

## Chapitre 1

# Une approche générale de la sensibilité

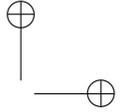
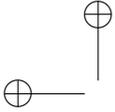
LA SENSIBILITÉ est la capacité d'un être vivant d'être « informé » des paramètres physico-chimiques de son milieu extérieur ou intérieur. Cette « information » lui permet diverses réactions telles qu'un mouvement ou une perception. Les premières analyses de ce problème ont donné la liste bien connue des cinq sens : la vue, le toucher, le goût, l'olfaction et l'audition.

Cette capacité des êtres vivants à « sentir » le monde physique qui les entoure ou à se « sentir » eux-mêmes constitue le thème de cet ouvrage. D'un point de vue strictement biologique, l'étude de la sensibilité regroupe les recherches concernant la *phylogenèse* (l'évolution), l'*ontogenèse* (le développement) et la *physiologie* des structures anatomiques (les *systèmes sensoriels*) qui donnent à un organisme cette capacité. On sait, depuis *Alcméon* de l'école médicale de Crotoné<sup>1</sup> (v<sup>e</sup> siècle av. J.-C.), que le cerveau, ou plus généralement le *système nerveux* est le support principal de la sensibilité. Même si nous aurons comme souci principal de décrire cette capacité chez l'homme, la première section de ce chapitre traite de l'évolution du système nerveux de façon à replacer la sensibilité dans le cadre de son rôle biologique : la relation entre un organisme *vivant* et le monde physico-chimique qui l'environne.

### 1.1 Approche phylogénétique de la sensibilité

La sensibilité est une fonction que l'on retrouve uniformément dans le règne animal, depuis les *unicellulaires* ou *protozoaires* jusqu'aux organismes *pluricellulaires* ou *métazoaires*. Elle fournit des phénomènes aussi variés que

<sup>1</sup>Alcméon de Crotoné a été considéré jusque dans les années 1930 comme le premier auteur à avoir parlé du cerveau ; la traduction du *papyrus médical d'Edwin Smith* par James Breasted (1865-1935) a démontré qu'il avait été devancé par les auteurs de ce papyrus dont le premier vivait aux alentours de 2500 av. J.-C. [32].



les *tropismes* des bactéries ou la *perception* d’une symphonie chez l’homme. L’inspection de diverses formes de sensibilité permettra de souligner sa fonction et de voir sa complexification au cours de l’évolution. L’exemple des modifications du déplacement de la bactérie *Escherichia Coli*<sup>2</sup> sous l’effet d’une substance chimique illustrera le point de départ évolutif du rôle biologique de la sensibilité<sup>3</sup>.

### 1.1.1 Sensibilité et tropisme chez *Escherichia Coli*

*E. Coli* est équipée de plusieurs flagelles. Quand ils tournent tous dans le sens inverse des aiguilles d’une montre, ils se plaquent le long de la bactérie et elle nage alors doucement vers l’avant. Dans le cas où ils tournent dans l’autre sens, à cause de leur forme hélicoïdale, ils s’écartent de la bactérie et provoquent ainsi un déplacement désordonné. Quand on observe la nage d’*E. Coli* sous le microscope, on note que son comportement consiste en des séries de déplacements continus de plusieurs secondes interrompues par de courts épisodes (de l’ordre d’un dixième de seconde) de déplacements désordonnés. À la fin de l’épisode désordonné, la cellule reprend son déplacement continu mais dans une direction aléatoire.

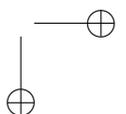
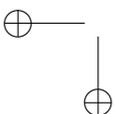
Si *E. Coli* est placée dans un milieu présentant un gradient de substance chimique attractive, on remarque que lorsque la nage a lieu dans la direction de la source le nombre d’épisodes de déplacements désordonnés diminue par rapport aux moments où la nage a lieu dans une autre direction. Ce changement de comportement a pour conséquence que le résultat des déplacements de la bactérie a lieu dans le sens du gradient de concentration et en direction de la source de la substance attractive (figure 1.1).

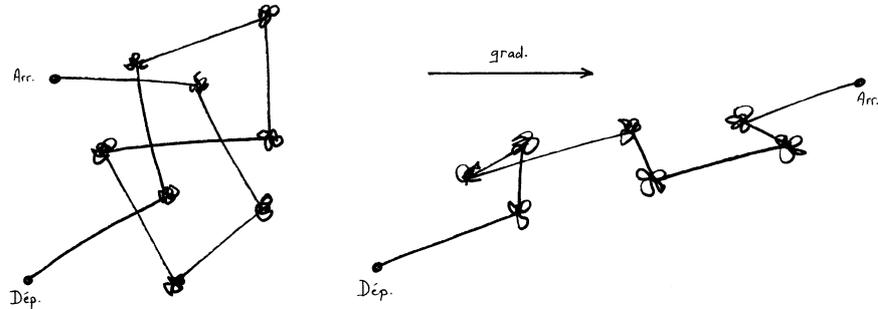
Ce phénomène d’attraction par une substance chimique (appelé *chimio-tropisme*) met en évidence l’effet de la sensibilité sur le comportement de la bactérie. Une des fonctions importantes de la sensibilité est donc de permettre l’*organisation du comportement* de l’organisme. Dans le cas d’*E. Coli*, le comportement ne nécessite que la coordination du fonctionnement d’une seule cellule. Au cours de l’évolution, les cellules en s’associant et se spécialisant ont formé des organismes pluricellulaires. Ainsi, dans le cas des métazoaires, les relations entre sensibilité et organisation du comportement se sont complexifiées par développement du *système nerveux* reliant les structures de la sensibilité à celle de la motricité. La description de l’évolution du système nerveux doit donc permettre de dégager quelques enseignements concernant la fonction sensorielle.

---

<sup>2</sup>*Escherichia Coli* est une bactérie habituelle de la flore intestinale des Mammifères. Le nombre de cellules d’*E. Coli* contenues dans le tube digestif humain est supérieur au nombre total des cellules de notre corps [64].

<sup>3</sup>On trouvera dans [9] un point de vue plus général sur l’esprit humain centré sur l’évolution des Primates.





**Figure 1.1** Déplacements d'*E. Coli*. À gauche : sans gradient chimique. À droite : en présence d'un gradient chimique, les déplacements dans la direction du gradient sont plus longs que dans les autres directions ; dép. : départ, arr. : arrivée, grad. : gradient (d'après [102]).

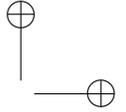
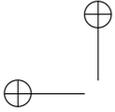
### 1.1.2 Évolution du système nerveux

Selon la proposition euristique de George Howard Parker (1864-1955) [77], l'évolution du système nerveux peut être caractérisée par un certain nombre d'étapes dont les principales sont illustrées sur la figure 1.2.

