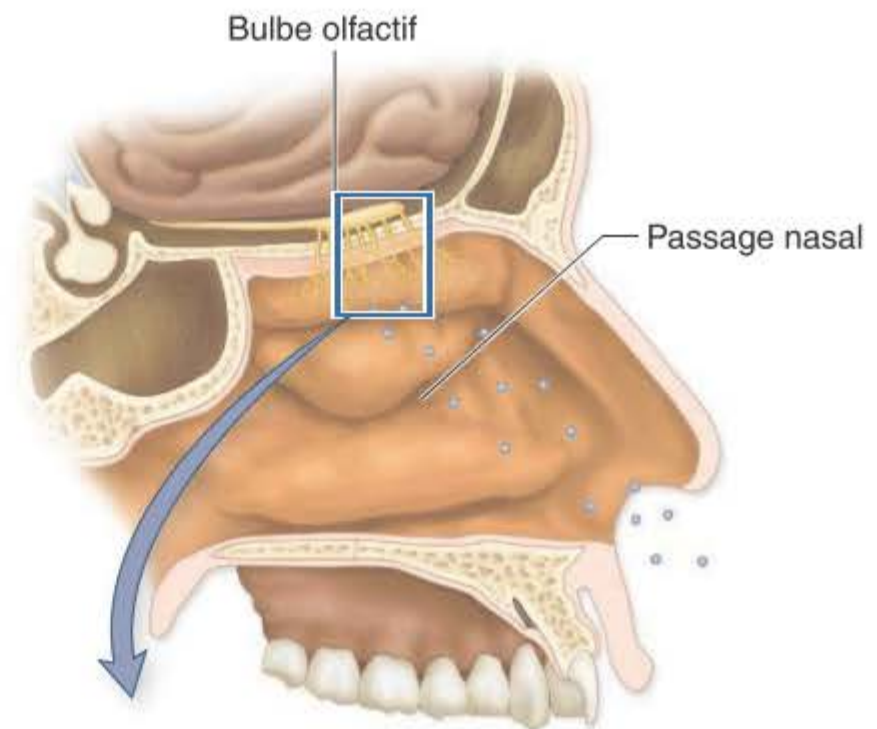


Figure 44.13 L'odorat. Les humains reconnaissent les odeurs au moyen de neurones olfactifs (cellules réceptrices) situées dans la muqueuse de la cavité nasale. Les axones de ces neurones transmettent des impulsions directement au cerveau par le nerf olfactif. Les cellules basales régénèrent de nouveaux neurones olfactifs pour remplacer les cellules mortes ou endommagées. Les neurones olfactifs vivent environ un mois.

Question En quoi les sens du goût et de l'odorat se ressemblent-ils? En quoi sont-ils différents?

Des chimiorécepteurs internes sont sensibles au pH et à d'autres caractéristiques

Des récepteurs sensoriels contrôlent certains paramètres chimiques du sang ou des fluides qui en dérivent, en particulier le liquide céphalorachidien. Parmi ces récepteurs, on trouve les **chimiorécepteurs périphériques**, représentés par les corps aortiques et les sinus carotidiens, sensibles surtout au pH sanguin, et les **chimiorécepteurs centraux** du bulbe rachidien, sensibles au pH du liquide céphalorachidien. Lorsque la respiration est trop lente, la concentration du CO_2 plasmatique augmente, ce qui produit plus d'acide carbonique et diminue donc le pH. Le dioxyde de carbone peut aussi entrer dans le liquide céphalorachidien et abaisser le pH, ce qui stimule les chimiorécepteurs centraux. Le centre de contrôle respiratoire du tronc cérébral, sous l'effet de cette activation indirecte, accélère le rythme respiratoire. Les corps aortiques peuvent aussi répondre à une diminution de la concentration en oxygène, mais cet effet normalement n'est pas significatif sauf chez les personnes qui se déplacent en haute altitude où la pression partielle d'oxygène est plus faible.

Synthèse 44.4

Les cinq saveurs que les êtres humains perçoivent sont le sucré, l'acide, le salé, l'amer et l'umami (acides aminés). Les chimiorécepteurs du goût et de l'odorat détectent des molécules chimiques de l'extérieur du corps ; les récepteurs olfactifs peuvent identifier des milliers d'odeurs différentes. Des chimiorécepteurs surveillent l'équilibre acido-basique interne dans l'organisme et contribuent à la régulation de la respiration.

- *Quels sont les avantages pour les insectes d'avoir des récepteurs gustatifs sur leurs pattes ?*

44.5 Vision

Objectifs

1. Comparer les yeux des invertébrés et des vertébrés.
2. Expliquer comment un œil de vertébré focalise une image.
3. Décrire comment des photorécepteurs fonctionnent.

La capacité de percevoir des objets à distance est importante pour la plupart des animaux. Les prédateurs repèrent leurs proies, et les proies évitent leurs prédateurs grâce à trois types de perception sensorielle à longue distance : l'audition, l'odorat et la vision. Parmi ces trois sens, c'est la vision qui porte le plus loin ; à l'œil nu, les humains peuvent apercevoir des étoiles à des milliers d'années-lumière et un seul photon suffit à stimuler une cellule rétinienne et lui faire envoyer un potentiel d'action.

La vision perçoit à distance la lumière et les changements lumineux

La vision commence par la capture de l'énergie lumineuse par des **photorécepteurs**. Puisque la lumière se propage en ligne droite et arrive

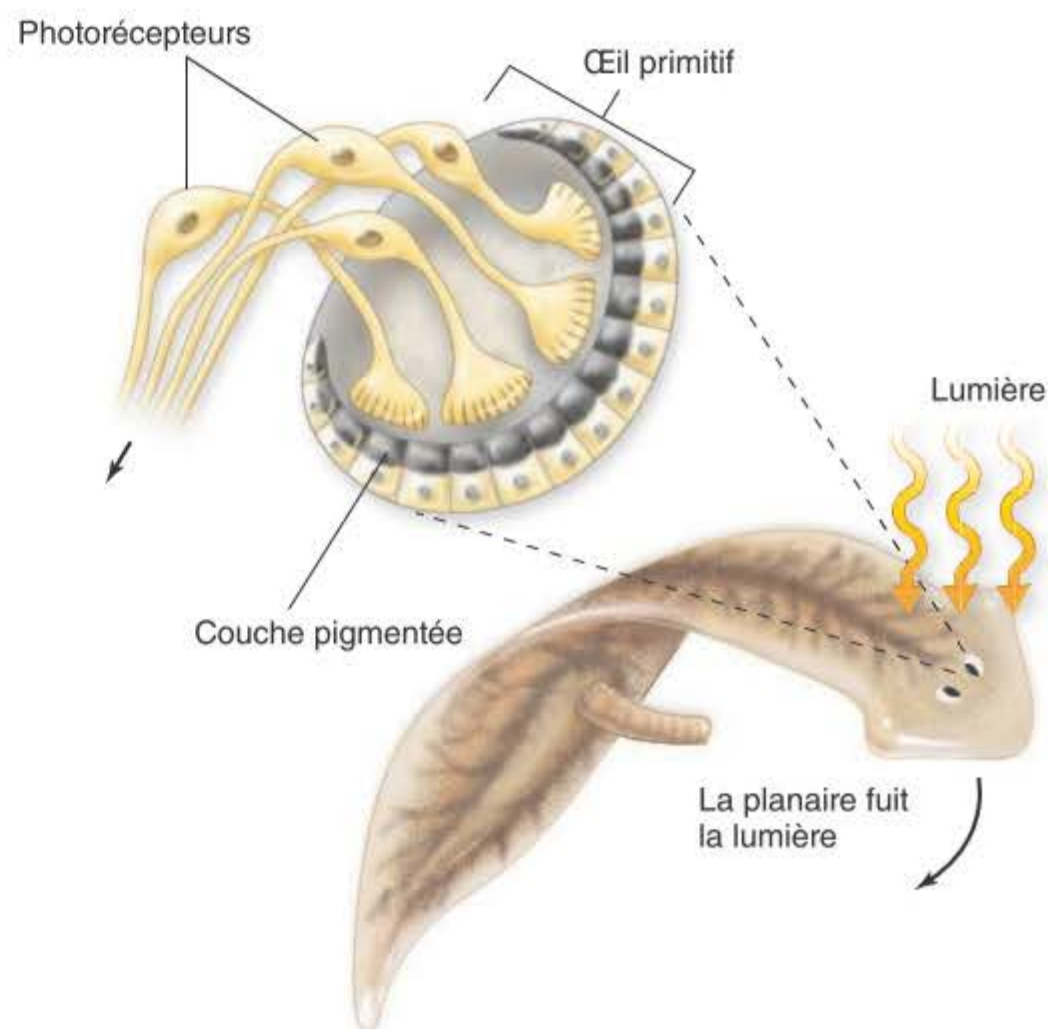


Figure 44.14 Les yeux primitifs simples des vers plats. Les yeux primitifs peuvent détecter la direction de la lumière parce qu'une couche pigmentée sur un côté de l'œil primitif fait écran à la lumière venant dans le dos de l'animal. La lumière est donc détectée plus facilement lorsqu'elle provient de l'avant de l'animal ; les planaires répondent en se détournant de la lumière.

presque instantanément quelle que soit la distance, l'information visuelle peut servir à déterminer à la fois la direction et la distance d'un objet. D'autres stimulus, qui se dispersent après leur émission et se déplacent plus lentement, fournissent des informations beaucoup moins précises.

