
Introduction à la physiologie sensorielle

Release 0

Laurent Pezard

November 04, 2008

Table des matières

Author Laurent Pezard

Version 1.0

Copyright A usage interne des étudiants de LIS1 SV Université de Provence 2007-2008. Les figures signalées par [*] sont tirées de (Pezard, 2005) et sont soumises au copyright de l'éditeur.

1 Introduction

On définit la *sensibilité* comme la capacité d'un être vivant à être informé des variations des paramètres physico-chimiques de son milieu *intérieur* (l'ensemble des liquides extracellulaires de l'organisme : la lymphe et le plasma sanguin), de son milieu *extérieur* (son environnement). Elle ne se limite donc pas aux cinq sens (vision, audition, olfaction, toucher et gustation) mais doit être complétée par des sens qui informent l'organisme de son état physiologique et ceux qui l'informent de son état biomécanique.

Cette introduction débute par un survol général de la sensibilité et des structures qui la sous-tendent ; elle aborde ensuite les principaux mécanismes neuronaux impliqués et les illustre à partir d'exemples tirés principalement de la somesthésie. Les autres systèmes sensoriels sont décrits dans les autres parties du cours de physiologie intégrative.

2 Approche générale de la sensibilité

2.1 Aspects phylogénétiques

L'étude de la phylogénèse (évolution des organismes) de la sensibilité permet de situer l'importance de cette fonction pour la vie de relation des organismes et de réviser certaines notions relatives à l'organisation du système nerveux.

Un exemple de sensibilité rudimentaire : E. Coli

Dans un milieu homogène, E. Coli se déplace de façon aléatoire ; dans un milieu présentant un gradient de substance attractive, E. Coli modifie ses déplacements de façon à se rapprocher de la source d'attractant (cf. Fig.1).

Cet exemple montre que la capacité d'être informé des paramètres physico-chimiques de l'environnement permet à un être vivant d'organiser son comportement (ou de réguler ses fonctions physiologiques) en conséquence.

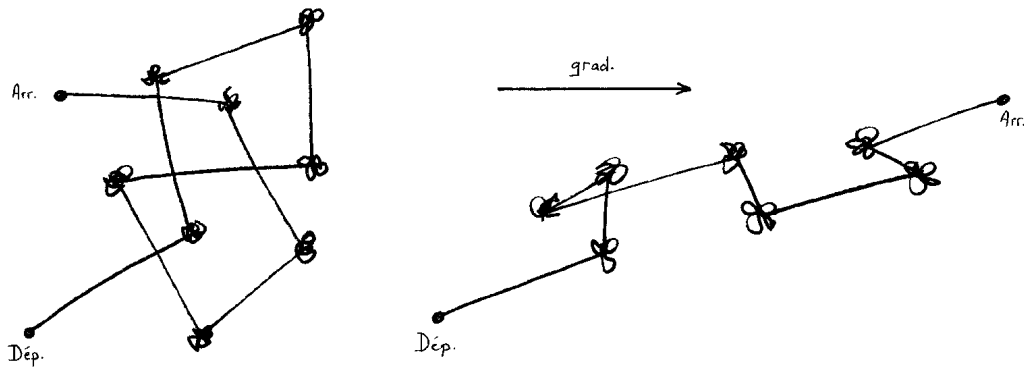


FIG. 1 – Modification des déplacements de E. Coli par un environnement hétérogène [*]. *Dép.* : départ, *Arr.* : arrivée, *grad.* : gradient.

Évolution du système nerveux et des systèmes sensoriels

L'évolution du système nerveux (cf. Fig.2) se fait à partir d'*effecteurs indépendants* qui sont des cellules pouvant modifier leur forme sous l'effet d'une stimulation (courant d'eau). Ils intègrent donc les deux aspects *sensoriel* et *moteur* qui sont les deux pôles du fonctionnement du système nerveux.

La première différenciation a lieu au niveau du *pôle sensoriel* grâce à l'apparition de neurones sensoriels spécialisés dans le rôle de la réception des stimuli. Cette différenciation a pour conséquence une plus grande *spécificité* des réponses sensorielles et une *amplification* des effets de celle-ci.

Les neurones sensoriels présentent, autour de leur corps cellulaire, la *polarité fonctionnelle* caractéristique des cellules *spécialisées* que sont les neurones :

- un *pôle de réception* de l'information au niveau de l'*arborisation dendritique*
- un *pôle de transmission* de l'information au niveau de l'*axone* et de la terminaison axonale.

La seconde différenciation a lieu au niveau du *pôle moteur* grâce à l'apparition de *neurones moteurs* ou *motoneurones* spécialisés dans le contrôle des effecteurs.

L'évolution du système nerveux se fait ensuite par ajout d'*interneurones* entre ces deux pôles. Cet ajout suit deux principes :

La centralisation les interneurones se regroupent pour former le *système nerveux central* (associé à un *système nerveux périphérique*).

La céphalisation qui correspond d'abord à une concentration des organes sensoriels et des centres nerveux associés au niveau de la tête (ou de pôle rostral) de l'animal puis à la mise en place d'un *encéphale* (ou cerveau).

Chez l'Homme, le *système nerveux central* se compose de l'*encéphale* et de la *moelle spinale* (ou moelle épinière) logés respectivement dans le crâne et dans la colonne vertébrale. Du système nerveux central partent les *nerfs* qui composent le *système nerveux périphérique* ; les nerfs quittant le système nerveux central au niveau de l'encéphale sont les *nerfs crâniens* (12 paires) et les nerfs qui quittent le système nerveux central au niveau de la moelle spinale sont les *nerfs rachidiens* (31 paires). Les nerfs sont constitués de fibres nerveuses myélinisées ou non. Les fibres peuvent avoir des rôles sensoriels ou moteurs.

Les composantes fonctionnelles du système nerveux des vertébrés

Le système nerveux des vertébrés est divisé en quatre composantes fonctionnelles (cf. Fig.3) :

1. *La composante somatique afférente* qui transmet les informations sensorielles en provenance des organes somatiques depuis la périphérie vers le système nerveux central.

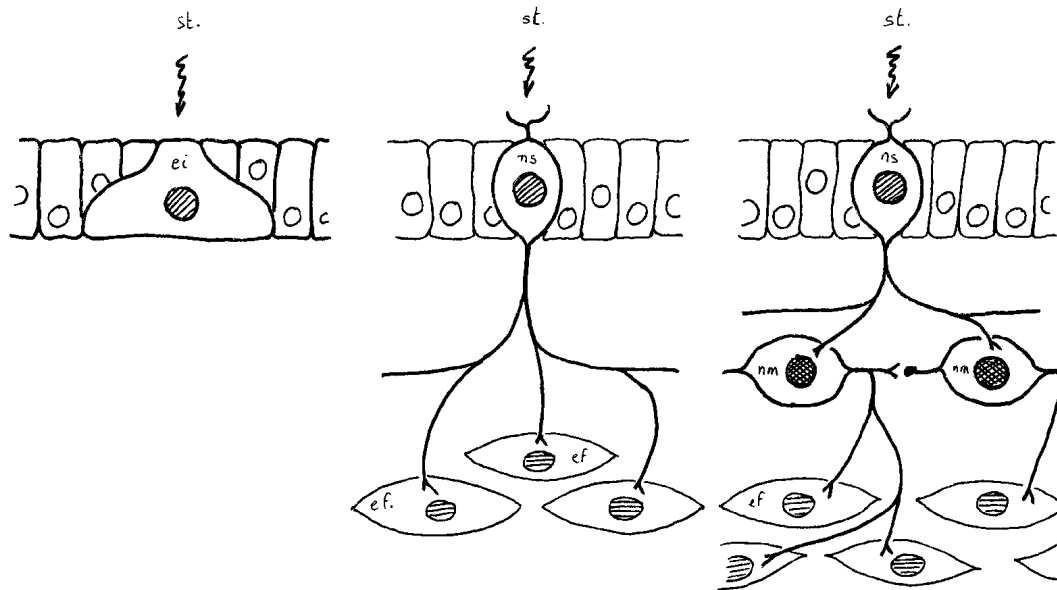


FIG. 2 – Premières étapes de l'évolution du système nerveux [*]. *st.* : stimulation, *ei* : effecteur indépendant, *ns* : neurone sensoriel, *ef* : effecteur, *nm* : neurone moteur.

2. *La composante viscérale afférente* qui transmet les informations sensorielles en provenance des viscères vers le système nerveux central.
3. *La composante somatique efférente* qui transmet les ordres moteurs depuis le système nerveux central vers les effecteurs somatiques (muscles striés)
4. *La composante viscérale efférente* qui transmet les ordres moteurs depuis le système nerveux central vers les effecteurs viscéraux (muscles lisses) via un ganglion nerveux périphérique.

2.2 Classifications des systèmes sensoriels

La différenciation et la spécialisation des systèmes sensoriels présentent une grande diversité qu'il est possible d'organiser selon différents critères.

Selon le stimulus adéquat

Il est possible de classer les systèmes sensoriels selon le type d'énergie auquel ils sont sensibles :

Les radiations électromagnétiques Les *photorécepteurs* sont des cellules sensibles à la lumière visible (400 à 800 nm) et sont à la base de la sensibilité visuelle

Les phénomènes mécaniques Les *mécanorécepteurs* sont sensibles à des phénomènes mécaniques (pressions, vibrations, etc.) et sont à la base de nombreux systèmes sensoriels (audition, équilibration, sensibilités cutanée, musculaire, articulaire tendineuse). Les récepteurs sensibles à la pression sont des *barorécepteurs* que l'on trouve par exemple dans la paroi des artères.