1. Un premier stade peut être représenté par la structure des organismes *unicellulaires* et celle des éponges (figure 1.2). Dans ce cas, les cellules sensibles sont aussi les éléments effecteurs ou moteurs : on parle ainsi d'*effecteurs indépendants*. La réponse comportementale de l'organisme est alors liée à des modifications directes de ces cellules qui, par exemple, se contractent sous l'effet de stimuli chimiques ou mécaniques<sup>4</sup>. La réponse de ces effecteurs indépendants est généralement lente et durable.
2. Dans un second temps, des *neurones sensoriels* se différencient à partir de cellules de l'ectoderme de l'animal ; c'est par exemple le cas dans le système nerveux diffus des Cnidaires (hydres, anémones de mer, méduses et coraux ; cf. figure 1.2). Ces neurones sont alors en contact avec le milieu extérieur. Ils ont une forme *bipolaire* orientable d'un pôle sensible (de « réception »), une *dendrite*, vers un pôle de transmission, un *axone*. Dans le cas le plus simple, l'axone se termine sur un ensemble de cellules effectrices contractiles.

Ces neurones sensoriels apportent un ensemble de fonctions absentes chez les organismes ne possédant que des effecteurs indépendants :

<sup>4</sup>On peut retrouver de telles cellules jusque chez les Vertébrés. C'est le cas des cellules de l'iris de l'œil qui réagissent directement à la lumière chez les Poissons [7].



- Les neurones sensoriels sont *spécialisés* dans la détection des stimuli ; ils sont donc *plus sensibles* aux stimulations et fournissent des réponses *plus rapides*.
  - Contrairement aux effecteurs indépendants, les neurones sensoriels possèdent un axone qui leur permet de *transmettre* leur réponse rapidement *vers des zones éloignées* de l’organisme.
  - Enfin, l’arborisation terminale de l’axone peut innerver plusieurs cellules contractiles, favorisant ainsi une *divergence* et une *amplification* de l’effet du stimulus.
3. Le principe général des étapes évolutives suivantes est l’introduction de neurones intermédiaires entre les neurones sensoriels et les structures effectrices. Dans un premier temps, apparaissent des *neurones moteurs* qui se situent directement en contact avec les effecteurs, puis apparaissent des *interneurones* qui eux viennent se situer entre les neurones sensoriels et les neurones moteurs.

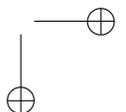
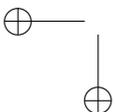
Dans le cas d’un circuit simple constitué uniquement de neurones sensoriels et de neurones moteurs (figure 1.2), l’*amplification* apparue avec les neurones sensoriels est augmentée grâce à l’architecture du réseau :

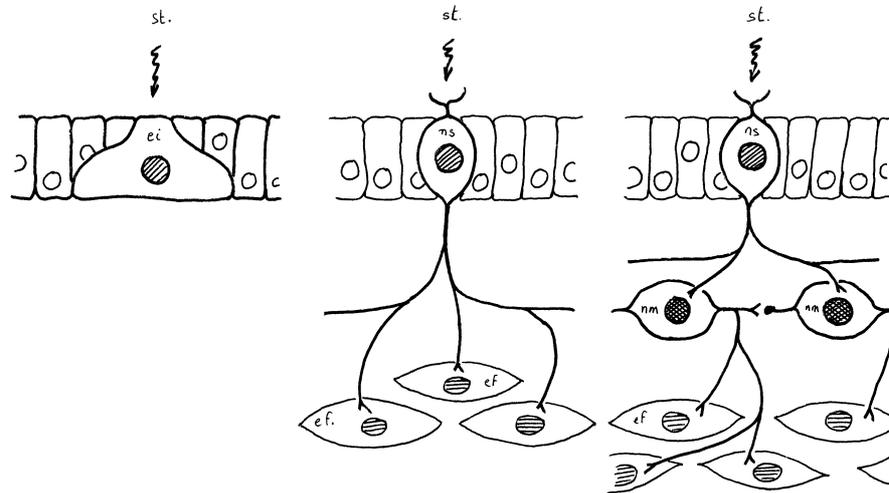
- les neurones moteurs, reçoivent des influences *convergentes* de plusieurs neurones sensoriels et
- les neurones moteurs, connectés entre eux, transmettent l’effet du stimulus de façon *divergente* sur les effecteurs favorisant ainsi une augmentation de la réponse comportementale.

L’apparition des *interneurones* est concomitante d’une structuration du système nerveux : l’organisation diffuse des organismes précédents disparaît pour laisser la place à un système nerveux différencié et organisé. Les vers plats (*Plathelminthes*) sont les premiers organismes à posséder des interneurones ; l’organisation de leur système nerveux (figure 1.3) permet d’illustrer deux phénomènes importants présidant à l’organisation du système nerveux de tous les organismes plus évolués :

- Les corps cellulaires des neurones des vers plats sont rassemblés en agrégats appelés *ganglions* connectés entre eux par des faisceaux d’axones appelés *cordons nerveux*. Ce regroupement des corps cellulaires est un premier phénomène important qui se poursuivra chez les organismes plus évolués ; on appelle ce phénomène la *centralisation*. Elle permet une transmission des influx nerveux plus rapide et plus efficace.
- Le ganglion le plus important de la chaîne nerveuse, le *ganglion céphalique*, se trouve à la terminaison rostrale<sup>5</sup> de l’animal et constitue ainsi une version *primitive* du *cerveau*. Ce ganglion reçoit les axones de neurones sensoriels spécialisés qui sont eux aussi plus nombreux vers l’extrémité rostrale de l’animal. Cette hétérogénéité d’équi-

<sup>5</sup>Terme générique signifiant vers le « rostre » (du *rostrum* : bec...) de l’animal ; par opposition à *caudal* signifiant vers la queue de l’animal.





**Figure 1.2** Évolution des structures sensori-motrices chez les Invertébrés. De gauche à droite : effecteurs indépendants (ei), apparition des neurones sensoriels (ns) et apparition des neurones moteurs (nm) ; st. : stimulus, ef. : effecteur (d'après [105]).

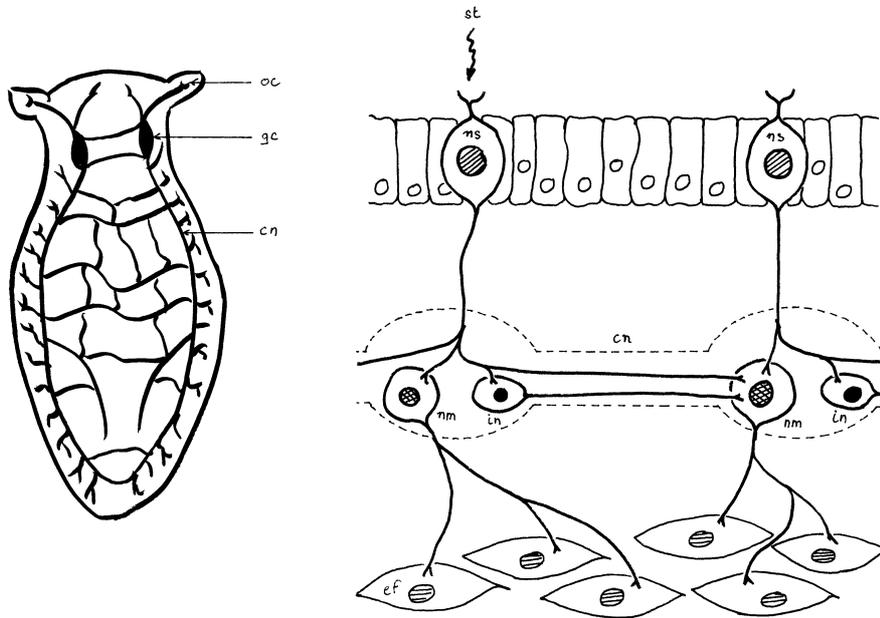
pement nerveux constitue la *céphalisation*. C'est le deuxième phénomène fondamental de l'évolution du système nerveux.