Les yeux des invertébrés

De nombreux invertébrés ont des systèmes visuels simples constitués de photorécepteurs regroupés sous la forme d'un œil primitif. Les yeux primitifs simples peuvent être rendus sensibles à la direction de la source lumineuse par l'addition d'une couche de pigments qui aveugle un côté de l'œil. Les planaires ont une couche pigmentée sur les côtés interne et postérieur des deux yeux primitifs. En conséquence, seule la lumière venant de face peut stimuler les cellules photoréceptrices (figure 44.14). La planaire prendra la direction qui permettra aux photorécepteurs d'être moins stimulés. Bien qu'un œil primitif puisse percevoir la direction de la lumière, il ne peut servir à la construction d'une image visuelle.

Les membres de quatre phylums, les annélides, les mollusques, les arthropodes et les cordés, ont acquis des yeux bien développés et capables de former des images. Dans ces phylums, ces yeux perfectionnés, bien que de structure superficiellement semblable, auraient évolué de manière indépendante (figure 44.15). Notez que les photorécepteurs chez tous ces animaux utilisent la même molécule pour capter la lumière, ce qui suggère qu'il n'existe pas de nombreuses autres molécules aptes à remplir ce rôle.

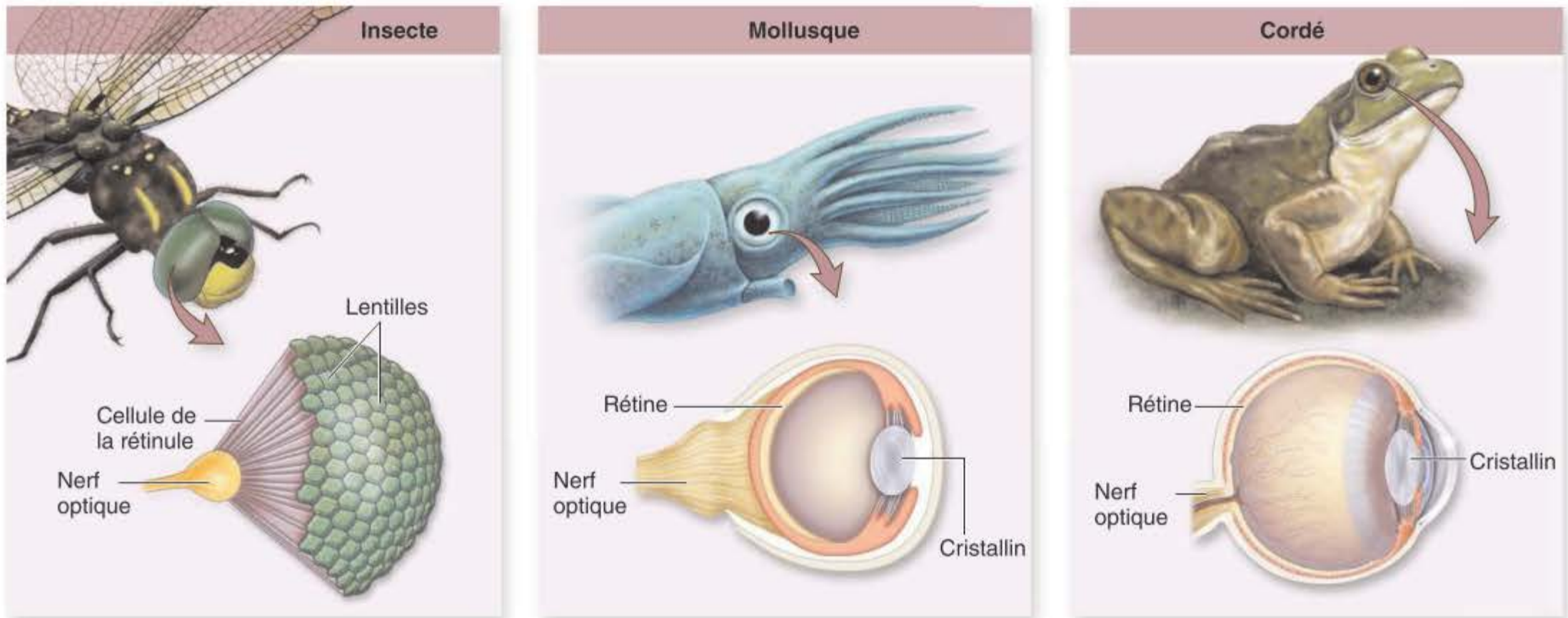


Figure 44.15 Les yeux dans trois phylums d'animaux. Bien que superficiellement semblables, ces yeux diffèrent largement par leur structure (voir aussi la figure 21.16 pour une comparaison détaillée des structures oculaires des mollusques et des cordés). Chaque type d'œil a évolué séparément et, malgré une complexité structurale apparente, il l'a fait à partir de structures plus simples.

La structure de l'œil des vertébrés

L'œil humain est représentatif de l'œil des vertébrés (figure 44.16). Le blanc de l'œil correspond à la sclérotique, formée de tissu conjonctif dense. La lumière entre dans l'œil par la **cornée** transparente et est légèrement focalisée du fait de sa réfraction lorsqu'elle traverse un milieu de densité différente. La partie colorée de l'œil est l'**iris** ; en lumière vive, la contraction des muscles de l'iris réduit la taille de son ouverture, la pupille. La lumière accède par la pupille au **cristallin**, une structure transparente qui complète la focalisation de la lumière sur la rétine située à l'arrière de l'œil. Le cristallin est attaché par le ligament suspenseur (zonule ciliaire) aux muscles ciliaires.

La forme du cristallin change selon la tension exercée par le ligament suspenseur qui l'entoure et l'attache aux fibres circulaires du muscle ciliaire. Lorsque celui-ci se contracte, le ligament suspenseur se relâche, le cristallin s'arrondit et focalise davantage, ce qui permet la vision de près. Pour la vision de loin, les muscles ciliaires se relâchent, s'écartent du cristallin et tendent le ligament suspenseur ; le cristallin s'aplatit, focalise moins et maintient ainsi l'image sur la rétine. Les gens qui sont myopes ou hypermétropes ne concentrent pas correctement l'image sur la rétine (figure 44.17). Notez que le cristallin d'un amphibien ou d'un poisson ne change pas de forme ; ces animaux focalisent les images en déplaçant leur cristallin en avant ou en arrière, exactement comme on le fait pour la mise au point d'une caméra.

Les photorécepteurs des vertébrés sont les bâtonnets et les cônes

La rétine des vertébrés contient deux types de photorécepteurs, appelés bâtonnets et cônes (figure 44.18). Les **bâtonnets** assurent la vision en noir et blanc lorsque la luminosité est faible, tandis que les **cônes** sont responsables de l'acuité visuelle optimale et de la vision des couleurs. Les humains ont environ 100 millions de bâtonnets et 3 millions de cônes