Les phénomènes chimiques Les *chimiorécepteurs* (ou chémorécepteurs) sont sensibles à des modifications de concentration d'espèces chimiques (molécules, ions) et sont à la base de sensibilités telles que l'olfaction, la gustation, les sensibilités chimiques du milieu intérieur.

Les phénomènes thermiques Les *thermorécepteurs* sont sensibles à la température. Il existe des thermorécepteurs périphériques et centraux.

Selon la fonction

Charles Scott Sherrington (1857-1952) a proposé de définir :

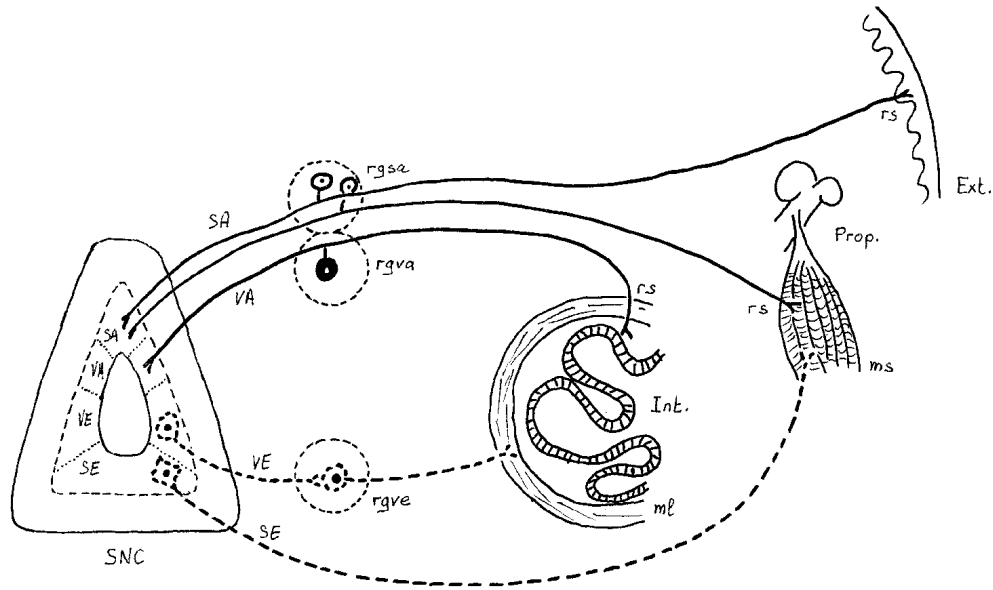


FIG. 3 – Les composantes fonctionnelles du système nerveux des vertébrés [*]. *SNC* : système nerveux central, *SA* : composante somatique afférenté, *VA* : composante viscérale afférente, *VE* : composante viscérale efférente, *SE* : composante somatique efférente, *rgsa* : relai ganglionnaire de la composante SA, *rgva* : relai ganglionnaire de la composante VA, *rgve* : relai ganglionnaire de la composante VE, *rs* : terminaison sensorielle, *ml* : muscle lisse, *ms* : muscle strié, *Int.* : milieu intérieur, *Ext.* : milieu extérieur, *Prop.* : sensibilité proprioceptive.

L'extéroception qui permet la connaissance du milieu extérieur comprenant par exemple la vision, l'audition, le toucher, l'olfaction, etc.

L'intéroception composée de

- la *proprioception* qui permet la connaissance de l'état statique et dynamique du corps
- la *viscéroception* qui permet la connaissance de l'état physiologique et viscéral

La nociception qui correspond à la sensibilité aux stimuli nocifs et donnant naissance aux sensations de *douleur*.

Selon des critères histologiques

Les cellules réceptrices des différentes modalités sensorielles appartiennent à différents types histologiques (cf. Fig.4) :

- Les *terminaisons nerveuses libres*
- Les *terminaisons encapsulées* ou *corpuscules sensoriels* : les terminaisons nerveuses sont associées à des cellules différenciées formant un corpuscule qui donne sa spécificité à la terminaison nerveuse.
- Les *cellules sensorielles spécialisées* : ce sont des cellules spécialisées dans la détection des stimuli ; leur origine embryonnaire les différencie du type suivant
- Les *cellules neurosensorielles* qui sont des neurones dont le rôle spécifique est la détection des stimuli.

2.3 Les principes architecturaux communs

Malgré leur diversité, les systèmes sensoriels partagent un ensemble de points communs que l'on décrit principalement au niveau de leur architecture.

Aspect sériel ou hiérarchique

Les voies sensorielles se composent depuis la périphérie vers le centre des éléments suivants (cf. Fig.5) :

- les *récepteurs sensoriels* où a lieu la *transduction*

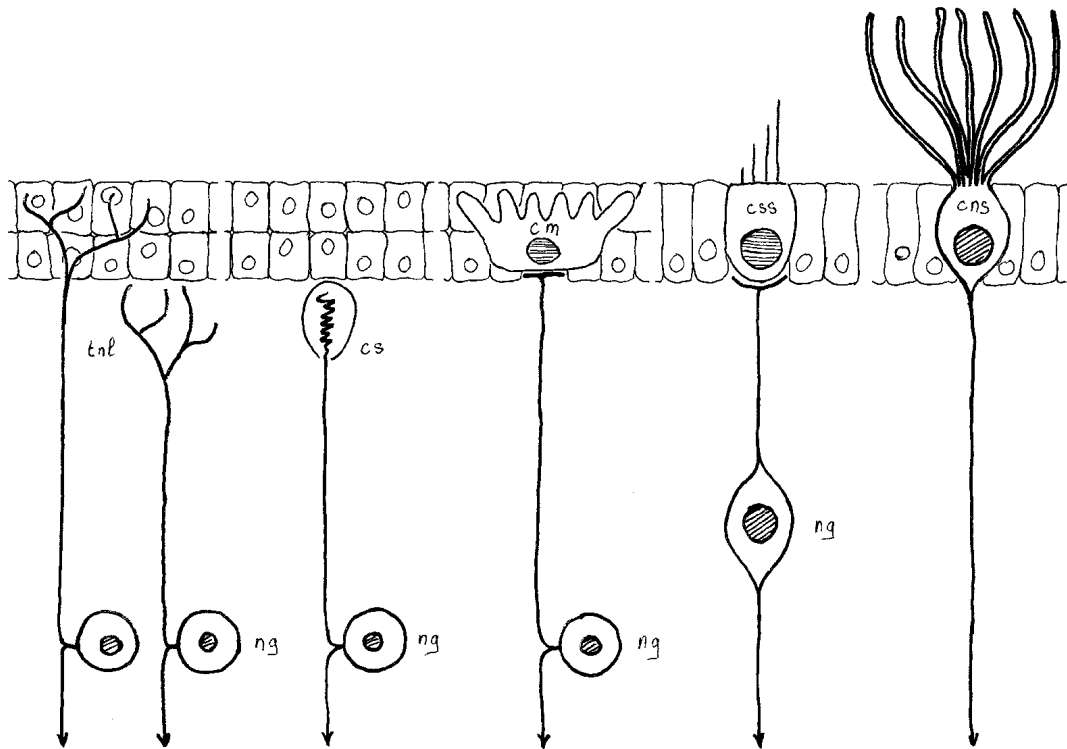


FIG. 4 – Les différents types histologiques de récepteurs sensoriels [*]. *tnl* : terminaisons nerveuses libres, *ng* : neurone ganglionnaire, *cs* : corpuscule sensoriel, *cm* : cellule de Merkel, *css* : cellule sensorielle spécialisée, *cns* : cellule neurosensorielle.

- les *voies* et les *relais* supports de la *transmission* et du *traitement* de l'information sensorielle. Les relais sont variables selon les systèmes sensoriels sauf le *thalamus* qui est pour (presque) toutes les voies sensorielles le dernier relais avant le cortex. Ce relais est un ensemble de noyaux parmi lesquels on distingue les *noyaux spécifiques* qui sont les relais des informations sensorielles et les *noyaux non-spécifiques* qui ont des fonctions associant plusieurs modalités sensorielles (multimodales) et/ou d'autres fonctions telles que la mémoire ou les émotions (processus associatifs).
- le *cortex cérébral* en particulier les *cortex sensoriels primaires* qui sont les zones de projection des noyaux spécifiques du thalamus.

Aspect parallèle

Plusieurs types d'information peuvent être transmises en même temps dans une voie sensorielle comme par exemple des informations cutanées, musculaires et articulaires dans les voies de la *somesthésie* ou des informations de couleur, forme et mouvement dans la voie *visuelle*.

Aspect topographique/topologique

Les relations de proximité existant au niveau des stimuli et au niveau des surfaces sensorielles sont conservées tout au long de la voie sensorielle aboutissant à la mise en place de *cartes* ou *topies*. On parle de *rétinotopie* (pour la rétine), *somatotopie* (pour le corps) ou *tonotopie* (pour la cochlée).