Parallèlement à la spécialisation du système nerveux, les cellules sensorielles ont aussi vu leurs rôles se spécifier.

### 1.1.3 Spécialisation des cellules sensorielles

La spécialisation progressive des cellules sensorielles peut être interprétée selon l'hypothèse avancée en 1874 par Wilhelm Wundt (1832-1920) [114]. À un stade primitif, les cellules sensorielles du tégument de l'animal sont sensibles à tous les stimuli (chez les Éponges et les Cnidaires par exemple). La différenciation progressive des cellules sensorielles se serait donc effectuée à partir d'une *sensibilité cutanée commune*. Dans un deuxième temps, des formations spéciales se sont différenciées : des structures sensibles à la lumière (ébauche du système visuel), des structures sensibles aux vibrations et à la pesanteur (ébauche du système auditif et vestibulaire) et des éléments sensibles aux agents chimiques (ébauche des systèmes olfactifs et gustatifs). Enfin, lors d'un troisième stade, la différenciation et la spécialisation se prolongent pour donner les diverses sensibilités telles qu'on les connaît chez les Vertébrés.

Ce point de vue est utile pour différencier des sensibilités dites *générales* si les cellules sensibles sont largement distribuées à la surface du corps ou dans l'organisme et des sensibilités dites *spéciales* si, au contraire, les cellules sen-



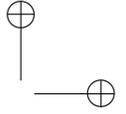
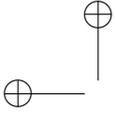
**Figure 1.3** Système nerveux d'un vers plat. À gauche : schéma d'ensemble ; oc. : ocelle, gc : ganglion céphalique, cn : cordon nerveux (d'après [6]). À droite : organisation des réseaux neuronaux autour du cordon nerveux ; st. : stimulus, ns : neurone sensoriel, nm : neurone moteur, in : interneurone, ef. : effecteur (d'après [105]).

sibles sont regroupées dans des territoires limités (généralement céphaliques) pour former des organes spécifiques. Par ailleurs, selon l'emplacement des cellules sensibles, on pourra définir la sensibilité *viscérale* quand elles se trouvent au niveau des viscères et la sensibilité *somatique* quand elles sont placées au niveau du reste du corps.

Dans ce livre, nous nous intéresserons principalement aux processus sensoriels des Vertébrés et en particulier de l'homme. Les phénomènes de *spécialisation*, de *centralisation* et de *céphalisation* auront ainsi pris toute leur importance grâce au développement d'ensembles de *cellules sensorielles spécifiques*, à la différenciation du *système nerveux central* et du *système nerveux périphérique* et, enfin, au développement de l'*encéphale*.

#### 1.1.4 Conclusion

L'examen des étapes de l'évolution du système nerveux démontre que le fonctionnement des systèmes sensoriels est intimement lié à une réaction de l'organisme. L'exemple du chimiotropisme chez *E. Coli* a montré que la sen-



sibilité intervient dans l’organisation du comportement. La différenciation de composantes somatique et viscérale a montré qu’en plus de l’organisation de la relation de l’organisme à son environnement, les systèmes sensoriels interviennent dans la régulation du fonctionnement physiologique de l’organisme.

Nous pouvons conclure que « du point de vue de la biologie, la fonction cognitive de la sensorialité (sic) n’est qu’un cas particulier de ses fonctions régulatrices générales. » [114, p. 479]. Ainsi, l’existence des systèmes sensoriels est une condition nécessaire à la réalisation des différents comportements : c’est le fondement à la fois de la relation entre l’organisme et son environnement et de la régulation de ses fonctions physiologiques.

Au cours de l’évolution, la *centralisation* s’est réalisée en intégrant un nombre croissant de structures neuronales entre les cellules sensorielles et les effecteurs (musculaires, glandulaires, etc.). La complexification du système nerveux a ainsi eu pour conséquence de rendre moins évidentes les relations entre la sphère sensorielle et la sphère motrice pourtant flagrantes chez les organismes les moins évolués. De ce fait, le système nerveux a pu être envisagé comme un système d’entrées-sorties plus comparable à une machine qu’à un système biologique support des interactions *sensori-motrices* de l’organisme. Le point de vue que nous adopterons tentera au contraire de redonner un certain poids à ces interactions en s’appuyant principalement sur la description des *systèmes sensoriels* des Vertébrés.

## 1.2 La sensibilité des Vertébrés

En physiologie, un *système* est un ensemble de tissus qui participent à la même fonction. Un *système sensoriel* sera donc l’ensemble des structures impliquées dans la sensibilité. Une définition générale d’un système sensoriel, bien qu’inexacte dans les détails, pourrait être :

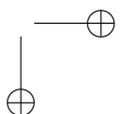
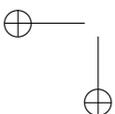
Un système sensoriel est un système neuronal dont l’activité se modifie avec les variations d’événements physiques ou chimiques, ayant lieu à l’extérieur du système nerveux et auxquels il est spécifiquement sensible.

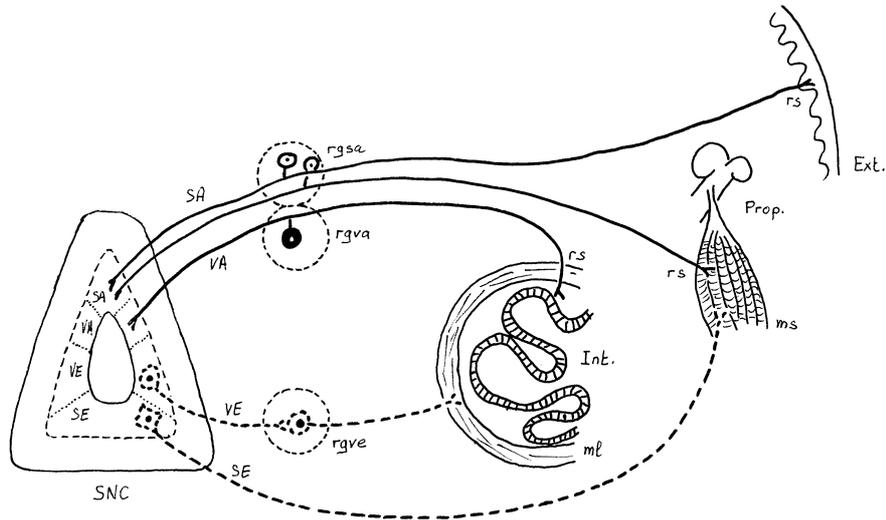
Cette définition sera détaillée après avoir replacé les structures sensorielles au sein du système nerveux.