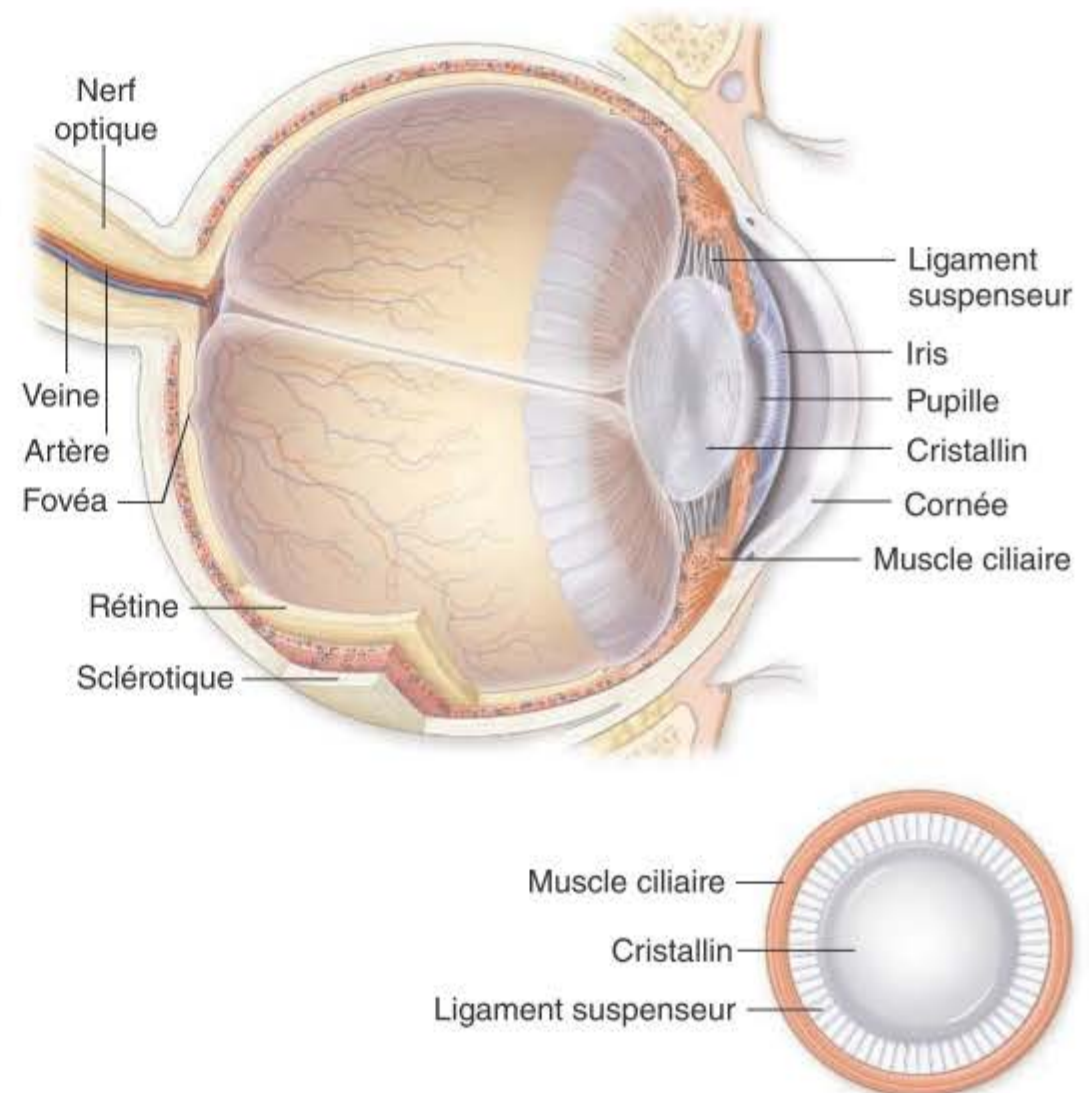


Figure 44.16 Structure de l'œil humain. La cornée transparente et le cristallin focalisent la lumière à l'arrière de l'œil sur la rétine, qui contient des photorécepteurs (bâtonnets et cônes). Le centre de chaque champ visuel est constitué par la fovéa. La contraction ou le relâchement du muscle ciliaire ajuste la courbure du cristallin et permet ainsi la focalisation.

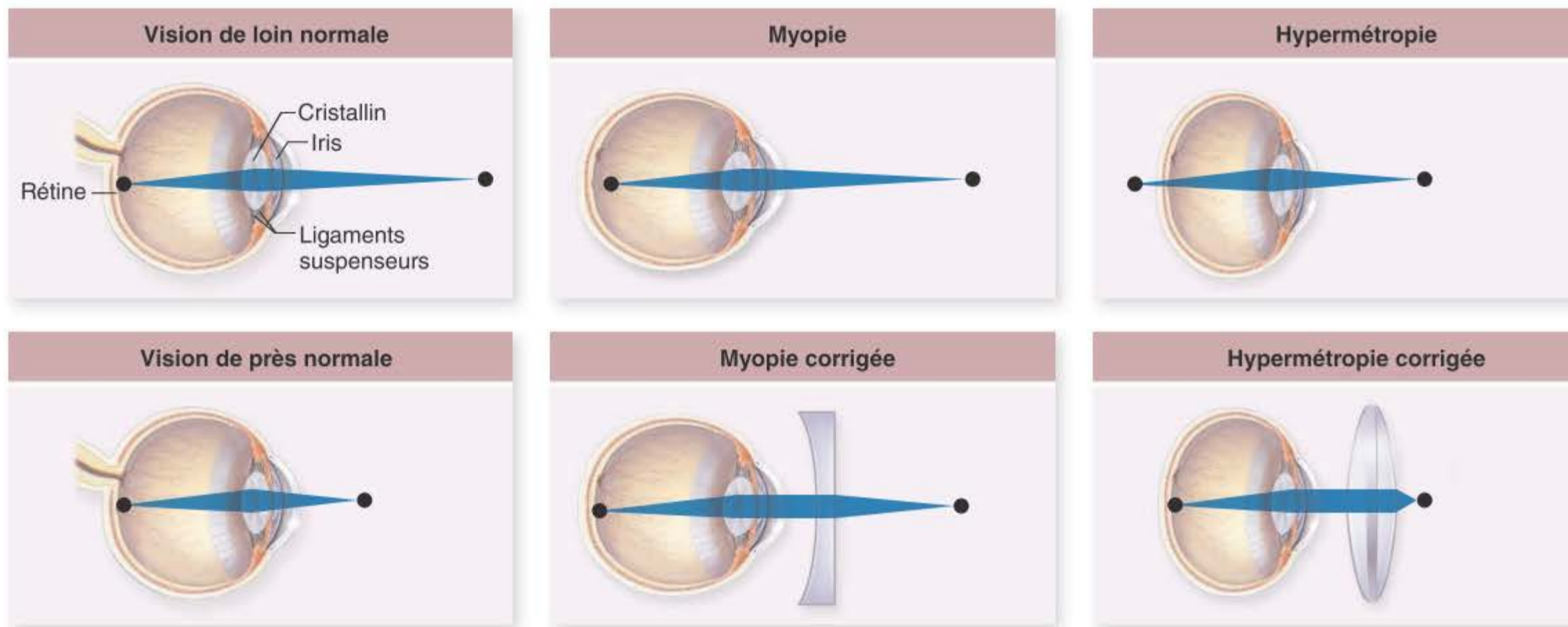


Figure 44.17 La focalisation de l'œil humain. *a.* Chez les gens dotés d'une vision normale, l'image reste focalisée sur la rétine, tant pour la vision de près que de loin, grâce aux changements de courbure du cristallin. Lorsqu'une personne avec une vision normale se trouve à 6 mètres ou plus d'un objet, le cristallin est dans sa forme la moins convexe et l'image est focalisée sur la rétine. *b.* Chez les personnes myopes, l'image se forme en avant de la rétine et paraît donc trouble. *c.* Chez les hypermétropes, l'image se situerait derrière la rétine car la distance entre le cristallin et la rétine est trop courte. Les lentilles correctives ajustent l'angle d'entrée de la lumière et la focalisent sur la rétine.

dans chaque rétine. La plupart des cônes sont situés dans la région centrale de la rétine appelée **fovéa**, là où se forme l'image la plus nette. Les bâtonnets sont presque complètement absents de la fovéa.

Structure des bâtonnets et des cônes

Les bâtonnets et les cônes ont la même structure cellulaire de base. Un segment interne riche en mitochondries contient de nombreuses vésicules remplies de molécules servant de neuromédiateurs. Il est connecté par une tige étroite au segment externe, qui contient des centaines de disques plats empilés les uns sur les autres. Les molécules qui captent la lumière, ou photopigments, sont situées sur les membranes de ces disques (voir figure 44.18).

Dans les bâtonnets, le photopigment est appelé **rhodopsine**. Il comprend une protéine, l'opsine, liée à une molécule de *cis*-rétinal, qui est produit à partir de la vitamine A. La vitamine A est dérivée du carotène, un pigment photosynthétique des plantes.

Les photopigments des cônes, appelés, **photopsines**, ont une structure très semblable à celle de la rhodopsine. Les humains ont trois types de cônes, chacun contenant une photopsine consistant en *cis*-rétinal lié à une protéine dont la séquence peptidique diffère légèrement. Ces différences déplacent le maximum d'absorption, c'est-à-dire la région du spectre électromagnétique la mieux absorbée par le pigment (figure 44.19). Le pic d'absorption du *cis*-rétinal dans la rhodopsine est à 500 nanomètres (nm) ; par contre, les maximums d'absorption des trois types de photopsines des cônes sont à 420 nm (absorbe le bleu), 530 nm (absorbe le vert) et 560 nm (absorbe le rouge). Ces différences dans les propriétés d'absorption lumineuse des photopsines sont responsables des différentes sensibilités aux couleurs des trois types de cônes, qui sont souvent désignés simplement comme cônes bleus, verts ou rouges.

La **rétine**, la surface interne de l'œil, comporte trois couches cellulaires (figure 44.20) : la plus proche de la surface externe du globe oculaire comprend les bâtonnets et les cônes, la couche suivante contient les

cellules bipolaires et la couche la plus proche de la cavité oculaire est faite des **cellules ganglionnaires**. Dès lors, la lumière doit d'abord traverser les cellules ganglionnaires et les cellules bipolaires pour atteindre les photorécepteurs. Les bâtonnets et les cônes forment des synapses avec les cellules bipolaires, qui font de même avec les cellules ganglionnaires, qui transmettent les impulsions au cerveau par le nerf optique. Les cellules ganglionnaires sont les seuls neurones rétiniens capables d'envoyer des potentiels d'action au cerveau. Le flux d'informations sensorielles dans la rétine passe dès lors dans la direction inverse de celle que prend la lumière dans la rétine.