2.4 Les principaux problèmes

L'étude du fonctionnement des systèmes sensoriels pose plusieurs problèmes :

1. La conversion du stimulus en activité neuronale : la transduction
2. La représentation des paramètres de la stimulation : le codage

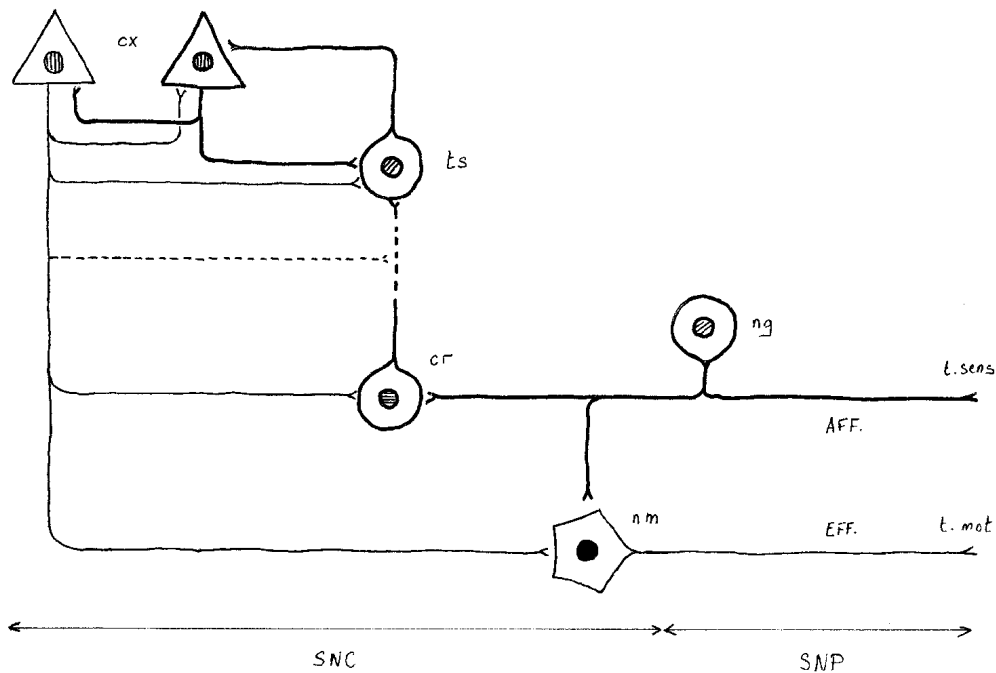


FIG. 5 – Organisation sérielle d'un système sensoriel [*]. *cx* : cortex cérébral, *ts* : thalamus, *cr* : cellule relai, *ng* : neurone ganglionnaire, *t. sens* : terminaison sensorielle, *t. mot* : terminaison motrice, *nm* : neurone moteur, *AFF.* : afférence, *EFF.* : efférence, *SNP* : système nerveux périphérique, *SNC* : système nerveux central.

3. Le rôle des réseaux neuronaux : le traitement de l'information
4. Le lien entre expérience subjective et activité nerveuse

Ces problèmes donnent le fil conducteur des paragraphes suivants.

3 Transduction et codage

La compréhension du premier problème nécessite un rappel de la physiologie neuronale.

3.1 Physiologie neuronale

L'activité neuronale se décompose en activité *électrique* au sein d'une cellule et en activité *chimique* lors de la communication intercellulaire au niveau des *synapses*.

Activité électrique

L'activité électrique neuronale s'observe au niveau du *potentiel de membrane* qui mesure la différence de charge entre les milieux intra- et extracellulaire.

Le potentiel de membrane peut prendre différentes valeurs en fonction de l'endroit de la cellule où il est enregistré et de l'état de celle-ci. On parlera de *potentiel de repos*, de *potentiel post-synaptique* (et de potentiel de récepteur) et de *potentiel d'action*.

Le potentiel de repos correspond au potentiel de membrane en l'absence de stimulation (sensorielle ou synaptique). Il vaut environ -0.1 Volt. Cette valeur indique que les milieux intra- et extra-cellulaire ne sont pas de même composition (sinon le potentiel de membrane serait nul) et que l'intérieur de la cellule présente un surplus de charges négatives.

Dans le milieu intracellulaire et extracellulaire, les charges électriques sont portées par des *ions*. Les plus importants pour la physiologie nerveuse sont les ions *sodium* (Na^+), *potassium* (K^+), *chlore* (Cl^-) et calcium (Ca^{2+}).

Le milieu extracellulaire présente une haute concentration en Na^+ et Cl^- et une faible concentration en K^+ . Le milieu intracellulaire présente quant à lui les concentrations inverses : faible concentration en Na^+ et Cl^- et forte concentration en K^+ . Il est aussi caractérisé par la présence de *protéines ionisées* ne pouvant pas traverser la membrane. Le potentiel de repos s'explique donc par ces différences de composition.

Néanmoins, les ions peuvent traverser les membranes des neurones grâce à la présence de *canaux ioniques*. Ils se déplacent sous l'effet du *gradient électrochimique* qui se décompose en :

Une force chimique qui fait passer les ions du côté de la membrane de faible concentration

Une force électrique telle que les ions seront attirés par le côté de la membrane de charge opposée.

Le potentiel de repos est donc le résultat des échanges ioniques entre milieu intracellulaire et extracellulaire. Ces échanges sont liés au gradient électrochimique et à la *perméabilité* plus ou moins grande de la membrane (c'est-à-dire à la présence plus ou moins importante de canaux spécifiques d'un type d'ion).

Le potentiel synaptique correspond au potentiel de membrane enregistré au niveau de la partie post-synaptique à la suite d'une transmission synaptique. Il est dû à une modification de la perméabilité de la membrane. Ce phénomène est d'amplitude variable.

Ce potentiel est un *potentiel synaptique excitateur* (ppse) si les modifications de la perméabilité de la membrane consécutives à la transmission synaptique ont pour conséquence une *dépolarisation* (c'est-à-dire une déviation du potentiel membranaire vers les potentiels positifs : une diminution de la polarisation de la membrane).

C'est un *potentiel synaptique inhibiteur* (ppsi) si les modifications de la perméabilité de la membrane consécutives à la transmission synaptique ont pour conséquence une *hyperpolarisation* (c'est-à-dire déviation du potentiel membranaire vers les potentiels négatifs : une augmentation de la polarisation de la membrane).

Le potentiel d'action est une inversion transitoire de la polarité de la membrane (cf. Fig.6) ; il naît au niveau du segment initial de l'axone. C'est un phénomène dit en *tout-ou-rien* car il ne varie pas en amplitude (il possède son amplitude maximale dès son apparition). Il se propage le long de l'axone sans perte d'amplitude.

Il est dû à une augmentation transitoire de la perméabilité aux ions Na^+ (le Na^+ entre alors dans la cellule et entraîne une forte dépolarisation) puis à une augmentation de la perméabilité aux ions K^+ (le K^+ sort alors de la cellule et entraîne une repolarisation de la membrane).

Transmission synaptique

L'arrivée d'un potentiel d'action au niveau de la partie pré-synaptique entraîne l'ouverture de canaux Ca^{2+} dépendant du potentiel (voltage-dépendants) et l'entrée d'ions Ca^{2+} dans la partie pré-synaptique. L'augmentation de la concentration de calcium intracellulaire entraîne une chaîne de réactions qui a pour conséquence l'ouverture des *vésicules présynaptiques* dans la *fente synaptique* et la libération du neurotransmetteur. L'interaction entre les molécules de neurotransmetteur et les molécules réceptrices post-synaptiques a pour conséquence la naissance d'un potentiel post-synaptique excitateur ou inhibiteur en fonction du couple neurotransmetteur-récepteur (cf. Fig.7).

3.2 La transduction

La transduction correspond à la modification du potentiel membranaire sous l'effet d'un stimulus. Comme nous l'avons vu ci-dessus, de telles modifications sont dues à des changements de perméabilité membranaire. Nous allons donc étudier comment un stimulus est capable de modifier la perméabilité membranaire.

Les premières étapes de la conversion du stimulus

L'enregistrement des variations du potentiel membranaire dans les premiers éléments d'une voie sensorielle lors de l'application d'un stimulus montre les étapes qui mènent du stimulus à l'influx nerveux c'est-à-dire à un ensemble de potentiels d'action (cf. Fig.8).

Au niveau du site de transduction l'application du stimulus entraîne la naissance d'un *potentiel de récepteur*. Ce phénomène est de même nature que les potentiels synaptiques : c'est un phénomène *gradué* (c'est-à-dire d'amplitude variable) qui diffuse le long de la membrane en *diminuant d'amplitude*.