### 1.2.1 Les composantes fonctionnelles du système nerveux

Le système nerveux des Vertébrés comprend plusieurs composantes fonctionnelles (figure 1.4) :

- selon l’orientation des structures nerveuses, on distingue :
  1. les structures *sensorielles* ou *afférentes* (on dit aussi ascendantes) qui sont dirigées depuis les zones périphériques du système nerveux vers le système nerveux central



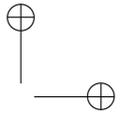
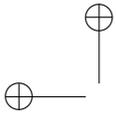


**Figure 1.4** Composantes fonctionnelles du système nerveux des Vertébrés. Le système nerveux périphérique des Vertébrés se décompose en quatre composantes, deux afférentes : la composante viscéro-afférente (VA, va) et la composante somato-afférente (SA, sa) et deux efférentes : la composante viscéro-efférente (VE, ve) et la composante somato-efférente (SE, se); rg : relais ganglionnaire, ts : terminaison sensorielle, ms : musculure striée, ml : musculure lisse, Int. : intéroception, Prop. : proprioception, Ext. : extéroception (d'après [7]).

2. les structures *motrices* ou *efférentes* (on dit aussi descendantes) qui sont, elles, dirigées du système nerveux central vers les effecteurs.

- l'apparition du *milieu intérieur* permet de différencier des composantes *viscérales* (sensorielles et motrices) dédiées au fonctionnement des viscères et au maintien de la composition du milieu intérieur (*homéostasie*) et des composantes *somatiques* (sensorielles et motrices) dédiées principalement à la relation de l'organisme avec son environnement.

Le premier élément d'un système sensoriel est une cellule située à l'interface entre le système nerveux et l'extérieur du système nerveux. L'activité de ces cellules varie lors de stimulations qui appartiennent à divers phénomènes physiques (la lumière, les vibrations, les molécules, etc.) porteurs d'énergie sous une forme particulière. Pour que le stimulus puisse modifier l'activité d'un système sensoriel, il faut que ce dernier possède des cellules capables de détecter l'occurrence d'une stimulation. Ces cellules répondent préférentiellement à une forme particulière d'énergie ; elles sont donc associées à un phénomène physique *adéquat* pour modifier leur activité. Il est toutefois possible de modifier l'activité de cellules sensibles en utilisant une autre forme d'énergie que son énergie adéquate. Dans ce cas, il sera nécessaire d'uti-



liser une intensité plus élevée. Les sensations causées par cette excitation seront alors du même type que celles engendrées par la stimulation adéquate même si elles ne seront pas utilisables pour une perception structurée. C’est le cas par exemple des sensations lumineuses causées par un choc sur l’œil (phosphènes). Cette propriété est *la loi de la spécificité des nerfs* énoncée par *Johannes Müller*<sup>6</sup> (1801-1858) que l’on peut résumer de la façon suivante :

1. Si on applique divers excitants à un même organe sensoriel, ceux-ci donnent des sensations qui sont toujours du même ordre ou de la même qualité.
2. Le même excitant appliqué à des organes sensoriels différents donne des sensations différentes.

Ainsi, *l’expérience* que l’on fait du monde est d’abord liée à l’activité des systèmes sensoriels avant d’être un reflet de la stimulation. Ce phénomène a été le premier pris en compte pour la classification des systèmes sensoriels.

### 1.2.2 Classifications des systèmes sensoriels

La première classification des systèmes sensoriels est la liste classique depuis les philosophes grecs des *cing sens* : le toucher, la vision, l’audition, l’olfaction et le goût. Cette classification peut être rapprochée de la définition de ce que l’on appelle, depuis Hermann von Helmholtz (1821-1894) une *modalité sensorielle* ou un *domaine sensoriel*, c’est-à-dire :

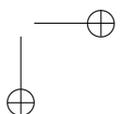
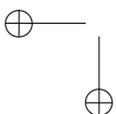
une catégorie de qualités sensorielles séparées des autres catégories par un hiatus excluant les transitions : modalités *visuelle, auditive*, etc. [81].

Cette classification fondée essentiellement sur l’existence d’organes périphériques et sur l’expérience perceptive ne permet pas de rendre compte aisément de l’intégralité des systèmes sensoriels. Nous allons donc détailler trois critères qui permettent un classement exhaustif des systèmes sensoriels : *l’énergie adéquate* des critères *histologiques* et le *rôle fonctionnel* pour l’organisme.

#### Selon l’énergie adéquate

**Rayonnements électromagnétiques :** Les rayonnements électromagnétiques englobent un ensemble de rayonnements de nature physique identique mais très hétérogènes par l’énergie qu’ils transportent et par leurs possibilités d’interaction avec un milieu matériel. Leur étude utilise deux modèles complémentaires qui permettent de les décrire soit comme un phénomène ondulatoire, un onde électromagnétique, soit comme un phénomène corpusculaire, un flux de photons.

<sup>6</sup>Physiologiste allemand, auteur du plus grand traité de physiologie du XIX<sup>e</sup> siècle [74].



Chez l’homme, parmi l’ensemble des radiations électromagnétiques, seules les radiations ayant une longueur d’onde comprise entre 400 et 800 nm agissent sur des cellules sensibles; on qualifie ce sous-ensemble des rayonnements électromagnétiques par le pléonisme de *lumière visible*. Les cellules sensibles à la lumière sont appelées des *photorécepteurs*. Les photorécepteurs sont les cellules interfaces caractéristiques du *système visuel*.

**Phénomènes mécaniques :** Divers phénomènes mécaniques peuvent activer des cellules sensibles que l’on appellera des *mécanorécepteurs*.

On pense d’emblée à la pression exercée par les objets sur la peau. Si ces pressions varient dans le temps, il s’agit alors de vibrations que l’on caractérisera par leur fréquence<sup>7</sup>. Les divers mécanorécepteurs de la peau sont sensibles à différentes gammes de fréquences de vibration ou de pression; leur activité est le fondement de la *sensibilité cutanée*. Certaines vibrations ont une valeur perceptive particulière, il s’agit des vibrations des molécules du milieu ambiant (l’air ou l’eau) liées à la propagation d’une perturbation dans ce milieu. Ces vibrations sont les stimuli adéquats de *cellules ciliées*. Les vibrations des molécules d’air de fréquence moyenne à élevée (entre 20 et 25 000 Hz) constituent les stimuli adéquats des cellules du *système auditif* dont l’activation donnera naissance à la sensation *auditive*. Ainsi, comme pour le système visuel adapté à la lumière, les sons sont l’ensemble des vibrations du milieu ambiant adéquats pour le système auditif<sup>8</sup>.