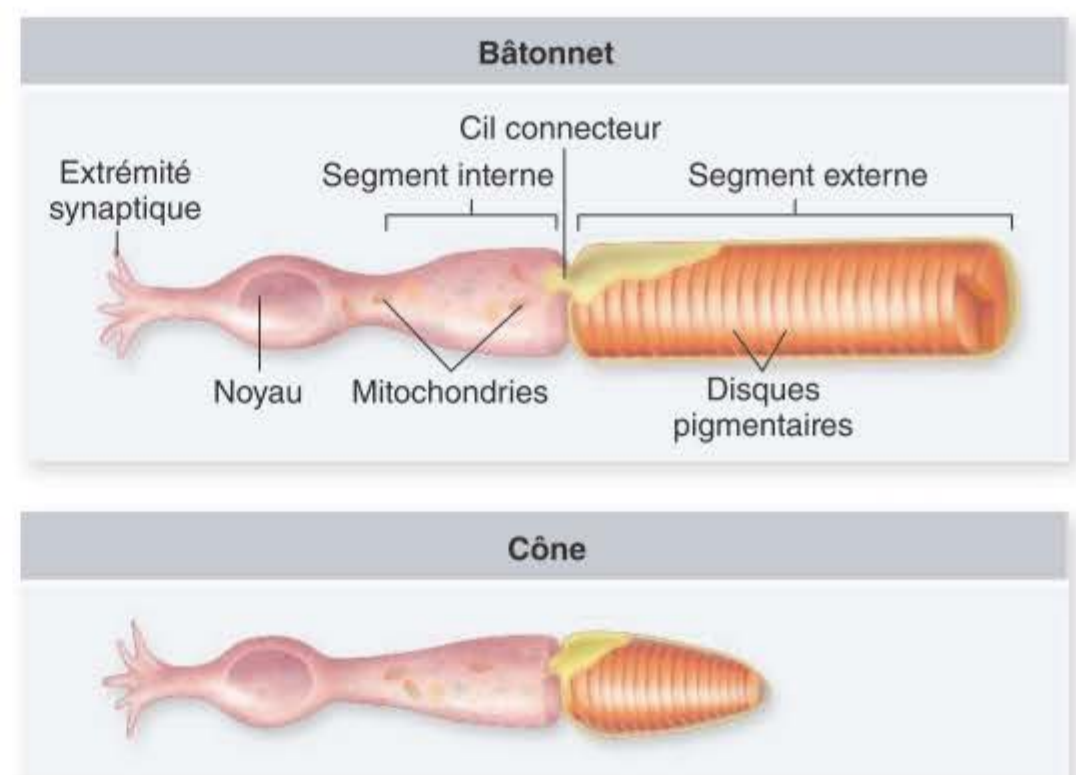


Figure 44.18 Bâtonnets et cônes. Le segment externe qui, dans chacune de ces cellules, contient le pigment est connecté au reste de la cellule par un passage étroit, le cil connecteur.

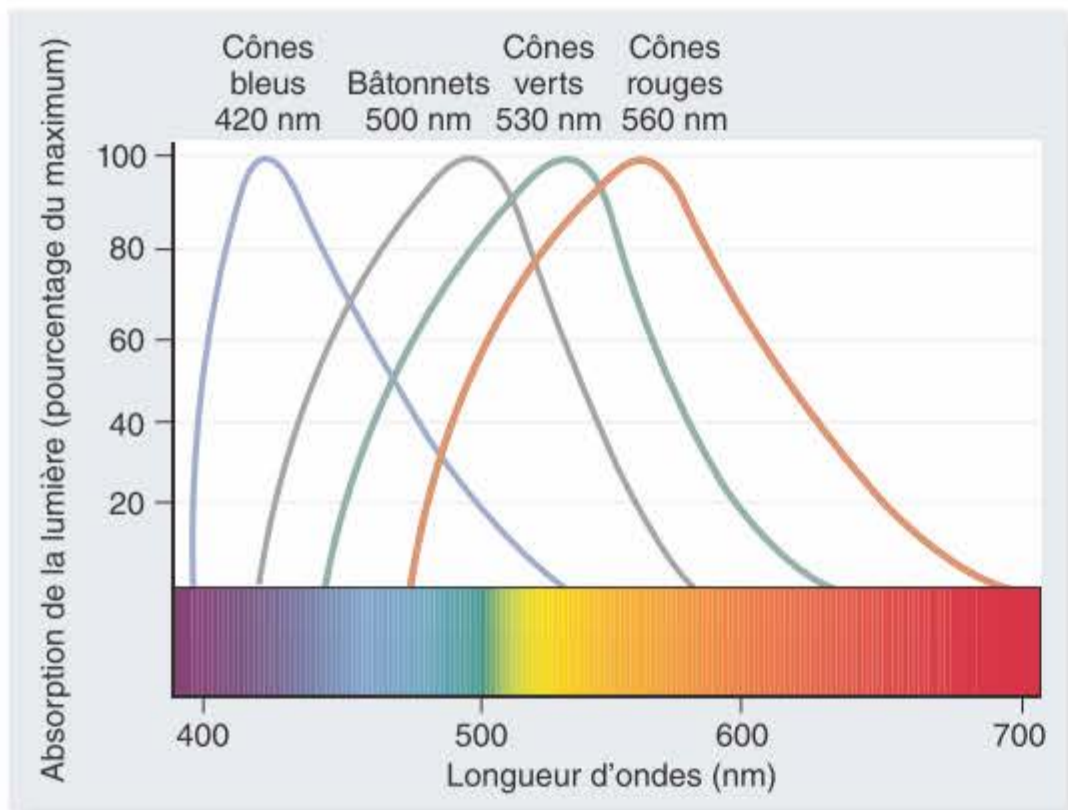


Figure 44.19 Vision des couleurs. Le maximum d'absorption du *cis*-rétinal dans la rhodopsine des bâtonnets est à 500 nanomètres (nm). Cependant, les « cônes bleus » ont leur pic d'absorption lumineuse à 420 nm ; les « cônes verts » à 530 nm et les « cônes rouges » à 560 nm. Le cerveau perçoit toutes les autres couleurs à partir des activités combinées des trois types de cônes.

Parce que les cellules ganglionnaires se trouvent dans la cavité interne de l'œil, le nerf optique s'insère dans la rétine (voir figure 44.16), créant ainsi une tache aveugle. Vous pouvez le constater en tenant un doigt vers le haut en face de votre visage. Placez un objet coloré sur le bout du doigt ; ensuite, avec votre œil gauche fermé, fixer votre regard sur un point proche, mais situé au-delà du bout du doigt. Maintenant, lentement déplacez votre doigt vers la droite tout en gardant votre regard fixé sur le point éloigné. À un certain moment, vous remarquerez que vous ne pouvez plus voir la tache de couleur sur votre doigt. La structure des yeux des mollusques évite ce problème, car leurs neurones sensoriels se trouvent derrière la rétine, plutôt que devant, (voir Figure 44.15).

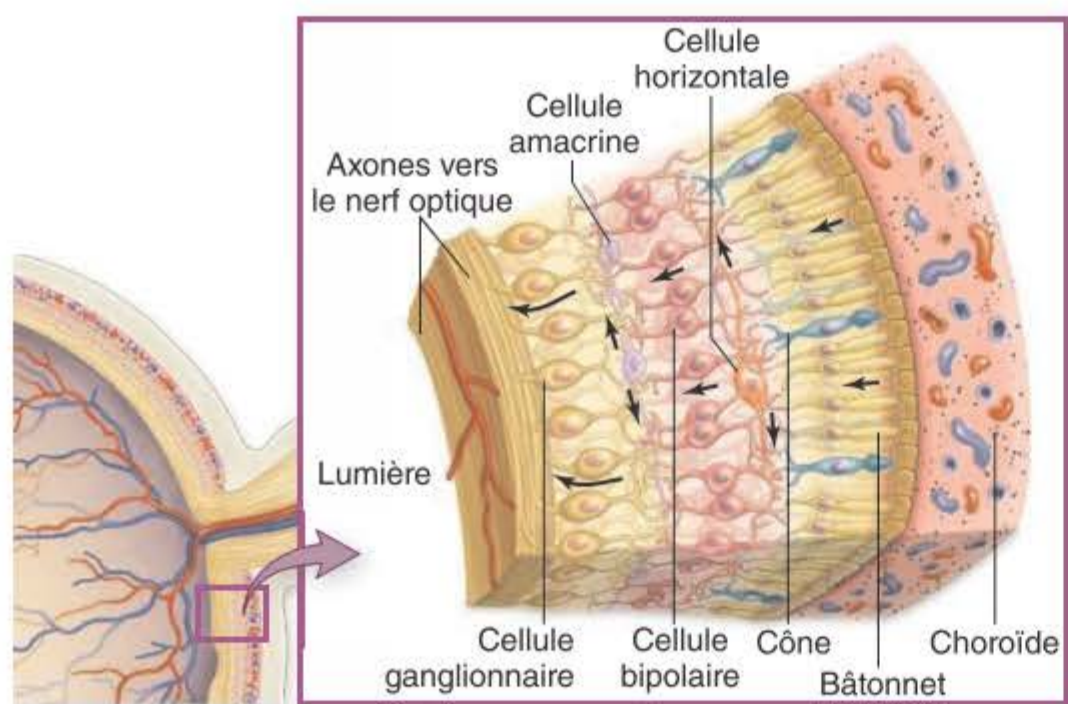


Figure 44.20 Structure de la rétine. Notez que les bâtonnets et les cônes sont situés à l'arrière de la rétine et non devant. La lumière doit traverser quatre autres types de cellules (ganglionnaires, amacrines, bipolaires et horizontales) avant d'atteindre les bâtonnets et les cônes. Une fois que les photorécepteurs sont activés, ils stimulent les cellules bipolaires, qui à leur tour stimulent les cellules ganglionnaires. La direction des potentiels récepteurs dans la rétine est donc inverse de celle de la lumière.

La rétine contient deux types supplémentaires de neurones, les cellules horizontales et les cellules amacrines. La stimulation des cellules horizontales par les photorécepteurs situés au centre d'une tache lumineuse sur la rétine peut inhiber la réponse des photorécepteurs qui entourent le centre. Cette inhibition latérale augmente le contraste et améliore la netteté de l'image.