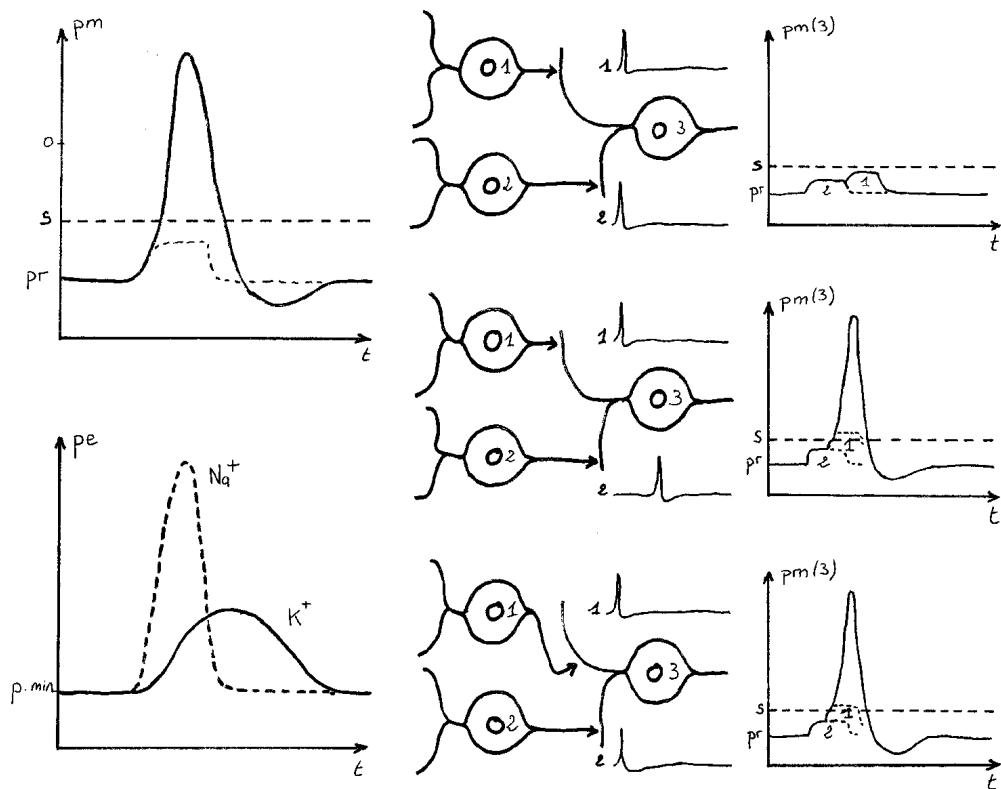


FIG. 6 – Potentiels d'action et intégration dans les circuits neuronaux [*] *En haut à gauche* : décours temporel d'un potentiel d'action ; pm : potentiel membranaire, s : seuil de décharge, pr : potentiel de repos, t : temps. *En bas à gauche* : décours temporel des perméabilités ; pe : perméabilité, $p. min$: perméabilité minimale. *Colonne de droite* : conditions de stimulation entraînant la décharge d'un potentiel d'action ; $pm(3)$: potentiel de membrane du neurone 3, s : seuil de décharge, pr : potentiel de repos, t : temps.

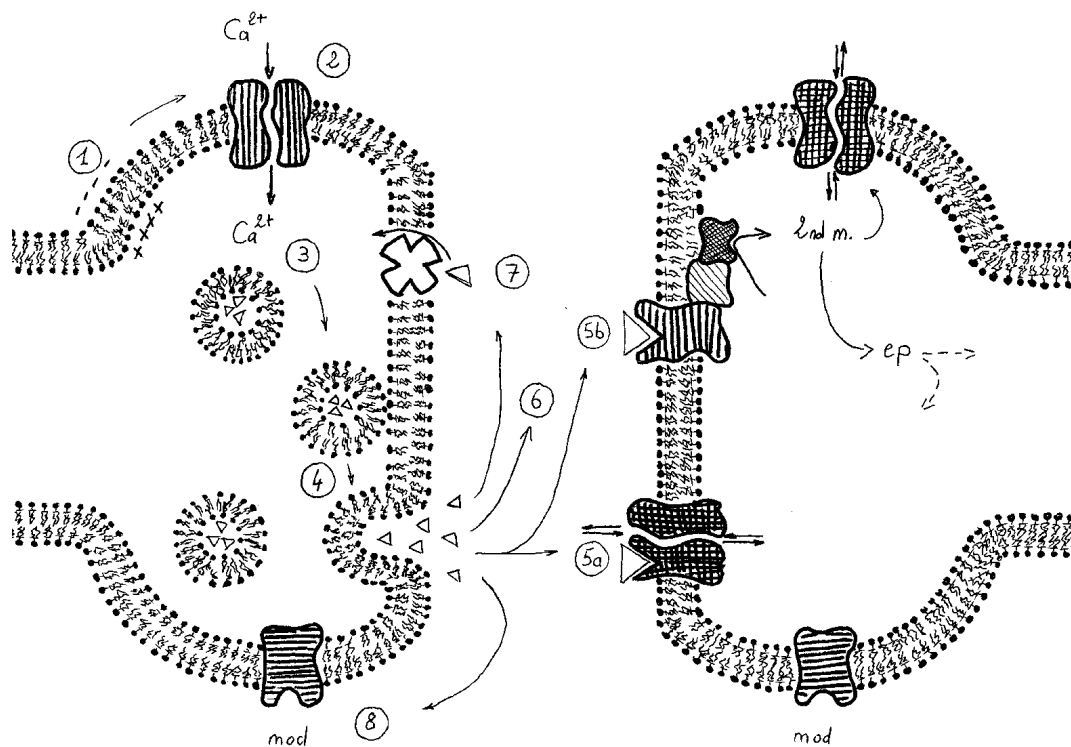


FIG. 7 – Les principales étapes de la transmission synaptique [*]. (1) Arrivée du potentiel d'action ; (2) Ouverture des canaux Ca^{2+} dépendant du potentiel et entrée du Ca^{2+} dans la cellule ; (3) Augmentation de la concentration du Ca^{2+} intracellulaire et chaîne de réactions entraînant (4) la fusion des vésicules pré-synaptiques avec la membrane cellulaire et la libération du neurotransmetteur ; (5a) Action du neurotransmetteur sur un récepteur-canal (ionotropique), ou (5b) action du neurotransmetteur sur un récepteur couplé à une protéine G (métabotropique) agissant sur la concentration d'un second messager (2nd m.) ; (6) Hydrolyse, (7) Recapteur, (8) Modulation (*mod*).

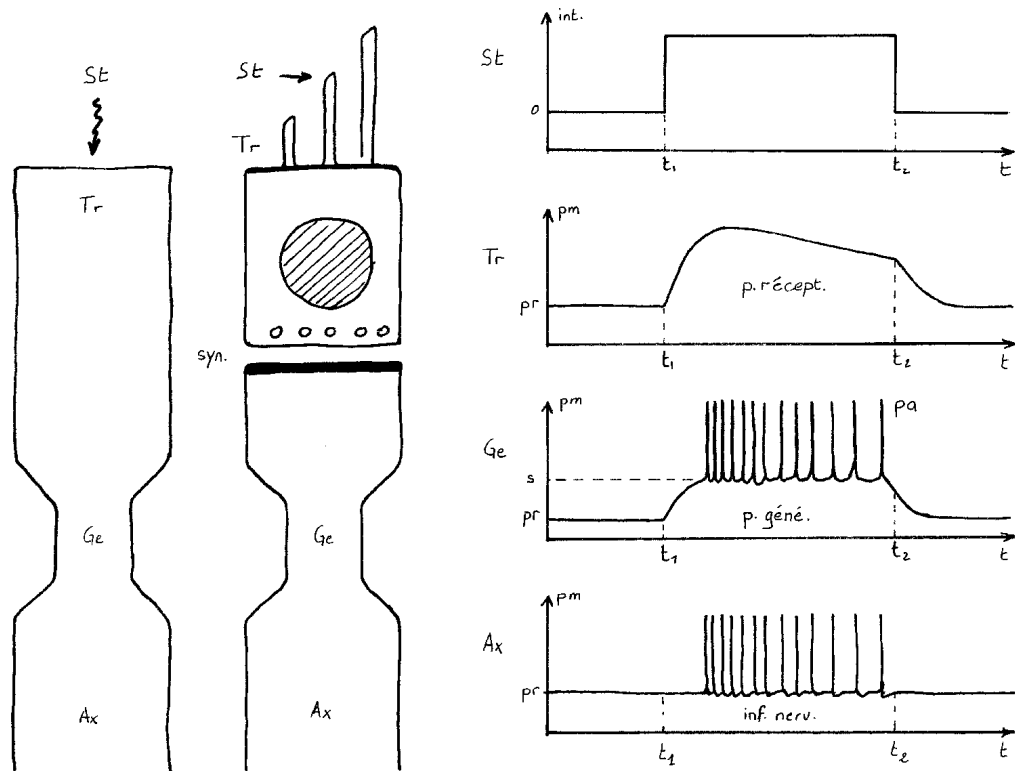


FIG. 8 – Les premières étapes de la conversion d'un stimulus en activité neuronale[*]. *St* : stimulus, *Tr* : site de transduction, *Ge* : site générateur, *Ax* : axone, *syn* : synapse, *int.* : intensité, *pm* : potentiel de membrane, *t* : temps, *p. récept* : potentiel récepteur, *p. géné* : potentiel générateur, *inf. nerv.* : influx nerveux.

Au niveau du site générateur l'arrivée des potentiels récepteurs crée un *potentiel générateur* qui permettra la genèse de *potentiels d'action* si son amplitude est suffisante (c'est-à-dire si elle dépasse le seuil de décharge).

Au niveau de la fibre nerveuse l'ensemble des potentiels d'action ainsi générés vont constituer l'*influx nerveux* qui va se propager le long de la fibre vers les structures plus centrales.

On peut remarquer que l'activité neuronales induite par une stimulation varie en *amplitude* au niveau du site de transduction et en *fréquence de décharge* des potentiels d'action dans la fibre nerveuse.