En plus de ces phénomènes physiques issus du milieu extérieur, le comportement de l’organisme va créer des phénomènes physiques qui seront les stimuli adéquats d’autres systèmes sensoriels. L’accélération du corps, lors du déplacement de l’organisme, et l’accélération de la pesanteur se répercutent comme une force de pression au niveau des mécanorécepteurs (cellules ciliées) du *système vestibulaire* impliqué dans l’équilibration. Les variations d’élongation des muscles et des tendons ou d’ouverture des articulations sont des phénomènes physiques qui activent aussi divers mécanorécepteurs dont l’activité sera fondamentale pour la connaissance de la position et des mouvements du corps.

Enfin, les activités physiologiques génèrent aussi des phénomènes physiques dont la connaissance est fondamentale pour leur régulation. Par exemple, l’étirement de la paroi des artères (donc la pression artérielle) est un phénomène activant des *barorécepteurs* (mécanorécepteurs sensibles à la pression). De telles cellules sensibles existent au niveau de l’aorte, du sinus carotidien et du cœur et sont à l’origine de voies permettant la régulation du rythme cardiaque.

<sup>7</sup>La fréquence  $f$  d’un phénomène périodique correspond au nombre de périodes par unité de temps; si on note  $T$  la période du phénomène alors  $f = 1/T$  avec  $T$  en secondes et  $f$  en hertz (Hz).

<sup>8</sup>On pourra se convaincre de la nature similaire de ces phénomènes physiques en pensant aux sons produits soit par certaines grandes orgues soit par certains groupes de rock qui sont à la fois entendus comme des sons et ressentis comme des vibrations.

**Substances chimiques :** Certaines molécules ou certains ions du milieu extérieur ou du milieu intérieur peuvent constituer les stimuli adéquats de cellules sensibles spécifiques que l’on appellera de ce fait des *chimiorécepteurs*.

Les molécules qui sont les stimuli adéquats du *système olfactif* sont appelées des *odeurs*. Pour les animaux aériens, ce sont de petites molécules volatiles (poids moléculaire inférieur à 200 Da) qui peuvent se vaporiser et être transportées dans l’air ; elles ont aussi tendance à être liposolubles.

Contrairement aux odeurs, les molécules sapides, stimuli adéquats du *système gustatif*, sont généralement des composés non-volatils rencontrés à des concentrations relativement hautes. La plupart sont hydrophiles tels que des composés ioniques ( $\text{Na}^+\text{Cl}^-$ ,  $\text{K}^+\text{Cl}^-$ ), des acides, des sucres, des acides aminés et des protéines. D’autres sont lipophiles tels que des alcaloïdes ou des édulcorants synthétiques.

Enfin, certains chimiorécepteurs sont sensibles à la composition chimique du milieu intérieur tels que, par exemple, les cellules des corpuscules carotidiens et aortiques qui sont sensibles aux chutes de pH du sang<sup>9</sup>.

**Phénomènes thermiques :** Les cellules sensibles à la température sont appelées des *thermorécepteurs*. En général, les thermorécepteurs doivent être en contact avec la source chaude ou froide pour être activés. Il est intéressant de noter que chez certains serpents, les rayonnements électromagnétiques émis par les corps chauds (infrarouge) sont utilisés par des thermorécepteurs très sensibles. Ceux-ci permettent alors la détection à distance des proies ou des prédateurs. Les thermorécepteurs ont alors un rôle équivalent à celui du système visuel [46].

**Phénomènes électriques :** Les requins et les raies, par exemple, possèdent un système sensoriel dont les cellules sensibles sont des *électrorécepteurs*. En général, ils sont sensibles à des champs électriques de basse fréquence (0 à 20 Hz) d’origine externe, physique (courant d’eau dans le champ magnétique terrestre) ou biologique (potentiel bioélectrique des animaux) et interviennent dans *l’électrolocation*. Chez les « poissons électriques », des électrorécepteurs spécifiques sont sensibles à des champs électriques de haute fréquence (60 à 2 000 Hz) produits par la décharge d’organes électriques de l’animal lui-même ou d’autres animaux. Ils interviennent donc dans l’électrolocation passive d’autres animaux, active d’obstacles et dans *l’électrocommunication* par des signaux constants liés à l’individu, au sexe, à l’espèce ou par des signaux variables liés à la menace, la soumission, l’accouplement, *etc.* [7]<sup>10</sup>.

<sup>9</sup>Le *pH* est un indice lié à la concentration des ions  $\text{H}_3\text{O}^+$  dans une solution ( $\text{pH} = -\log[\text{H}_3\text{O}^+]$ ). Si  $\text{pH} < 7$  la solution est acide, elle est neutre quand  $\text{pH} = 7$  et alcaline quand  $\text{pH} > 7$ .

<sup>10</sup>Divers vertébrés semblent sensibles au champ magnétique terrestre, toutefois les connaissances physiologiques sur ce sujet sont restreintes et ne seront pas développées ici. Pour des revues récentes, voir : [57, 66].

### Selon des critères histologiques

Du point de vue histologique, l’extrémité dendritique du neurone qui transmet au système nerveux central les variations d’activité liées à la stimulation peut se présenter de différentes façons (figure 1.5) :

1. Elle peut être *libre* entre des cellules épithéliales ou conjonctives banales.
2. Elle peut être *encapsulée*, c’est-à-dire entourée d’une série d’enveloppes lamellaires.
3. Elle peut former un *complexe neurite-cellule de Merkel*<sup>11</sup> formés par des dendrites non-myélinisées dont les ramifications terminales s’élargissent en disques venant s’appliquer sur des cellules épithéliales spécialisées de la base de l’épiderme : les *cellules de Merkel*. Ces cellules contiennent des vésicules qui pourraient libérer des peptides modulant l’activité nerveuse<sup>12</sup>.
4. Elle peut être en rapport avec des cellules sensibles qui peuvent être soit des *cellules sensorielles spécialisées* soit
5. des *cellules neuro-sensorielles*, véritables neurones sensibles à des stimuli spécifiques.

Les deux classifications précédentes ne prennent en compte que des aspects structuraux de la sensibilité et ne rendent pas compte du rôle fonctionnel des différents systèmes sensoriels ; c’est selon ce dernier critère que nous reprendrons cette classification.