La plupart des vertébrés, particulièrement ceux qui sont diurnes (actifs durant la journée), peuvent distinguer les couleurs ; c'est aussi le cas des insectes et de certains autres invertébrés. En fait, les abeilles, ainsi que certains oiseaux, lézards et d'autres vertébrés (figure 44.21), peuvent voir la lumière proche de l'ultraviolet, qui est invisible pour l'œil humain. La vision des couleurs requiert la présence de plus d'un photopigment dans différentes cellules photoréceptrices, mais tous les animaux dotés d'une vision des couleurs ne sont pas pourvus du système à trois cônes des humains et des autres primates. Les poissons, les tortues et les oiseaux, par exemple, disposent de quatre ou cinq types de cônes ; ces cônes supplémentaires leur permettent de voir dans le proche ultraviolet et de distinguer des nuances de couleurs que nous ne pouvons pas distinguer. Par ailleurs, de nombreux mammifères, comme les écureuils et les chiens, n'ont que deux types de cônes et sont donc moins aptes à distinguer des couleurs différentes.

Question Comment des types de cônes supplémentaires modifient-ils la vision des couleurs ?

La transduction sensorielle dans les photorécepteurs

La transduction de l'énergie lumineuse en impulsions nerveuses suit une séquence inverse de la voie habituelle suivie par les stimulus sensoriels. En effet, dans l'obscurité, les photorécepteurs libèrent un neuromédiateur inhibiteur qui hyperpolarise les neurones bipolaires. Inhibés, ceux-ci ne libèrent pas de neuromédiateur excitateur des cellules ganglionnaires qui communiquent avec le cerveau. La lumière inhibe la libération par les photorécepteurs de leur neuromédiateur inhibiteur, et ainsi stimule les cellules bipolaires et donc les cellules ganglionnaires, qui transmettent les potentiels d'action au cerveau.

La production d'un neuromédiateur inhibiteur par des cellules photoréceptrices est due à la présence de canaux à Na^+ chimiodépendants. Dans l'obscurité, beaucoup de ces canaux sont ouverts, permettant l'influx de Na^+ . Ce flux de Na^+ qui survient en absence de lumière est appelé courant d'obscurité ; il dépolarise la membrane des cellules photoréceptrices. Dans cette situation, les cellules produisent un neuromédiateur inhibiteur qui hyperpolarise la membrane des cellules bipolaires. À la lumière, les canaux à Na^+ dans la cellule photoréceptrice se ferment rapidement ce qui atténue le courant d'obscurité et induit une hyperpolarisation du photorécepteur. Dans cette situation, elles ne produisent plus de neuromédiateur inhibiteur. En absence de cette inhibition, la membrane des cellules bipolaires est dépolarisée, leur faisant libérer un neuromédiateur qui excite les cellules ganglionnaires.

Le contrôle du courant d'obscurité dépend du ligand des canaux à Na^+ des cellules photoréceptrices : le nucléoside, guanosine monophosphate cyclique (GMPc). Dans l'obscurité, le taux de GMPc est élevé, et les canaux à Na^+ sont ouverts. Le système est rendu sensible à la lumière par la nature et la structure des photopigments. Ceux-ci, dans l'œil, sont des récepteurs protéiques couplés aux protéines G qui sont activés par absorption de la lumière. Lorsque un photopigment absorbe la lumière, le *cis*-rétinal isomérisse et se dissocie du récepteur protéique,

RÉFLEXION SCIENTIFIQUE

Hypothèse : Des oiseaux peuvent voir la lumière ultraviolette.

Prédiction : Ces oiseaux réagiront à d'autres selon l'intensité de la coloration ultraviolette des plumes de ces derniers.

Test : Les plumes du diamant mandarin réfléchit la lumière ultraviolette de manière modérée ; des femelles furent exposées à différents mâles, certains étant derrière un filtre qui absorbait la lumière UV, alors que d'autres se trouvaient derrière un filtre qui laissait passer les UV.



Résultat et conclusion : Les femelles préféraient passer leur temps près des mâles réfléchissant les UV ; non seulement, elles voyaient la lumière dans le spectre UV, mais elles étaient attirées par les mâles aux plumes ultraviolettes.

Expériences supplémentaires : Pourquoi les femelles préfèrent les mâles réfléchissant les UV ? Quelles sont les deux hypothèses explicatives ? Comment testeriez-vous ces hypothèses ?

Figure 44.21 Vision dans l'ultraviolet chez les oiseaux. Les humains ne peuvent distinguer les couleurs dans l'ultraviolet, alors que de nombreux animaux le peuvent. Cette photographie a été prise avec un film spécial qui montre la coloration ultraviolette des plumes d'un oiseau, le diamant mandarin ou *Taeniopygia guttata*, qui ne peut être détectée par l'homme.



Analyse de données Pour des animaux qui peuvent détecter la lumière proche de l'ultraviolet, où se situerait le pic d'absorption maximale de la lumière pour ce récepteur par rapport aux autres photorécepteurs de la figure 44.19 ? (Conseil : référez-vous à la figure 8.4 pour voir le spectre électromagnétique complet)

l'opsine, selon une réaction dite de blanchiment. En conséquence de cette dissociation, la protéine opsine change de forme, activant ainsi la protéine G associée. La protéine G activée stimule alors sa protéine effectrice, la phosphodiesterase, qui convertit le GMPc en GMP. La perte de GMPc cause la fermeture des canaux à Na^+ dépendant du ligand GMPc et réduit ainsi le courant d'obscurité (figure 44.22). Chaque opsine est associée à plus de 100 protéines G régulatrices, qui, lorsqu'elles sont activées, libèrent des sous-unités qui activent des centaines de molécules de phosphodiesterase. Chaque molécule d'enzyme peut convertir des milliers de molécules de GMPc en GMP, ce qui ferme les canaux à Na^+ à un rythme d'environ 1000 par seconde et inhibe de la sorte le courant d'obscurité.

L'absorption d'un seul photon de lumière peut bloquer l'entrée de plus d'un million d'ions Na^+ , sans changer la perméabilité au K^+ , ce qui hyperpolarise le photorécepteur et atténue la libération du neurotransmetteur inhibiteur. L'inhibition étant levée, les cellules bipolaires

activent les cellules ganglionnaires, qui transmettent les potentiels d'action au cerveau (figure 44.23)

Le traitement du signal se déroule dans le cortex cérébral

Les potentiels d'action qui se propagent le long des axones des cellules ganglionnaires sont relayés par des structures appelées **corps géniculés latéraux** du thalamus et projetés dans le lobe occipital du cortex cérébral (figure 44.23). C'est là que le cerveau interprète cette information comme un signal lumineux dans une région particulière du champ oculaire. La répartition des activités des cellules ganglionnaires dans l'ensemble de la rétine permet l'encodage point par point d'une carte du champ réceptif, donnant à la rétine et au cerveau la possibilité de créer une image des objets présents dans l'espace visuel.

La fréquence des impulsions dans chaque cellule ganglionnaire renseigne quant à l'intensité lumineuse en chaque point, tandis que l'activité relative des cellules ganglionnaires connectées, par les cellules bipolaires, aux trois types de cônes fournit les informations sur les couleurs.

Acuité visuelle

Les relations entre les récepteurs, les cellules bipolaires et les cellules ganglionnaires varient dans différentes parties de la rétine. Dans la fovéa, chaque cône est connecté à une cellule bipolaire, chacune de celles-ci, à leur tour, forme une synapse avec une cellule ganglionnaire. Cette relation point à point explique la forte acuité de la vision fovéale.

En dehors de la fovéa, de nombreux bâtonnets peuvent converger sur une seule cellule bipolaire, et de nombreuses cellules bipolaires peuvent converger sur une seule cellule ganglionnaire. Cette convergence permet la sommation de l'activité neurale, rendant la zone rétinienne non fovéale plus sensible à la lumière faible que ne l'est la fovéa, mais cela est acquis aux dépens de l'acuité de la vision des couleurs. C'est pourquoi des objets peu lumineux, comme des étoiles peu brillantes, sont plus visibles si on ne dirige pas le regard directement sur elles. On a dit que nous utilisons la périphérie de l'œil pour détecter et la fovéa pour inspecter.

Le **daltonisme** est dû à l'absence génétique d'un ou plusieurs types de cônes. Une vision normale des couleurs est dite trichromatique ; elle est dichromatique lorsqu'un type de cône vient à manquer. Par exemple, les daltoniens qui sont dépourvus de cônes rouges distinguent difficilement le rouge du vert. Le daltonisme résultant de l'absence d'un type de cône est un trait récessif lié au sexe (voir chapitre 13), et dès lors il est beaucoup plus fréquent chez les hommes. Le daltonisme rouge-vert peut aussi résulter d'un changement dans la courbe de sensibilité du spectre d'absorption pour un type de cône, ce qui fait que différents types de cônes sont stimulés par la même longueur d'onde électromagnétique ; la personne est ainsi incapable de distinguer entre le rouge et le vert.