Les différents types de transduction

Les phénomènes qui permettent la transduction sont de deux types : *directe* (le stimulus entraîne la variation de perméabilité) ou *indirecte* (le stimulus agit sur la perméabilité par l'intermédiaire d'un récepteur protéique et d'un second messenger).

Transduction	Directe	Indirecte
Stimulus	Mécanique	Photon, molécule
V	V	V
V	V	Récepteur protéique
V	V	V
V	V	Chaîne de réactions
V	V	V
V	V	Second messenger
V	V	V
Variations de perméabilité	Ouverture de canaux	Ouverture/fermeture de canaux

La *transduction directe* a lieu principalement dans les mécanorécepteurs (récepteurs cutanés, cellules ciliées de l'audition, etc.). Dans ce cas, les canaux ioniques sont solidaires du *cytosquelette* de la cellule et les contraintes mécaniques appliquées sur la cellule par le stimulus mécanique (pression par exemple) se répercutent sur le canal induisant une modification de sa configuration et par conséquent une modification de perméabilité (ouverture du canal).

La *transduction indirecte* a lieu principalement dans les photorécepteurs et les chimiorécepteurs. Les étapes intermédiaires sont variables selon le type de sensibilité et seront décrites dans les cours correspondants.

3.3 Le codage

L'étude des relations entre les paramètres de la stimulation et les caractéristiques de la réponse, neuronale (le problème du *codage*) se fait à partir de stimuli simples. On considérera que de tels stimuli sont définis par deux grandeurs : leur *intensité* et leur *qualité*. Dans le cas d'un son l'intensité sera la «force» du son et sa qualité sera sa hauteur ; pour la lumière la qualité est la longueur d'onde (approximativement la couleur). Nous utiliserons le terme de qualité même s'il n'est pas possible de décrire celle-ci de façon unidimensionnelle ; dans toutes les modalités sensorielles, il s'agira du paramètre qui permet une discrimination *qualitative* des stimuli. Une fois définis par ces deux paramètres, les stimuli simples peuvent donc se représenter sur un *plan* pour lequel chaque axe représente l'un de ces paramètres. Nous l'appellerons : *le plan des stimuli*.

Dans ce qui suit, nous utilisons le terme d'*activité cellulaire* étant entendu que celle-ci correspond, soit à l'amplitude du potentiel de récepteur, soit à la fréquence de décharge dans le neurone qui suit le site générateur dans la voie sensorielle.

Effet de l'intensité du stimulus

De façon générale, la relation entre intensité de la stimulation et activité neuronale, pour une qualité constante, est une fonction croissante, c'est-à-dire que plus l'intensité est élevée plus l'activité cellulaire sera élevée (cf. Fig.9).

Cette relation débute pour une intensité suffisamment élevée : il y a un *seuil* en-dessous duquel la cellule ne répond pas.

La forme de la relation est de type logarithmique ou puissance et correspond aux lois observées en psychophysique lors de l'étude de la relation entre l'intensité de la stimulation et l'intensité *perçue* (respectivement, loi de Fechner

et loi de Stevens).

Les *récepteurs de la nociception* (douleur) sont des récepteurs à *haut seuil* (ils ne sont actifs que pour les stimulations très intenses) et présentent une caractéristique en *loi de puissance avec un exposant supérieur à 1* : dans ce cas leur activité augmente très vite avec l'intensité de la stimulation.

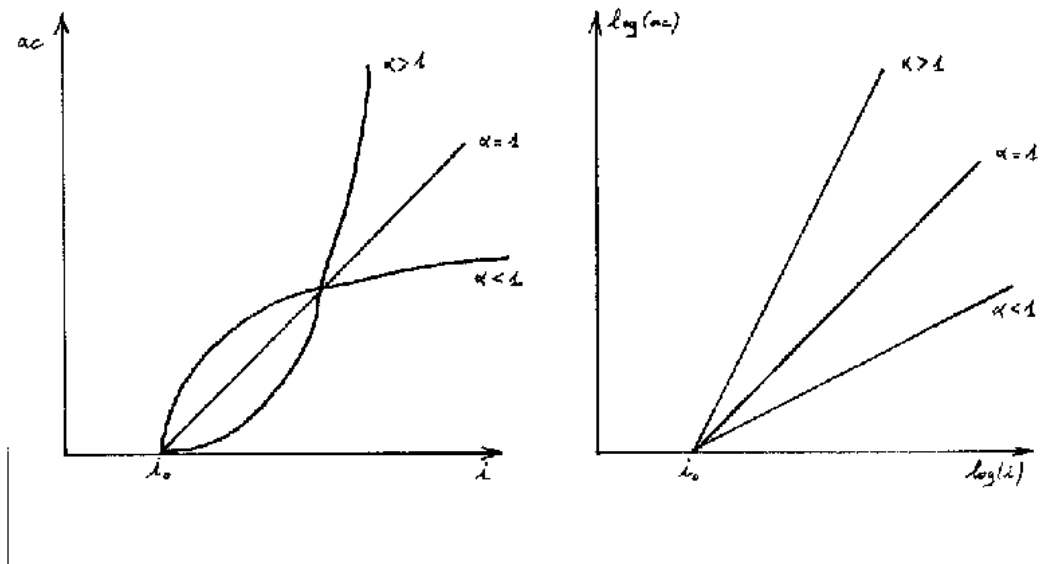


FIG. 9 – Représentation des variations de l'activité neuronale en fonction de l'intensité d'un stimulus selon une loi de puissance [*]. *ac* : activité cellulaire, *i* intensité de la stimulation, i_0 : seuil ; à droite en échelle logarithmique.

Effet de la qualité du stimulus

Pour une intensité donnée, un récepteur sensoriel ne répondra pas de la même façon à tous les stimuli de la catégorie à laquelle il est sensible. Il possède un *stimulus préférentiel*. On parle ainsi de la *spécificité* d'un récepteur qui est mise en évidence par l'étude de deux courbes (cf. Fig.10) :

1. *la courbe d'accord* qui représente la variation de l'activité cellulaire en fonction de la qualité de la stimulation
2. *la courbe de seuil* qui représente dans le plan des stimuli la valeur du seuil à laquelle la cellule commence à être activée. Cette courbe divise donc le plan des stimuli en deux : pour les stimuli sous la courbe la cellule est inactive, au-dessus la cellule est active.

Le stimulus préférentiel correspond donc au stimulus qui entraîne le maximum d'activité cellulaire pour une intensité donnée de stimulation ou au stimulus pour lequel la cellule répond pour un minimum d'intensité de stimulation.

On remarquera que ces deux courbes, qui représentent «l'accord entre l'activité de la cellule et la stimulation» sont souvent appelées indifféremment *courbe d'accord* dans la littérature bien qu'il ne faille pas confondre leurs représentations.

Ambiguïté du code unicellulaire

Si l'on cherche à retrouver les caractéristiques (qualité et intensité) d'un stimulus à partir de l'observation de l'activité cellulaire, on remarque qu'il est impossible de le faire sans ambiguïté. En effet, une même activité correspond à plusieurs stimuli différents : on dit que le *code unicellulaire est ambigü* (cf. Fig.11).

Ce phénomène est dû au fait que l'activité cellulaire est *univariante* (elle varie selon une seule dimension : amplitude du potentiel de récepteur ou fréquence de décharge) alors que les stimuli sont déterminés *au moins* par deux paramètres (intensité et qualité).

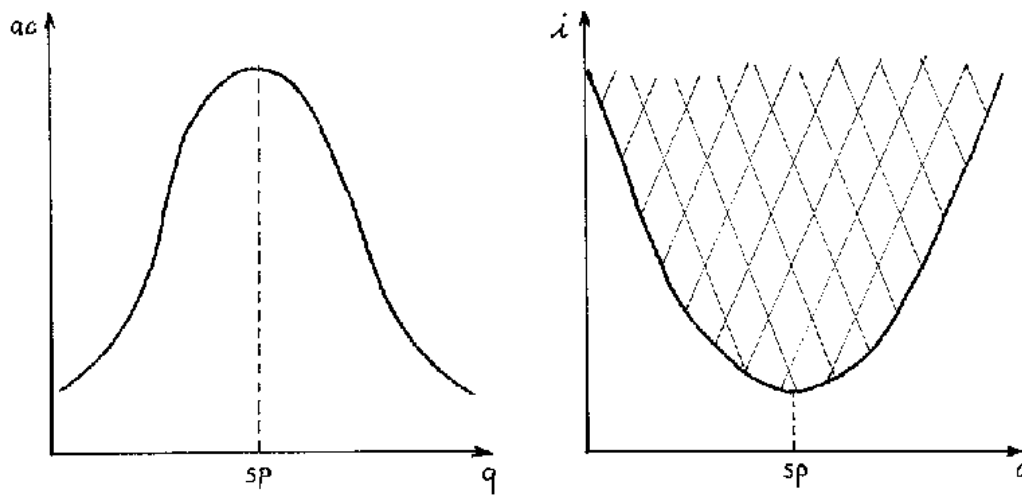


FIG. 10 – Les différentes représentations de l'accord entre l'activité cellulaire et le stimulus [*]. À gauche : courbe d'accord ; ac : activité cellulaire, q : qualité de la stimulation, sp : stimulus préférentiel. À droite : courbe de seuil ; i : intensité de la stimulation, q : qualité de la stimulation, sp : stimulus préférentiel.