### Selon leur rôle fonctionnel

Cette classification, due à Charles Scott Sherrington (1857-1952) [101] définit quatre classes en fonction des connaissances apportées à l’organisme :

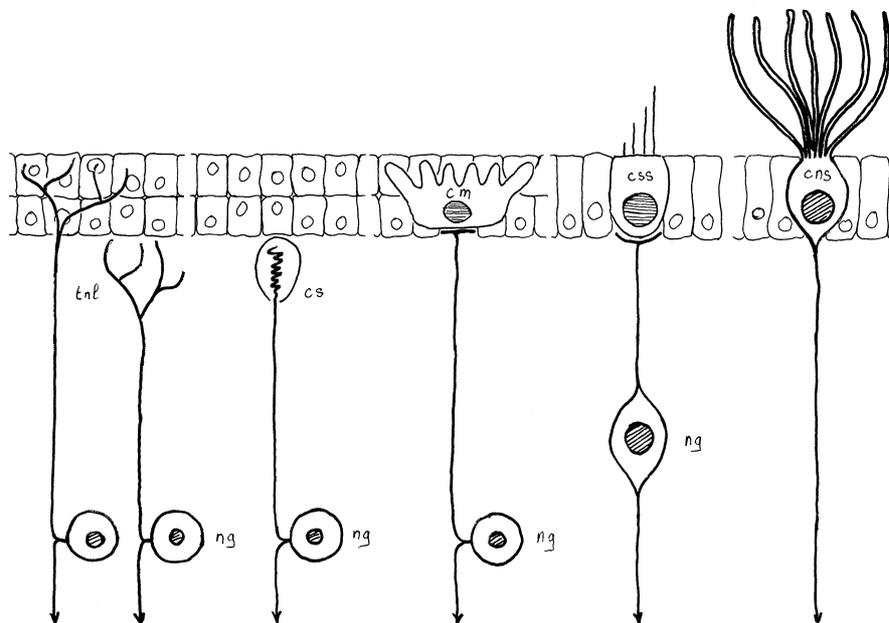
*L’extéroception* apporte des connaissances sur les événements du monde extérieur. On peut y classer la vision, l’audition, l’olfaction et les sensibilités cutanées superficielles. La gustation est de ce point de vue une sensibilité limite selon que l’on considère que les aliments sont toujours dans le milieu extérieur ou non.

*L’intéroception* est constituée de [17, 111] :

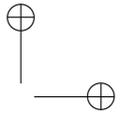
- La *proprioception* renseigne sur l’état statique et dynamique du corps « propre » constitué du squelette, des muscles striés, des tendons et de la peau. Appartiennent à cette catégorie les sensibilités musculaires, articulaires, tendineuses et cutanées profondes ainsi que la sensibilité vestibulaire qui rend compte des accélérations de la tête.

<sup>11</sup>Décrits en 1880 par Friedrich Sigmund Merkel (1845-1919).

<sup>12</sup>La nature synaptique du contact entre les cellules de Merkel et les dendrites ne fait pas l’unanimité parmi les auteurs.



**Figure 1.5** Différents types histologiques de cellules sensibles. De gauche à droite : terminaisons nerveuses libres (tnl), terminaisons encapsulées (cs : corpuscule sensoriel), complexe cellule de Merkel-neurite (cm : cellule de Merkel), cellule sensorielle spécialisée (css) et cellules neurosensorielles (cns) ; ng : neurone ganglionnaire (d'après [7]).



- La *viscéroception* est liée à la connaissance de la composition du milieu intérieur et de l'état des viscères. Elle est donc reliée directement aux diverses fonctions physiologiques. Cette sensibilité est généralement inconsciente ou consciente et mal définie (douleurs viscérales, sensation de faim, de soif, de suffocation...)

La *nociception* permet la connaissance de stimuli nocifs et est à l'origine de la sensation de douleur. Cette catégorie est commune à la proprioception et à l'intéroception, mais peut s'en différencier du fait de son rôle spécifique.

### Résumé

Les différentes classifications des systèmes sensoriels sont résumées dans le tableau 1.1.

### 1.2.3 Principes architecturaux et fonctionnels

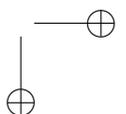
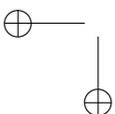
Au-delà de la diversité des systèmes sensoriels, il est possible de faire ressortir des *principes architecturaux et fonctionnels communs*. Nous en avons isolé trois. Les deux premiers principes sont anatomiques ; ils décrivent l'organisation « longitudinale » et « transversale » des voies sensorielles et des réseaux de neurones qui les constituent. Le dernier est physiologique dans le sens où il décrit l'organisation *temporelle* de l'activité dans les structures décrites par l'anatomie.

#### Organisation « longitudinale »

La description classique des systèmes sensoriels met l'accent sur le fait que les organes sensoriels sont reliés au cortex par des *voies sensorielles* qui présentent donc une organisation *hiérarchique* des structures de « bas niveau » vers les structures de « haut niveau ». Nous qualifierons cette organisation de « longitudinale » (ou encore de sérielle ou linéaire) (cf. figure 1.6). Cette description issue de l'anatomie macroscopique du système nerveux devra être relativisée pour rendre compte de la complexité des réseaux de neurones. Nous utiliserons ce principe architectural comme fil directeur de ce livre.

Le premier élément d'une voie sensorielle est un ensemble de *cellules sensibles* qui peuvent être ou non regroupées en organes spécifiques et forment ce que l'on peut se représenter comme une surface sensible. La transformation des stimulations physiques ou chimiques en activité physiologique au niveau de ces cellules s'appelle la *transduction* et constitue la *première étape* du fonctionnement d'un système sensoriel.

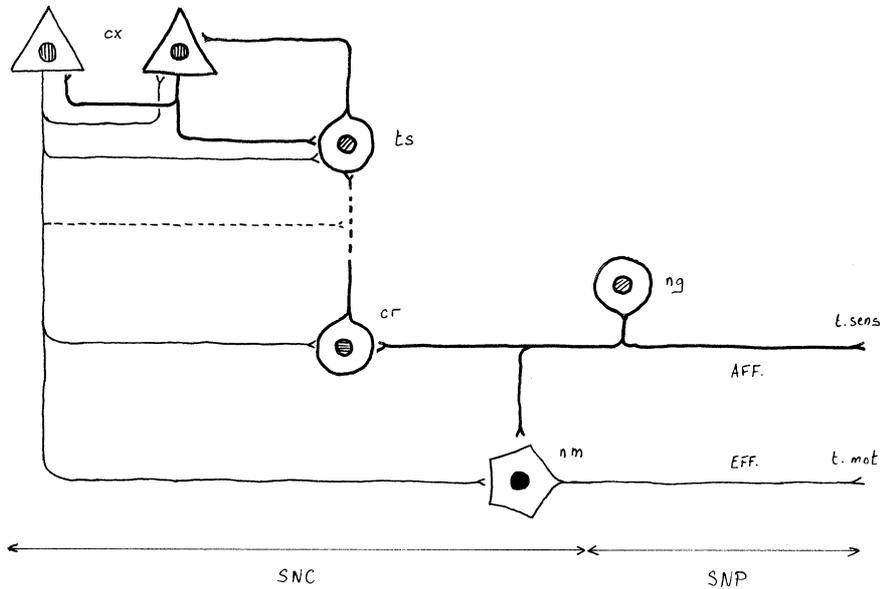
L'activité nerveuse est transmise par l'intermédiaire des voies sensorielles vers des structures du système nerveux que l'on qualifie de *relais* jouant le rôle de *structures intermédiaires*. Les voies auront donc un rôle de *conduction*.