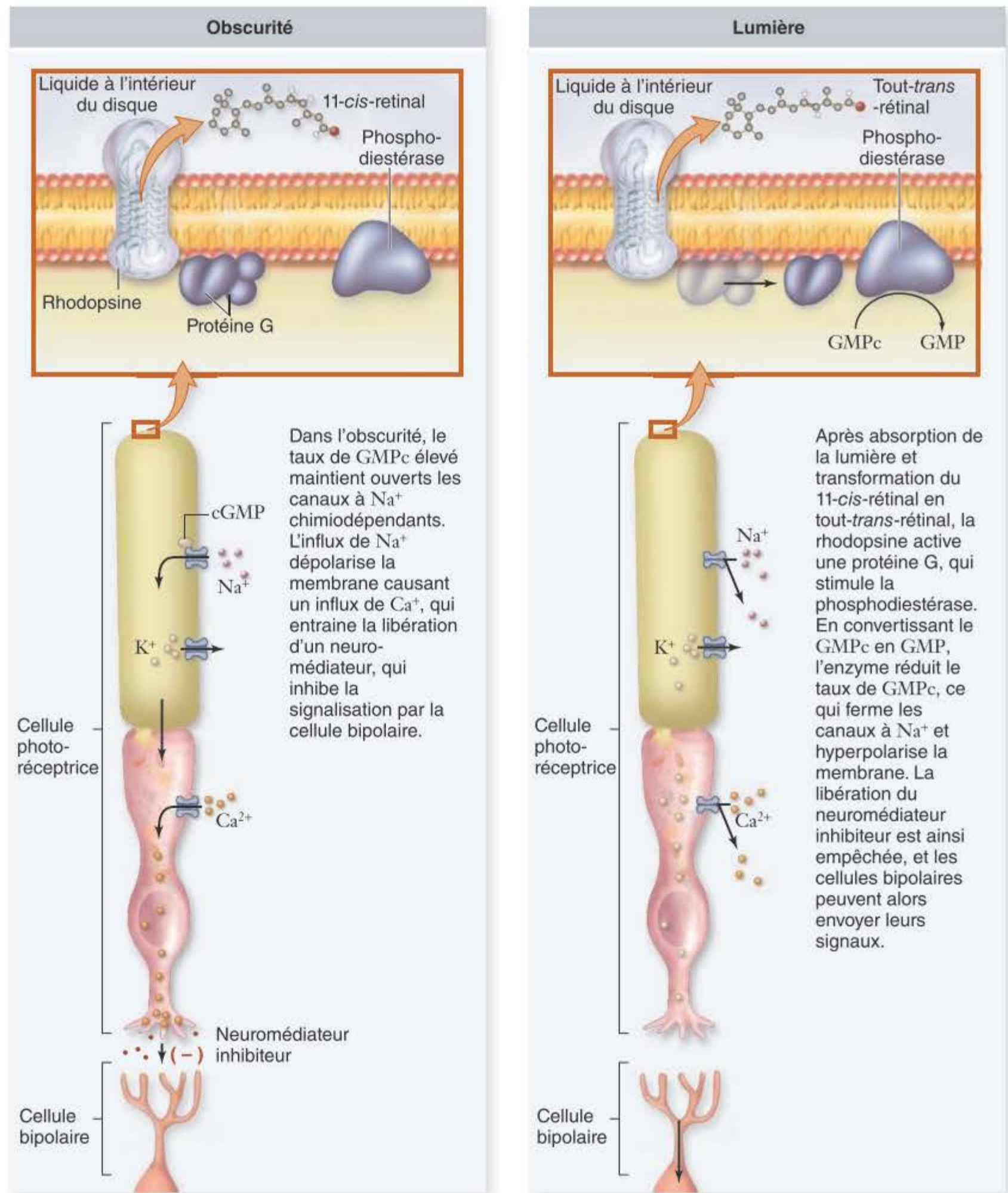
Vision binoculaire

Les primates, y compris les humains, et la plupart des prédateurs sont pourvus de deux yeux, un de chaque côté de la face. Lorsque les deux yeux sont dirigés vers un même objet, l'image que chaque œil reçoit diffère légèrement puisqu'il la voit sous un angle différent. Ce léger déplacement des images (un effet appelé *parallaxe*) permet la **vision binoculaire**, la faculté de percevoir les images en trois dimensions et d'estimer la profondeur. Avoir les yeux braqués vers l'avant permet la

Figure 44.22

Transduction du signal dans l'œil du vertébré.

En absence de lumière, le GMPc garde les canaux Na^+ ouverts, entretenant un influx de Na^+ responsable de la libération d'un neuromédiateur inhibiteur. La lumière est absorbée par le rétinale dans la rhodopsine, ce qui change sa structure et déclenche l'association de la rhodopsine à une protéine G. Celle-ci, activée, stimule une phosphodiesterase, qui convertit le GMPc en GMP. La perte de GMPc ferme les canaux à Na^+ et empêche la libération des neuromédiateurs inhibiteurs, ce qui permet aux cellules bipolaires de stimuler les cellules ganglionnaires.



superposition des deux champs visuels, ce qui est nécessaire pour qu'une vision devienne stéréoscopique.

Par contre, les animaux qui constituent des proies potentielles ont en général les yeux sur les côtés de la tête, ce qui empêche la vision binoculaire, mais élargit le champ visuel. Il semble que la sélection naturelle ait favorisé la détection des prédateurs potentiels plutôt que la perception de la profondeur dans de nombreuses espèces susceptibles d'être des proies. Les yeux des bécasses des bois, par exemple, sont situés sur les côtés exactement opposés de leur crâne, si bien qu'elles bénéficient d'un champ visuel de 360° sans tourner la tête.

La plupart des oiseaux ont des yeux placés latéralement et ont acquis deux fovéas dans chaque rétine. L'une assure une vue frontale perçante, comme le fait la fovéa unique de la rétine des mammifères, et l'autre rend la vision latérale plus nette.

Synthèse 44.5

De nombreux groupes d'invertébrés ont des ocelles qui détectent la lumière sans formation d'images. Les annélides, les mollusques, les arthropodes et les cordés ont acquis indépendamment des yeux capables de former des images. L'œil des vertébrés admet la lumière à travers la pupille, puis la concentre avec une lentille réglable sur la rétine, qui contient des photorécepteurs, les bâtonnets et les cônes. Ceux-ci contiennent le photopigment *cis*-rétinal, qui active indirectement les neurones bipolaires, puis les cellules ganglionnaires. Ces dernières transmettent ensuite les potentiels d'action qui aboutissent dans le lobe occipital du cerveau.

- Un individu souffrant de daltonisme rouge-vert peut-il apprendre à distinguer ces deux couleurs ? Pourquoi ou pourquoi pas ?

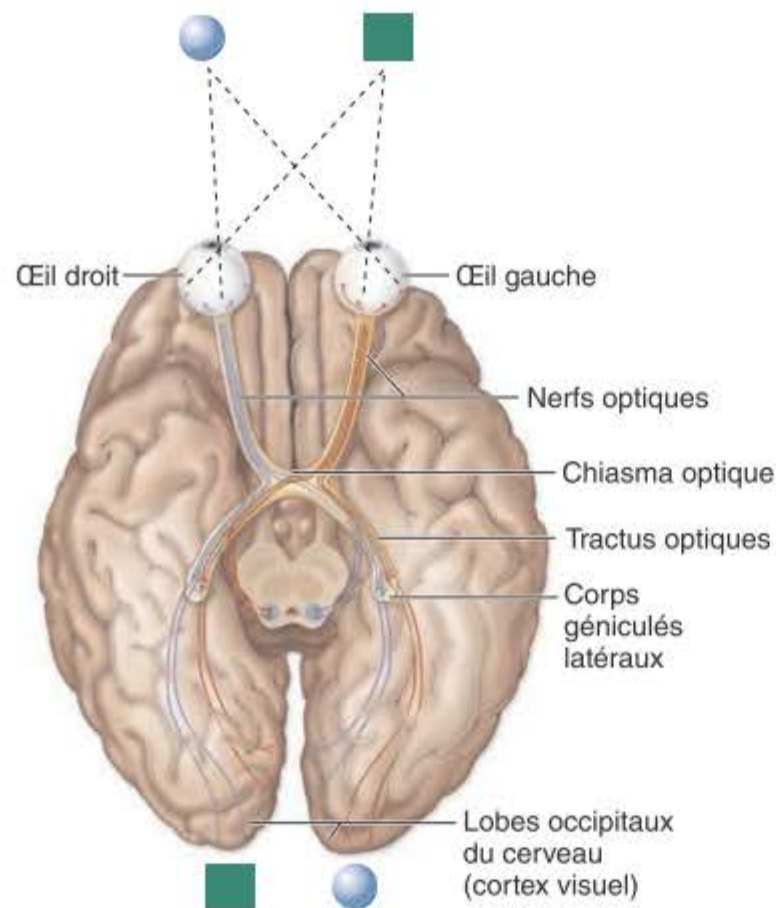


Figure 44.23 La voie des informations visuelles. Les potentiels d'action dans les nerfs optiques sont relayés de la rétine vers les corps géniculés latéraux et de là vers le cortex visuel des lobes occipitaux. Notez que les fibres du milieu des nerfs optiques, c'est-à-dire celles qui proviennent de la partie interne de la rétine, passent de l'autre côté au chiasma optique, de telle manière que chaque hémisphère cérébral reçoive les impulsions provenant des deux yeux.

44.6 La diversité des expériences sensorielles

Objectifs

1. Énumérer les sens spéciaux particuliers.
2. Expliquer comment fonctionnent les ampoules de Lorenzini.

La vision est le sens principal utilisé par tous les vertébrés qui vivent dans un milieu lumineux, mais la lumière visible n'est nullement la seule fraction du spectre électromagnétique qui sert aux vertébrés pour percevoir leur environnement.