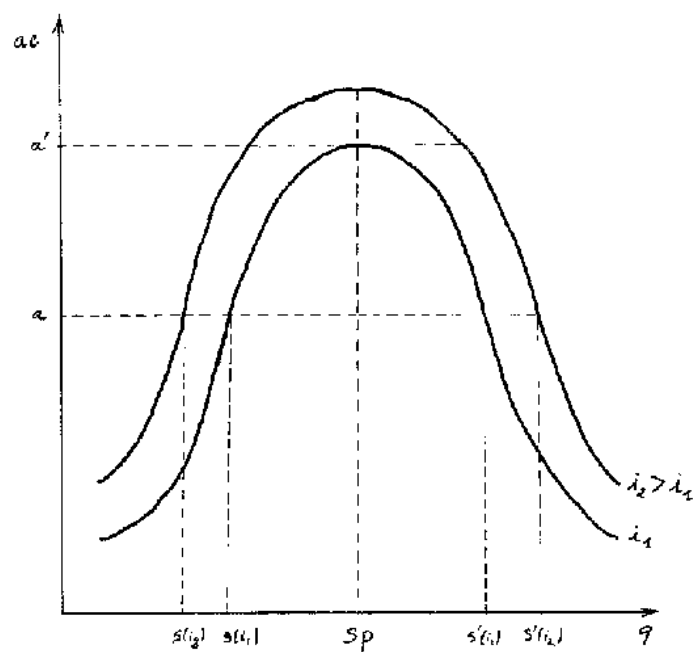


FIG. 11 – Représentation de l'ambiguïté du code unicellulaire [*]. ac : activité cellulaire, sp : stimulus préférentiel, q : qualité, i_1, i_2 : intensités différentes.

Adaptation

Lors d'une stimulation constante, l'activité des cellules décroît au cours du temps, cette caractéristique s'appelle l'*adaptation* de la cellule. Cette adaptation peut se faire plus ou moins rapidement, on distingue alors les deux extrêmes (cf. Fig.12) :

- les cellules qui *s'adaptent rapidement* à la stimulation, elles ont une activité brève concomitante des variations de la stimulation ; on dit que cette activité est *phasique*. Ces cellules rendent donc compte des aspects *dynamiques* de la stimulation, c'est-à-dire des mouvements et des changements de stimulation.
- les cellules qui *s'adaptent lentement* à la stimulation, elles ont une activité soutenue pendant toute la durée de la stimulation ; on dit que cette activité est *tonique*. Ces cellules rendent donc compte des aspects *statiques* de la stimulation, c'est-à-dire des positions ou des caractéristiques constantes de la stimulation.

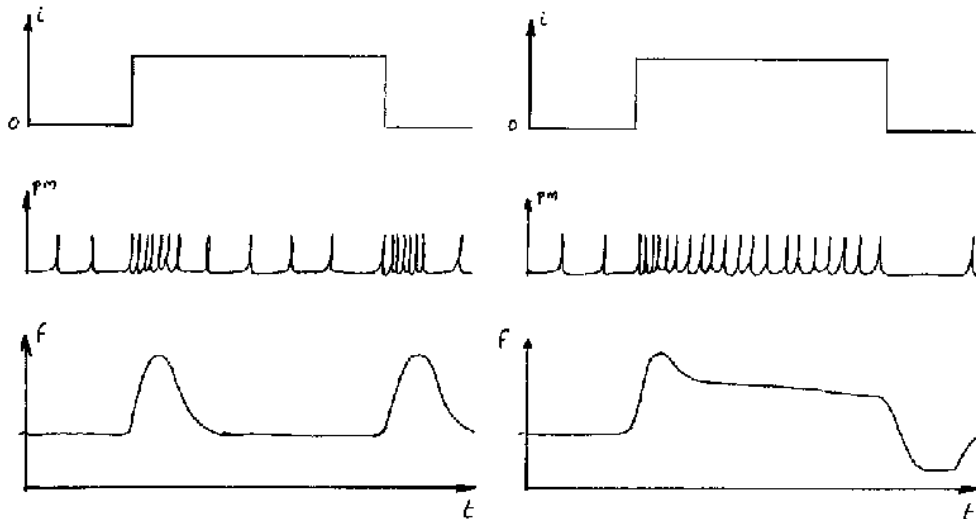


FIG. 12 – Adaptation cellulaire [*]. À gauche : cellule à adaptation rapide. À droite : cellule à adaptation lente. i : intensité, pm : potentiel de membrane, f : fréquence de décharge, t : temps.

3.4 Exemple des récepteurs de la somesthésie

Nous allons illustrer ces différentes propriétés en utilisant les récepteurs de la somesthésie comme exemples.

Les différents types de récepteurs

La somesthésie se fonde sur les informations sensorielles fournies par les récepteurs de la peau (cf. Fig.13) et les récepteurs dits «profonds» (récepteurs musculaires, articulaires et tendineux, cf. Fig.14).

Les récepteurs de la sensibilité cutanée (peau) se distribuent de façon différentielle selon que la peau porte des poils ou non (peau pileuse et peau glabre). La peau pileuse est caractérisée par les *récepteurs des follicules pileux* ; il s'agit d'un regroupement de récepteurs trouvés dans la peau glabre mais de façon plus éparse. La peau glabre présente des *terminaisons nerveuses libres*, des *récepteurs de Merkel* et différents types de *corpuscules sensoriels*. Les terminaisons nerveuses libres, les récepteurs de Merkel et les corpuscules de Meissner sont superficiels alors que les corpuscules de Ruffini et de Pacini sont sous-cutanés. Les terminaisons nerveuses libres ont principalement des fonctions de *nocicepteurs* et de *thermorécepteurs* alors que les corpuscules sont des *mécanorécepteurs*.

Les récepteurs des sensibilités somatiques profondes sont de trois types :

1. Les récepteurs musculaires : les *fuseaux neuromusculaires* sont des structures complexes associant des fibres sensorielles et des cellules musculaires différenciées ; ils sont présents au niveau des muscles et rendent compte de la contraction musculaire (dynamique et statique).
2. Les récepteurs tendineux : les *organes tendineux de Golgi* sont présents dans les tissus à la limite entre les muscles et les tendons ; ils rendent compte de l'état de contraction et de tension des muscles.

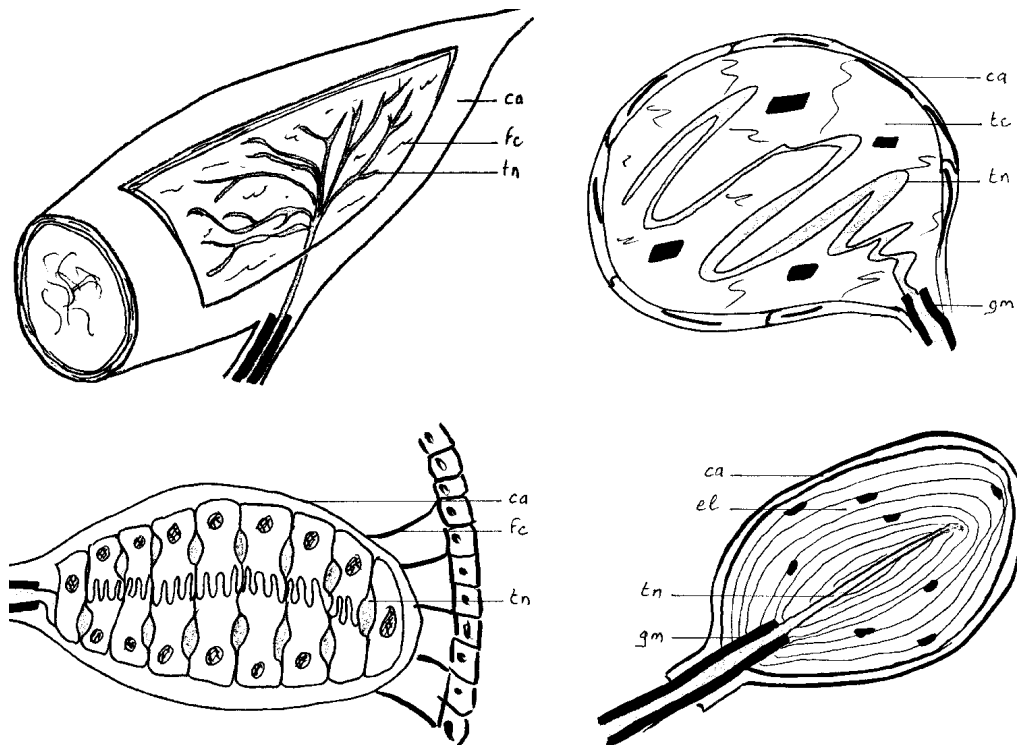


FIG. 13 – Les corpuscules de la sensibilité cutanée [*] De gauche à droite et de haut en bas : corpuscules de Ruffini, de Krause, de Meissner et de Pacini. *ca* : capsule, *fc* : fibre de collagène, *tn* : terminaison nerveuse, *gm* : gaine de myéline, *el* : enveloppes lamellaires, *tc* : tissu conjonctif.

3. Les récepteurs articulaires sont composés de mécanorécepteurs ayant des caractéristiques proches des récepteurs cutanés ; leur activité se déclenche pour les ouvertures extrêmes des articulations et est faible pour les ouvertures moyennes liées aux mouvements habituels.