1.2 La sensibilité des Vertébrés

Types de sensibilités		Rôle fonctionnel		Cellules sensibles	Terminaisons dendritiques
Somatique	Générale	Superficielle	Ext	Mécano/Thermo	T. libres, T. encapsulées, Cp. Merkel
		Profonde	Prop	Mécano	T. libres, T. encapsulées
Spéciale		Olfactive	Ext	Chimio	C. neurosensorielles
		St-Ac-Lat	Ext/Prop	Mécano	C. spécialisées
		Électrique	Ext	Électro	C. spécialisées
		Visuelle	Extéro	Photo	C. neurosensorielles
Viscérale	Générale		Visc	Mécano/Chimio	T. libres, T. encapsulées
		Spéciale	Gustative	Ext/Visc	Chimio

**Table 1.1** Principales caractéristiques des systèmes sensoriels. Ext. : extéroception, Prop. : proprioception, Visc. : viscéroception, St-Ac-Lat : sensibilité stato-acoustico-latérale, T. : terminaisons nerveuses, C. : cellules, Cp : complexe (d'après [7]).



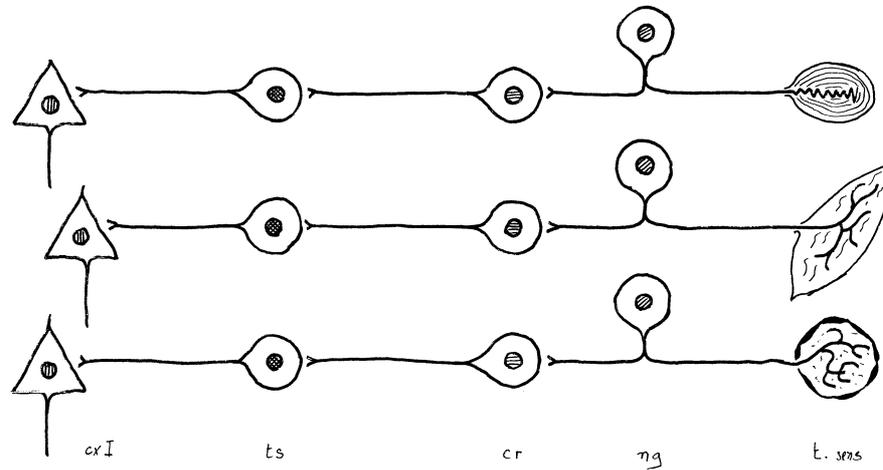
**Figure 1.6** Organisation « longitudinale » d'une voie sensorielle. En traits gras, la partie afférente (AFF.), en traits plus fins la partie efférente (EFF.); cx : cortex, ts : thalamus, cr : cellule relais, nm : neurone moteur, ng : neurone ganglionnaire, t. sens. : terminaison sensorielle, t. mot : terminaison motrice, SNP : système nerveux périphérique, SNC : système nerveux central (d'après [100]).

Les structures relais auront un rôle *d'intégration* dans le sens où leur activité transformera l'activité qui leur arrive et qu'elles transmettront une activité différente. Les relais varient selon les systèmes sensoriels mais le *thalamus* est le relais obligé de (presque) toutes les voies sensorielles.

Les voies sensorielles terminent leur trajet afférent au niveau de régions limitées du cortex cérébral appelées *aires sensorielles primaires*. Ces aires corticales sont en relation avec les autres aires corticales en particulier avec les aires *associatives* par l'intermédiaire d'un réseau complexe de connexions souvent réciproques.

### Organisation « transversale »

La description de l'organisation « transversale » se fait de façon orthogonale à la précédente, c'est-à-dire, qu'il s'agit de décrire à un niveau donné la structure du réseau qui intervient ainsi que l'organisation spatiale des activités des différentes cellules. Deux caractéristiques fonctionnelles peuvent être individualisées sous ce thème :



**Figure 1.7** Ségrégation fonctionnelle dans une voie sensorielle. Les légendes sont les mêmes que celles de la figure 1.6.

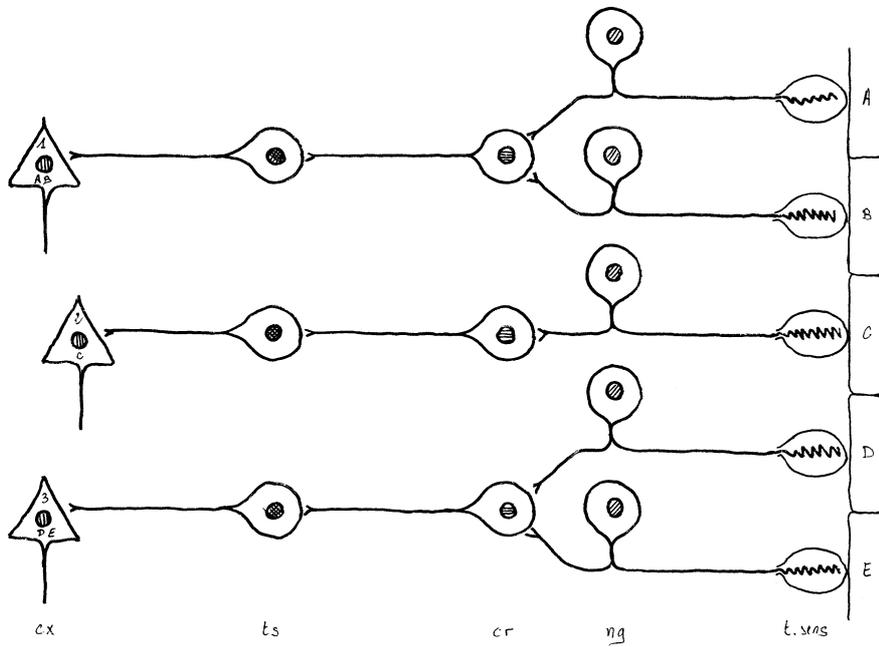
La *ségrégation fonctionnelle* rend compte du fait que les activités des différents récepteurs ne rendent pas compte des mêmes caractéristiques de la scène sensorielle (des couleurs, de la forme ou du mouvement pour la scène visuelle ; les différents types de molécules pour l’olfaction ou le goût ; les différentes information liées à différents types de cellules interfaces pour la somesthésie). Toutefois, ces différentes caractéristiques ne seront pas mélangées dans les filets nerveux et se projeteront dans des endroits distincts au niveau cortical (cf. figure 1.7)<sup>13</sup>.