Certains serpents ont des récepteurs capables de percevoir des rayons infrarouges

Les rayons électromagnétiques de longueurs d'ondes supérieures à celles de la lumière visible sont énergétiquement trop faibles pour être détectés par des photorécepteurs. Les rayons correspondant à cette zone infrarouge du spectre constituent ce que l'on considère comme la chaleur irradiée.

La chaleur est un stimulus environnemental extrêmement faible dans l'eau puisque la capacité thermique de l'eau est élevée et absorbe facilement la chaleur. L'air, par contre, a une faible capacité thermique, si bien que la chaleur dans l'air est un stimulus potentiellement utile. Parmi les vertébrés que l'on sait être capables de percevoir les rayons infrarouges, on trouve plusieurs types de serpents.

Un type, les crotalidés, est pourvu d'une paire de **fossettes thermosensibles** situées de chaque côté de la tête entre l'œil et la narine (figure 44.24). Chaque organe est composé de deux chambres séparées par une membrane. Les rayons infrarouges atteignent la membrane et l'échauffent, ce qui stimule les thermorécepteurs de la membrane. La nature des récepteurs de l'organe thermosensible n'est pas connue ; ils consistent probablement en neurones thermosensibles innervant les deux chambres.

Les deux organes paraissent fournir des informations stéréoscopiques, comme le fait la vision binoculaire. En fait, les nerfs provenant des organes thermosensibles sont connectés au tectum optique, la structure cérébrale qui contrôle la vision ; des recherches récentes suggèrent que les informations transmises par les yeux et les fossettes thermosensibles se recouvrent, ce qui permet aux serpents de combiner les données visuelles et thermiques. En fait, les fossettes thermosensibles fonctionnent à la manière d'un appareil photographique à sténopé et, dans une certaine mesure, elles peuvent focaliser une image thermique !

Ces extérocepteurs sont donc extraordinairement sensibles. Les crotales, les yeux bandés, peuvent attaquer avec autant de précision que s'ils pouvaient voir. Les serpents privés de la vue mais aussi de l'odorat peuvent attaquer une cible qui se détache de l'environnement par un dégagement de chaleur de seulement $0,2^\circ$. L'avantage est évident lorsque l'on sait que de nombreux crotalidés chassent des proies endothermes durant la nuit.

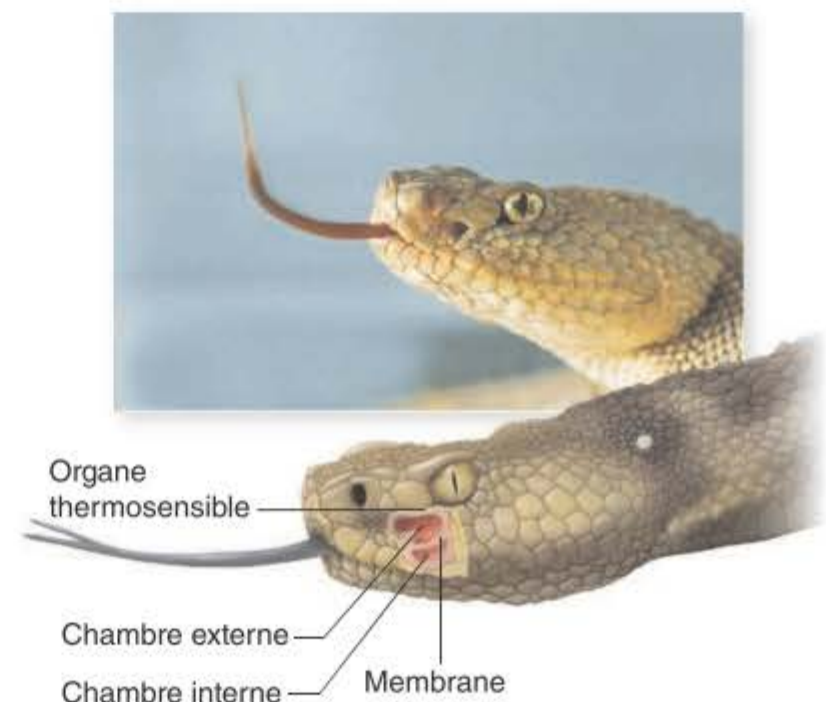


Figure 44.24 «Voir» la chaleur. La fossette entre la narine et l'œil de ce crotale s'ouvre dans l'organe thermosensible, qui est composé de deux chambres séparées par une membrane comme on le voit dans la partie du schéma où une coupe a été pratiquée. Les serpents faisant partie des crotalidés ont cette aptitude de percevoir les rayons infrarouges (chaleur).

Certains vertébrés peuvent détecter des courants électriques

Alors que l'air ne conduit pas facilement un courant électrique, l'eau est un bon conducteur. Tous les animaux aquatiques génèrent des courants électriques à partir de leurs contractions musculaires. Plusieurs groupes différents de poissons peuvent détecter ces courants électriques. Les poissons électriques sont même capables de produire des décharges électriques au moyen d'organes électriques spécialisés. Ils utilisent ces faibles décharges pour localiser leurs proies et pour s'accoupler ; ils peuvent construire une image tridimensionnelle de leur environnement même dans l'eau boueuse.

Les élasmobranches (requins, raies) sont pourvus d'électrorécepteurs appelés **ampoules de Lorenzini**. Les cellules réceptrices sont situées dans des sacs qui communiquent, par des canaux remplis de gelée, avec des pores à la surface du corps. La gelée étant un excellent conducteur, une charge négative arrivant dans l'ouverture du canal peut dépolariser le récepteur situé à la base, ce qui déclenche la libération d'un neuromédiateur et une activité accrue des neurones sensoriels. Ceci permet aux requins, par exemple, de détecter les champs électriques générés par les contractions musculaires de leurs proies. Bien que les ampoules de Lorenzini aient été perdues au cours de l'évolution des poissons téléostéens (la plupart des poissons osseux), l'électroréception est réapparue dans certains groupes de poissons téléostéens qui utilisent des structures sensorielles analogues aux ampoules de Lorenzini. Les électrorécepteurs ont évolué une fois de plus, et de manière indépendante, chez l'ornithorynque, un mammifère ovipare. Les récepteurs dans son bec peuvent détecter les courants électriques créés par la contraction musculaire des crevettes et des poissons, ce qui permet la détection de ces proies la nuit et dans l'eau boueuse.

Certains organismes détectent des champs magnétiques

Les anguilles, les abeilles et de nombreux oiseaux paraissent utiliser le champ magnétique terrestre comme guide de leurs déplacements. Même certaines bactéries se servent de telles forces pour s'orienter.

Des oiseaux gardés dans des cages couvertes et donc sans repères visuels pour les guider, vont becqueter et chercher à partir dans la direction où ils voleraient normalement en période migratoire. Mais, ils ne le font pas si la cage est isolée des champs magnétiques par de l'acier. Si maintenant, un aimant artificiel fait tourner le champ magnétique de 120° dans le sens des aiguilles d'une montre, l'oiseau qui prendrait normalement la direction du nord va prendre l'orientation est, sud-est. On a émis de nombreuses hypothèses quant à la nature des récepteurs magnétiques chez ces vertébrés, mais on comprend encore mal ce mécanisme.

Synthèse 44.6

Les crotalidés peuvent détecter les rayons infrarouges (chaleur). De nombreux vertébrés aquatiques peuvent localiser une proie et percevoir les contours de leur environnement au moyen d'électrorécepteurs. Les ampoules de Lorenzini, des électrorécepteurs dont sont pourvus les requins et des poissons apparentés, contiennent une gelée très conductrice qui stimule des neurones sensoriels. Des récepteurs magnétiques aident les oiseaux dans leur migration.

- *Un organe sensible à la chaleur serait-il utile pour prendre en chasse une proie ectotherme ?*

Résumé

44.1 Vue d'ensemble des récepteurs sensoriels

Les récepteurs sensoriels détectent des stimulus externes et internes.

Des extérocepteurs perçoivent des stimulus de l'environnement extérieur, tandis que les intérocepteurs perçoivent des stimulus de l'environnement intérieur.

Les récepteurs peuvent être groupés en trois catégories.

Les récepteurs diffèrent selon le type de stimulus environnemental auquel ils répondent : les mécanorécepteurs, les chimiorécepteurs et les récepteurs détecteurs d'énergie.

Les informations sensorielles sont transférées par un processus en quatre phases.

Une fois détectée, l'information sensorielle est transmise en quatre étapes : la stimulation, la transduction, la transmission et l'interprétation.

La transduction sensorielle implique des canaux ioniques.

La transduction sensorielle produit un potentiel récepteur gradué. Un seul potentiel ou une somme de potentiels peuvent dépasser le seuil de production d'un potentiel d'action (figure 44.2). Une relation logarithmique existe entre l'intensité du stimulus et la fréquence des potentiels d'action.

44.2 Mécanorécepteurs : toucher et sensation de pression

Les récepteurs de la douleur alertent l'organisme d'une lésion effective ou potentielle.

Les nocicepteurs sont des terminaisons nerveuses libres situés dans la peau qui répondent à des stimulus néfastes, perçus comme une douleur. Les températures extrêmes peuvent affecter des canaux ioniques TRP (*transient receptor potential*) et causer une dépolarisation par l'influx de Na⁺ et de Ca²⁺.

Des thermorécepteurs détectent des changements dans l'énergie thermique.