La spécificité des récepteurs cutanés

La spécificité des réponses des mécanorécepteurs cutanés est dépendante du type de corpuscule qui entoure le site de transduction (cf. Fig.15). Les corpuscules de Meissner sont préférentiellement sensibles aux basses fréquences (20-30Hz), les corpuscules de Pacini aux hautes fréquences (60-400Hz) et les cellules de Merkel aux très basses fréquences (5-15Hz). On peut noter que les capacités de discrimination humaine intègrent celles des récepteurs sensoriels.

Adaptation des récepteurs de la somesthésie

Les mécanorécepteurs cutanés sont classés selon leur *vitesse d'adaptation* et selon la taille de leur *champ récepteur* (portion de peau dont la stimulation entraîne l'activité du mécanorécepteur). Les récepteurs à adaptation rapide (ARI, corpuscules de Meissner) et lente (ALI, disques de Merkel) de type I ont des champs récepteurs de petite taille à limite nette alors que les mécanorécepteurs à adaptation rapide (ARI, corpuscules de Pacini) et lente (ALII, corpuscules de Ruffini) de type II ont des champs récepteurs de grande taille à limite floue. On notera que le début de la décharge tonique des récepteurs à adaptation lente possède une période transitoire pendant laquelle la fréquence de décharge est plus élevée. Cette partie de l'influx nerveux rend ainsi compte de la vitesse de variation de la pression cutanée (cf. Fig.16).

Les fuseaux neuromusculaires génèrent un influx nerveux du même type que celui des récepteurs à adaptation lente : la période transitoire rendra compte de la vitesse de modification de la longueur du muscle (ce sera une réponse à la dynamique du mouvement) et la période de décharge soutenue rendra compte de la longueur du muscle correspondant à la nouvelle position.

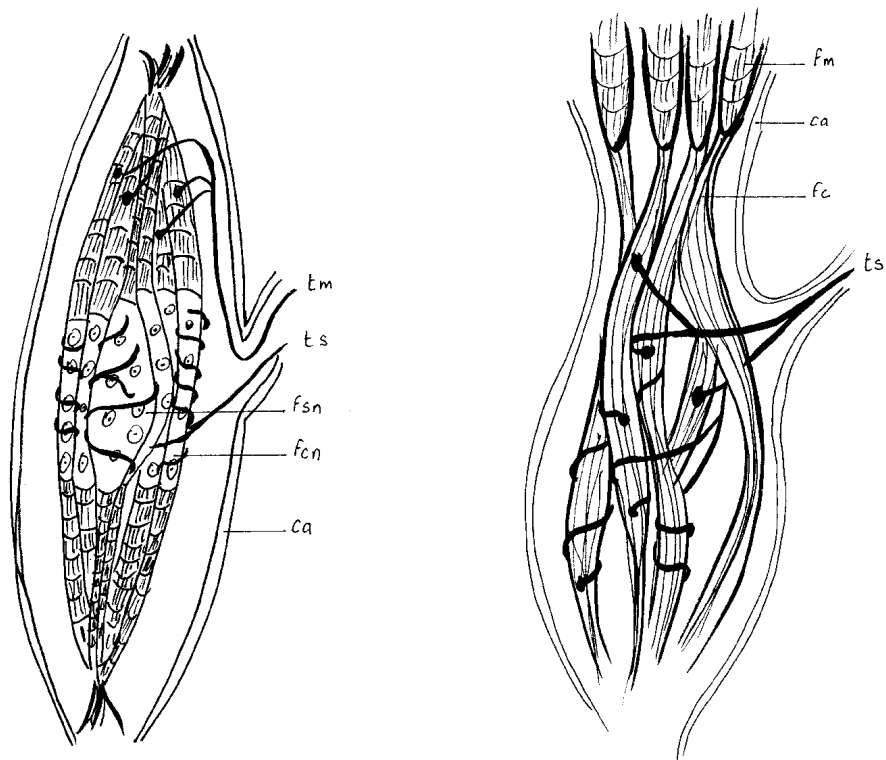


FIG. 14 – Récepteurs de la sensibilité somatique profonde [*]. À gauche : fuseau neuromusculaire ; *ca* : capsule, *tm* : terminaison motrice, *ts* : terminaison sensorielle, *fcn* : fibre à chaîne nucléaire, *fsn* : fibre à sac nucléaire. À droite : organe tendineux de Golgi ; *fm* : fibre musculaire striée, *fc* : fibre de collagène, *ca* : capsule, *ts* : terminaison sensorielle.

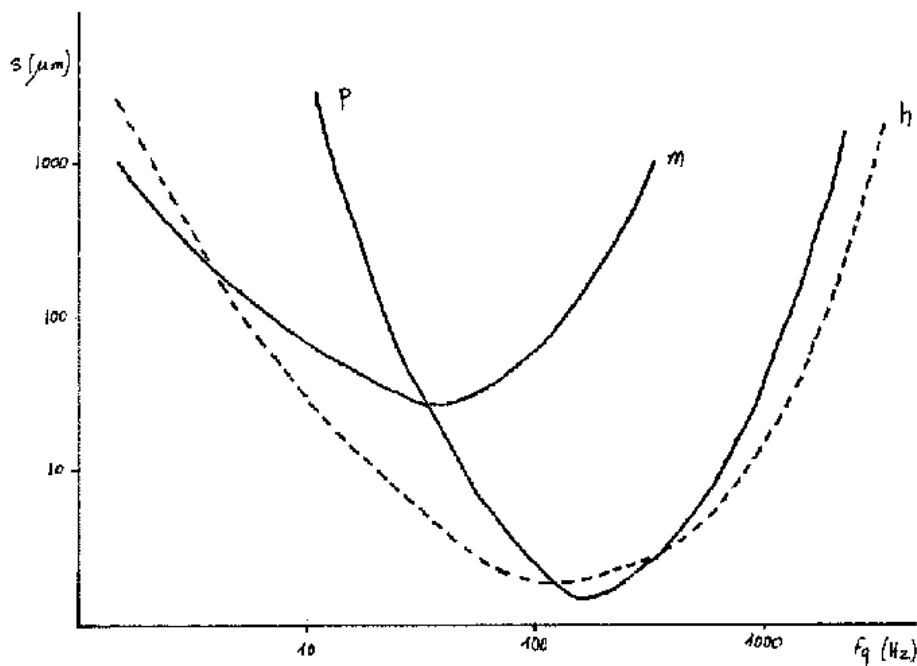


FIG. 15 – Spécificités des corpuscules sensoriels représentées par leur courbe de seuil [*]. *p* : corpuscules de Pacini, *m* : corpuscules de Meissner, *h* : discrimination humaine, *s* : intensité de la stimulation (en micromètre), *fq* : fréquence (en Hertz) ; les échelles sont logarithmiques.

4 Les voies sensorielles et les réseaux neuronaux

Du fait de l'ambiguïté du code unicellulaire, les capacités de discrimination des stimuli ne peuvent être comprises qu'en prenant en compte l'activité de plusieurs populations de cellules. Dans cette partie, les principales propriétés issues des coopérations cellulaires seront abordées de façon schématique. L'anatomie des voies de la somesthésie permettra une première approche de l'anatomie des voies sensorielles.

4.1 Traitement de l'information dans les réseaux neuronaux

L'analyse de la structure des réseaux neuronaux permet souvent de déterminer des fonctions remplies par des petits groupements de cellules. Nous aborderons les principales caractéristiques des réseaux impliqués dans le traitement de l'information sensorielle.

La notion de champ récepteur

Du point de vue anatomique, le *champ récepteur* d'une cellule correspond à l'ensemble des récepteurs sensoriels connectés de façon directe ou indirecte à cette cellule. Néanmoins cette définition n'est pas utilisable lorsque l'on dépasse les toutes premières étapes d'une voie sensorielle. On peut donc compléter cette définition anatomique par une définition fonctionnelle.

Les récepteurs sensoriels étant sensibles à un ensemble bien défini de stimulations, on peut donc aussi définir le champ récepteur d'une cellule comme l'ensemble des stimuli qui modifient l'activité d'une cellule. Cette notion peut donc être rapprochée de celle de stimulus préférentiel vue plus haut.