La *représentation topologique* des surfaces sensibles rend compte de la conservation, tout au long des voies sensorielles, des relations de proximité existant déjà en périphérie. Les « cartes » ou *topies* sensorielles utilisant des échelles différentes selon les zones représentées, il semble que le terme de topologie est mieux adapté que celui de topographie pour décrire ce phénomène (cf. figure 1.8).

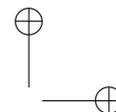
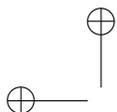
### Aspects temporels

L’activité nerveuse découlant d’une stimulation n’aura pas uniquement une organisation spatiale comme nous venons de le voir, mais aussi une *organisation temporelle*. Ce facteur est relié à la fois au décours temporel de la stimulation (qu’elle provienne du milieu extérieur ou du corps de l’organisme), aux caractéristiques de l’activation des cellules, aux délais de transmission dans les réseaux neuronaux, etc. Dans ce cadre, l’intégration des activations

<sup>13</sup>On parle aussi de « traitement parallèle de l’information. »



**Figure 1.8** Représentation topologique des surfaces sensibles. Les légendes sont les mêmes que celles de la figure 1.6. Les neurones corticaux 1, 2 et 3 représentent respectivement les portions de surface périphériques : (A, B), (C) et (D, E).



subies pendant une certaine période, la synchronisation d’activités, les modulations des intervalles entre les diverses afférences, etc. seront des phénomènes cruciaux pour comprendre le fonctionnement des systèmes sensoriels.

### 1.3 Principaux problèmes posés par la sensibilité

Les différents chapitres de ce livre utilisent l’organisation longitudinale des systèmes sensoriels comme fil directeur et s’articulent autour des principaux problèmes scientifiques liés à la compréhension de la sensibilité en ce début du XXI<sup>e</sup> siècle [49].

#### 1.3.1 La conversion des stimulations en activité neuronale

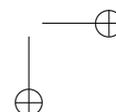
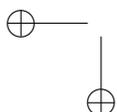
Pour que le monde soit perçu, il est nécessaire que les phénomènes physiques soient convertis en activité physiologique. L’évolution du système nerveux et des structures annexes a permis aux différents organismes de développer des organes permettant cette conversion.

Le chapitre 2 présente ces organes sensoriels et leur composition cellulaire chez les Vertébrés et principalement chez l’Homme. Ce chapitre est principalement histologique et anatomique et suit les distinctions entre les sensibilités somatiques et viscérales ainsi qu’entre les sensibilités générales et spéciales. Il y est montré comment un phénomène physique, le *stimulus distal*, peut être transformé en un phénomène utilisable par les cellules sensibles et ainsi appelé : le *stimulus proximal*.

La conversion, en tant que telle, du stimulus proximal en activité physiologique est appelée la *transduction*. Ce phénomène est étudié dans le chapitre 3 qui décrit à la fois les bases physiologiques du fonctionnement du système nerveux, les événements moléculaires de la transduction et la genèse de l’influx nerveux. Un point essentiel de ce chapitre est de montrer que les phénomènes moléculaires en jeu dans la transduction utilisent les mêmes principes que la communication entre les neurones dans le reste du système nerveux.

#### 1.3.2 La « représentation » neuronale de la stimulation

Les stimulations qui activent les systèmes sensoriels ont des caractéristiques variables : leur localisation, leur intensité, leur qualité ou leur durée définissent des stimuli spécifiques que nous sommes capables de discriminer. Pour qu’une classification des stimuli soit possible, il faut donc que l’activité neuronale varie avec les variations des caractéristiques du stimulus. On dit souvent qu’il faut que l’activité neuronale *code* les attributs de la stimulation. Même s’il est indéniable que l’activité physiologique varie en fonction des caractéristiques du stimulus, l’interprétation de ce phénomène en terme



de « codage » (et par conséquent de « décodage » et de « représentation ») ne fait pas l'unanimité dans la communauté scientifique [44, 113]. Dans ce qui suit, nous éviterons donc d'utiliser ce vocabulaire issu de la *théorie de l'information* pour utiliser des termes plus neutres du point de vue théorique<sup>14</sup>. Quand, toutefois, nous utiliserons le vocabulaire de la théorie de l'information (pour conserver une cohérence avec la littérature classique sur la physiologie sensorielle) nous prendrons soin de les mettre entre guillemets.

Le chapitre 4 développe les relations entre l'activité d'une cellule nerveuse et les caractéristiques du stimulus. Il débouche sur la conclusion que l'activité d'une seule cellule est insuffisante pour rendre compte des différents attributs du stimulus et que la « représentation » d'un stimulus doit faire intervenir un ensemble de neurones organisés en réseau.

Cet ouvrage consacré aux *processus périphériques* s'arrête à ce niveau et laisse en suspens les deux autres problèmes de la physiologie sensorielle : l'organisation des réseaux de neurones et les relations entre activités neuronales et processus subjectifs.

### 1.3.3 Organisation des réseaux de neurones

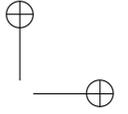
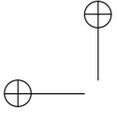
Les réseaux de neurones peuvent être décrits en adoptant une progression relative aux aspects « verticaux » et « horizontaux » de l'organisation des systèmes sensoriels tels que nous les avons définis ci-dessus. Il s'agira ainsi de décrire l'anatomie des voies sensorielles (organisation « longitudinale ») et d'illustrer les relations entre la structure et le fonctionnement des réseaux neuronaux à différents étages des systèmes sensoriels (organisation « transversale ») par des exemples de « traitements de bas niveau » réalisés par ces réseaux.

### 1.3.4 Activité neuronale et processus subjectifs

Le problème classique de la physiologie sensorielle est d'essayer de relier notre vécu subjectif à l'activité du système nerveux. Ce problème ou ses variantes a motivé toute l'histoire des recherches philosophiques et scientifiques sur « la sensation »<sup>15</sup> qui ont amené la séparation classique entre la *sensation* « engendrée par un stimulus dans la mesure où celui-ci influence le comportement » et la *perception* qui est « une prise de connaissance (gnosie) d'objets ou d'événements extérieurs plus ou moins complexes » [81] ; le problème philosophique sous-jacent est de savoir quelle valeur accorder aux connaissances acquises par le biais de nos sens. Le développement des sciences cognitives ainsi que l'importance de la phénoménologie dans la philosophie ont amené ces dernières années à (re)donner une importance à l'expérience subjective et

<sup>14</sup>Par ailleurs, l'utilisation du même vocabulaire pour décrire des phénomènes ayant lieu à des échelles différentes apporte des confusions comme pour la protéine dite réceptrice et la cellule sensible appelée aussi récepteur.

<sup>15</sup>Le recueil de textes [107] fournit un ensemble de repères très utiles.



*1.3 Principaux problèmes posés par la sensibilité*

23

de faire (pour certains) de la conscience un objet d’investigation scientifique. Un traitement de ce thème revient à aborder les théories neurophysiologiques contemporaines de la perception.