Les thermorécepteurs sont des terminaisons dendritiques nues de neurones sensoriels qui contiennent également des canaux ioniques TRP et qui répondent au froid ou à la chaleur.

Différents récepteurs servent au toucher et sont sensibles à l'intensité du contact.

Divers récepteurs cutanés réagissent à la déformation mécanique de la membrane, ce qui transmet la sensation tactile (figure 44.3).

La longueur et la tension musculaires sont contrôlées par des propriocepteurs.

Les propriocepteurs fournissent des informations sur la position relative ou les mouvements des parties du corps et le degré de l'étirement musculaire.

Les barorécepteurs sont sensibles à la pression sanguine.

44.3 Audition, vibrations et détection de la position du corps.

L'audition, la détection des ondes sonores ou de pression, fonctionne mieux dans l'eau et fournit des informations directionnelles.

Le système de la ligne latérale des poissons détecte des vibrations de basse fréquence (figure 44.5).

La structure de l'oreille est spécialisée dans la détection des vibrations.

L'oreille externe des vertébrés terrestres transmet le son au tympan (membrane tympanique) (voir figure 44.6). Les vibrations sont transférées par les osselets à la fenêtre ovale et dans la cochlée, où la transduction par l'organe de Corti a lieu.

La transduction s'effectue dans la cochlée.

La membrane basilaire de la cochlée est constituée de fibres qui répondent à différentes fréquences sonores (figure 44.8).

Certains vertébrés sont capables de se diriger par le son.

L'écholocation permet aux chauves-souris, aux baleines et à d'autres espèces de naviguer en s'orientant par le son.

Des systèmes associés à l'audition détectent la position et les mouvements corporels.

La position du corps est détectée par les statocystes, des cellules ciliées dont les cils s'enfoncent dans une matrice gélatineuse contenant des statolithes (figure 44.9). Les mouvements du corps sont détectés par des cellules ciliées situées dans le saccule et l'utricule (figure 44.10).

44.4 Chimiorécepteurs : goût, odorat et pH

Le goût détecte et analyse ce qui pourrait servir de nourriture.

Les papilles gustatives sont des groupes de cellules épithéliales chimiosensibles situées sur les papilles (figure 44.11). Les goûts sont décomposés en cinq catégories : le sucré, l'acide, le salé, l'amer et l'umami.

L'odorat peut identifier un vaste nombre de molécules complexes.

L'odorat, ou olfaction, implique des chimiorécepteurs situés dans la partie supérieure des voies nasales (figure 44.13). Leurs axones communiquent directement avec le cortex cérébral.

Des chimiorécepteurs internes sont sensibles au pH et à d'autres caractéristiques

Des chimiorécepteurs internes aortiques détectent des changements du pH sanguin, et des chimiorécepteurs centraux dans le bulbe rachidien sont sensibles au pH du liquide céphalorachidien.

44.5 Vision

La vision perçoit à distance la lumière et les changements lumineux.

Quatre phylums, les annélides, les mollusques, les arthropodes et les cordés, ont acquis indépendamment au cours de l'évolution des yeux capables de former des images (figure 44.15).

Dans l'œil des vertébrés, la lumière pénètre à travers la pupille, avec une intensité contrôlée par l'iris. Le cristallin, contrôlé par le muscle ciliaire, focalise la lumière sur la rétine (figure 44.16).

Les photorécepteurs des vertébrés sont les bâtonnets et les cônes.

Les bâtonnets détectent le noir et le blanc ; les cônes sont nécessaires pour l'acuité visuelle et la vision des couleurs (figure 44.18).

Dans la rétine, les photorécepteurs établissent des synapses avec les cellules bipolaires, qui à leur tour communiquent avec les cellules ganglionnaires, qui envoient des potentiels d'action au cerveau (voir figure 44.20).

Le traitement du signal se déroule dans le cortex cérébral (figure 44.23).

Dans la fovéa, une région de la rétine responsable d'une forte acuité, chaque cône est connecté à une seule cellule bipolaire/cellule ganglionnaire, contrairement aux connexions cellulaires dans les zones situées en dehors de la fovéa.

Les primates et la plupart des prédateurs ont une vision binoculaire ; les images de chaque œil se chevauchent pour former une image en trois dimensions.

44.6 La diversité des expériences sensorielles

Certains serpents ont des récepteurs capables de percevoir des rayons infrarouges.

L'organe thermosensible des crotalidés détecte la chaleur.

Certains vertébrés peuvent détecter des courants électriques.

Des électrorécepteurs chez les élasmobranches et chez les ornithorynques à bec de canard peuvent détecter des courants électriques.

Certains organismes détectent des champs magnétiques.

De nombreux organismes semblent naviguer le long des lignes de champs magnétiques, mais les mécanismes restent mal compris.

COMPRÉHENSION

- Lequel de ces changements n'est pas un moyen par lequel les récepteurs sensoriels reçoivent des informations sur l'environnement interne ou externe ?
 - Des changements de pression
 - Des changements de lumière ou de chaleur
 - Des changements de concentration moléculaire
 - Tous ces éléments sont utilisés par les récepteurs sensoriels.
- Lequel des énoncés suivants énumère correctement les étapes de la perception ?
 - Interprétation, stimulation, transduction, transmission
 - Stimulation, transduction, transmission, interprétation
 - Interprétation, transduction, stimulation, transmission
 - Transduction, interprétation, stimulation, transmission
- Tous les récepteurs sensoriels sont en mesure de lancer des impulsions nerveuses en ouvrant ou fermant
 - des canaux ioniques volaiques.
 - des extérocepteurs.
 - des intérocepteurs.
 - des canaux ioniques dépendant du stimulus.
- Dans le conte de fées, la Belle au bois dormant tombe endormie après s'être piqué le doigt. Quel type de récepteur répond à ce genre de stimulus douloureux ?
 - Mécanorécepteur
 - Nocicepteur
 - Thermorécepteur
 - Récepteur tactile
- L'oreille détecte un son par le mouvement de
 - la membrane basilaire.
 - la membrane tectoriale.
 - la trompe d'Eustache.
 - le liquide dans les canaux semi-circulaires.
- Les cellules ciliées de l'appareil vestibulaire des vertébrés terrestres
 - mesurent les changements de température à l'intérieur du corps.
 - perçoivent des sons faiblement audibles.
 - informent sur l'accélération et l'équilibre.
 - mesurent les changements de pression artérielle.
- _____ est le photopigment présent dans les bâtonnets et les cônes de l'œil.

a. Carotène	c. Photochrome
b. <i>Cis</i> -rétinal	d. Chlorophylle
- Lequel des énoncés suivants n'est pas un moyen utilisé par les vertébrés pour recueillir des informations sur leur environnement ?
 - Le rayonnement infrarouge
 - Les champs magnétiques
 - Des courants électriques
 - Toutes ces moyens sont utilisés pour la réception sensorielle.
- Le lobe du cerveau qui reconnaît et interprète l'information visuelle est le

a. lobe occipital.	c. lobe pariétal.
b. lobe frontal.	d. lobe temporal.

APPLICATION

- Qu'est-ce que les systèmes sensoriels des annélides, des mollusques, des arthropodes et des cordés ont en commun ?
 - Tous utilisent les mêmes stimulus gustatifs.
 - Tous utilisent des neurones pour détecter les vibrations.
 - Tous ont des yeux qui forment des images et qui ont évolué indépendamment.
 - Tous utilisent des chimiorécepteurs cutanés pour détecter les aliments.
- Des animaux peuvent percevoir la direction d'un signal visuel plus facilement que celle d'un signal auditif car
 - la lumière se déplace en ligne droite.
 - le vent produit trop de bruit de fond.
 - le son se propage plus rapidement sous l'eau.
 - les yeux sont plus sensibles que les oreilles.
- La différence dans la structure des yeux des vertébrés et des mollusques
 - résulte du fait que les mollusques vivent dans l'eau, ce qui cause une inversion des images.
 - indique que les vertébrés ont une meilleure vision que les mollusques.
 - révèle un inconvénient de la structure oculaire des vertébrés.
 - rend la vision des couleurs plus efficace chez les vertébrés.
- La capacité de certains insectes, oiseaux et lézards de voir la lumière ultraviolette est
 - le résultat d'un régime alimentaire commun entre ces espèces.
 - un exemple d'évolution convergente de la sensibilité des cônes oculaires.
 - l'état ancestral hérité des vers plats.
 - une adaptation de l'activité nocturne.

RÉVISION

- Une chute trop prononcée du pH du sang cause un syndrome potentiellement mortel, l'acidose. Parmi les diverses réactions à cet état, l'organisme change le rythme de la respiration. Comment perçoit-il ce changement ? Comment le rythme respiratoire change-t-il ? Comment cela augmente-t-il le pH ?
- L'œil des vertébrés fonctionne de manière inhabituelle par rapport à d'autres processus de l'organisme humain. Par exemple, l'information sensorielle suit une direction opposée à celle suivie par la lumière à travers la rétine. Expliquez la séquence des événements impliqués dans la propagation de la lumière et de l'information à travers les structures oculaires. Expliquez pourquoi ces déplacements se font dans des directions opposées. Comparez cette séquence d'événements au fonctionnement de l'œil des mollusques.
- Comment les organes otolithiques d'un astronaute réagissent-ils à l'absence de gravité ? L'astronaute a-t-il encore une impression subjective de mouvement ? Les canaux semi-circulaires détectent-ils une accélération angulaire aussi bien qu'en apesanteur ?