Selon la structure du réseau neuronal connectant les récepteurs à la cellule, les champs récepteurs peuvent être *homogènes*, c'est-à-dire que la cellule répond de façon identique quelle que soit la position du stimulus dans son

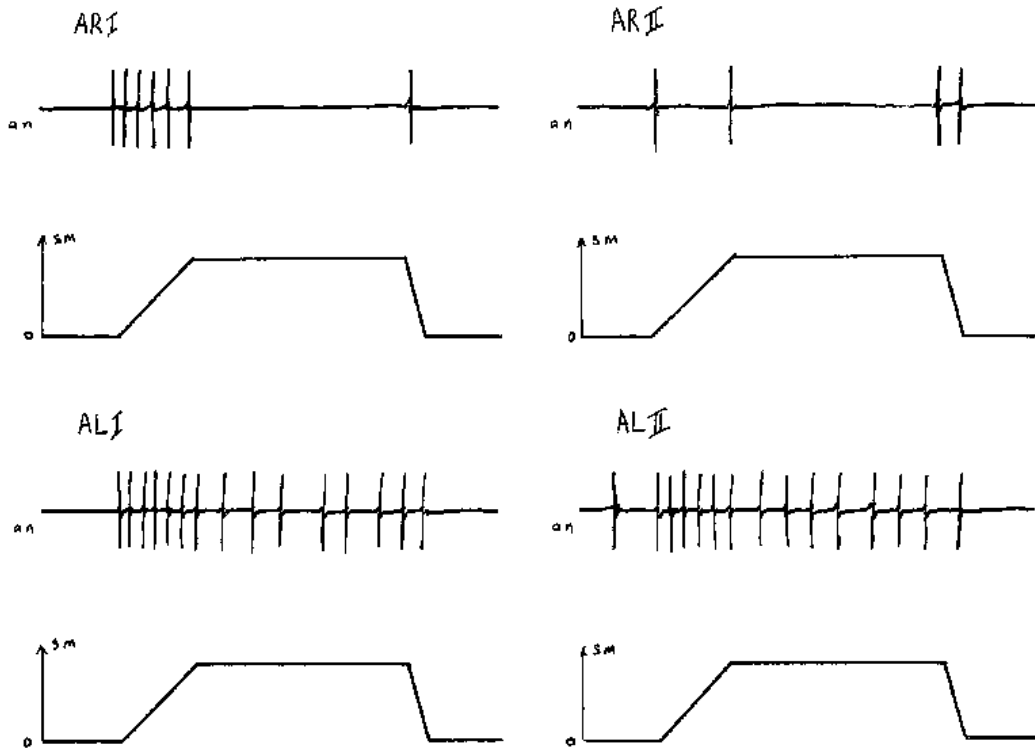


FIG. 16 – Adaptation des mécanorécepteurs cutanés [*]. *ARI* : adaptation rapide type I, *ALI* : adaptation lente type I, *ARII* : adaptation rapide type II, *ALII* : adaptation lente type II, *an* : activité neuronale, *sm* stimulus mécanique, *t* : temps.

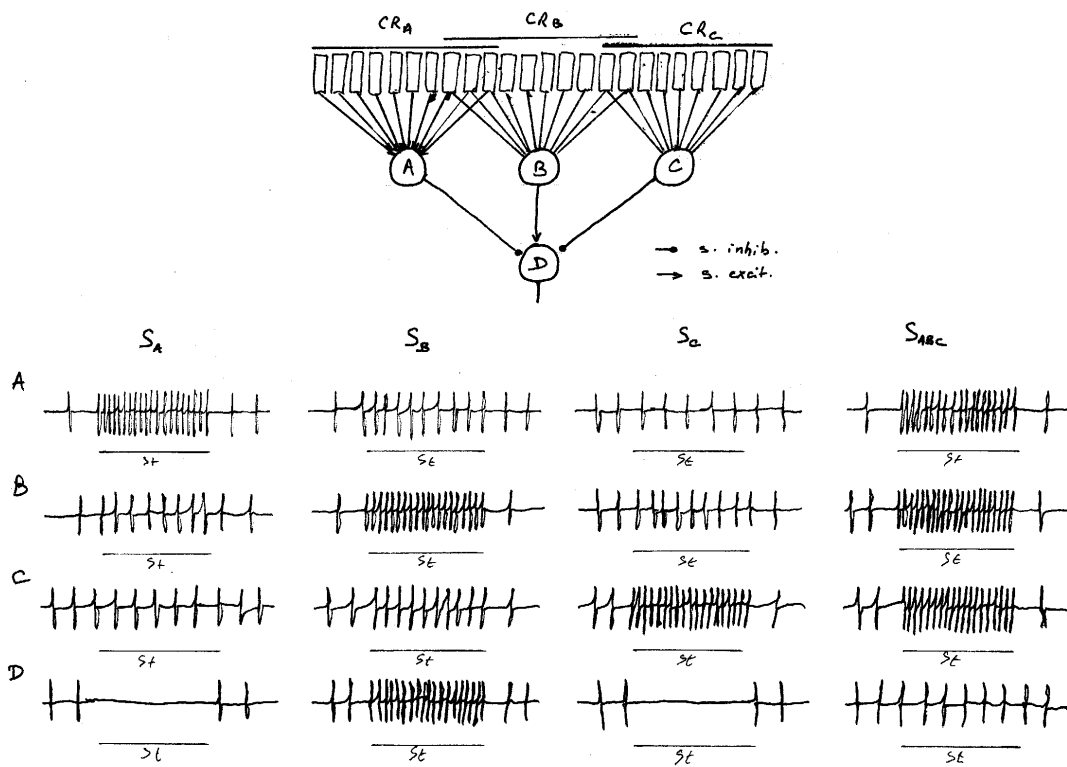


FIG. 17 – Schéma d'un champ récepteur. Réseau neuronal et activités des cellules lors de stimulations différentes. *s. inhib* : synapse inhibitrice, *s. excit* : synapse excitatrice, *CR* : champ récepteur ; la cellule D possède un champ récepteur à antagonisme centre-pourtour. S_X : stimulation du champ récepteur de X, *st* : stimulation.

champ récepteur, ou *hétérogènes*, c'est-à-dire que la cellule répond de façon opposée selon que l'on stimule le centre ou la périphérie de son champ récepteur. On dit alors que la cellule possède un *champ récepteur à antagonisme centre-pourtour*. Dans ce cas la cellule répond au *contraste* de stimulations (la différence de stimulation entre le centre et la périphérie) et non à une valeur absolue de stimulation ; elle réalise donc la *comparaison* des stimulations centrales et périphériques.

Les topies sensorielles

On peut remarquer que le champ récepteur d'une cellule lui permet d'être sensible à des stimulations localisées spatialement. Comme nous l'avons vu dans la définition de l'organisation topologique des voies sensorielles, les relations de proximité sont conservées tout au long d'une voie sensorielle. De ce fait, on assiste à une sorte de projection des ensembles de récepteurs dans les voies sensorielles et surtout au niveau des cortex sensoriels primaires. Ces projections ont pour conséquence une représentation spatiale des surfaces sensibles que l'on peut comparer à une carte représentant les différentes portions des surfaces sensorielles à des échelles différentes. Ces cartes s'appellent des *topies sensorielles* ; on parle de *rétinotopie* (pour la rétine), *somatotopie* (pour le corps) ou *tonotopie* (pour la cochlée).

Les échelles de représentation des surfaces sensorielles sont influencées par deux facteurs principaux :

1. La *structure du réseau* : les réseaux *divergents* (c'est-à-dire les réseaux pour lesquels un faible nombre de cellules en contacte un nombre plus grand) agrandissent les représentations alors que les réseaux *convergens* (c'est-à-dire les réseaux pour lesquels un grand nombre de cellules en contacte un nombre plus faible) les diminuent.
2. La *densité de récepteurs* : les portions de surface sensible présentant une faible densité de récepteurs (c'est-à-dire un faible nombre de récepteurs par unité de surface) seront moins représentées que celles présentant une forte densité de récepteurs.

Les capacités de discrimination sont corrélées à la taille des représentations ; ainsi, les capacités de discrimination tactile sont-elles moindres pour le mollet que pour la pulpe des doigts (principalement le pouce et l'index) et les capacités de discrimination visuelle sont optimales au niveau de la *fovéa* (zone de la rétine où se projette le point de fixation visuel) caractérisée par une forte densité de récepteurs et un réseau neuronal divergent.

Les codes de populations

Nous avons vu que le code unicellulaire est ambigu (une activité neuronale peut correspondre à plusieurs stimuli différents) ; pour lever cette ambiguïté, il est donc nécessaire d'utiliser plusieurs populations de cellules. On parle alors de *code de populations*. Ces activités multicellulaires entrent alors dans la définition neuronale de l'intensité et la qualité d'une stimulation. Ces effets peuvent être démontrés à partir des courbes de seuil et d'accord des différentes populations de cellules.

1. Codage de l'intensité

Lorsque l'on prend en compte plusieurs populations de cellules ayant des spécificités différentes au sein d'une même modalité sensorielle, on se rend compte qu'en augmentant l'intensité de stimulation, on entraîne l'activité de cellules qui sont de moins en moins spécifiques du stimulus utilisé. On parle alors de *phénomène de recrutement* (cf. Fig.19). De cette façon, l'intensité de la stimulation, codée dans l'activité unicellulaire, est aussi codée dans *l'étendue de la population de cellules activées*.

2. Codage de la qualité

De même, lorsque l'on prend en compte plusieurs populations de cellules ayant des spécificités différentes au sein d'une même modalité sensorielle, on remarque qu'un stimulus de qualité donnée entraîne des activations différentes dans chaque population (cf. Fig.20). C'est le cas par exemple des différentes familles de cônes pour la vision (chaque famille est sensible à des portions différentes du spectre de la lumière visible) ou des mécanorécepteurs dont nous avons parlé plus haut (cf. Fig.15). Les rapports d'activité sont constants quelle que soit l'intensité de stimulation ; ce sont donc ces rapports d'activité qui rendent compte de la qualité de la stimulation indépendamment de l'intensité de la stimulation.

Pour que ces rapports d'activité soient utilisés par les réseaux neuronaux, il est donc nécessaire qu'un processus de *comparaison* des activités des différentes populations soit réalisé dans les réseaux neuronaux. Nous avons vu qu'un tel processus existe grâce aux *champs récepteurs à antagonisme centre-pourtour*. L'activité de certaines cellules ganglionnaires de la rétine (les cellules dites «bêta») sont des exemples typiques de cette fonction. En effet, ces cellules possèdent des champs récepteurs à antagonisme centre-pourtour pour

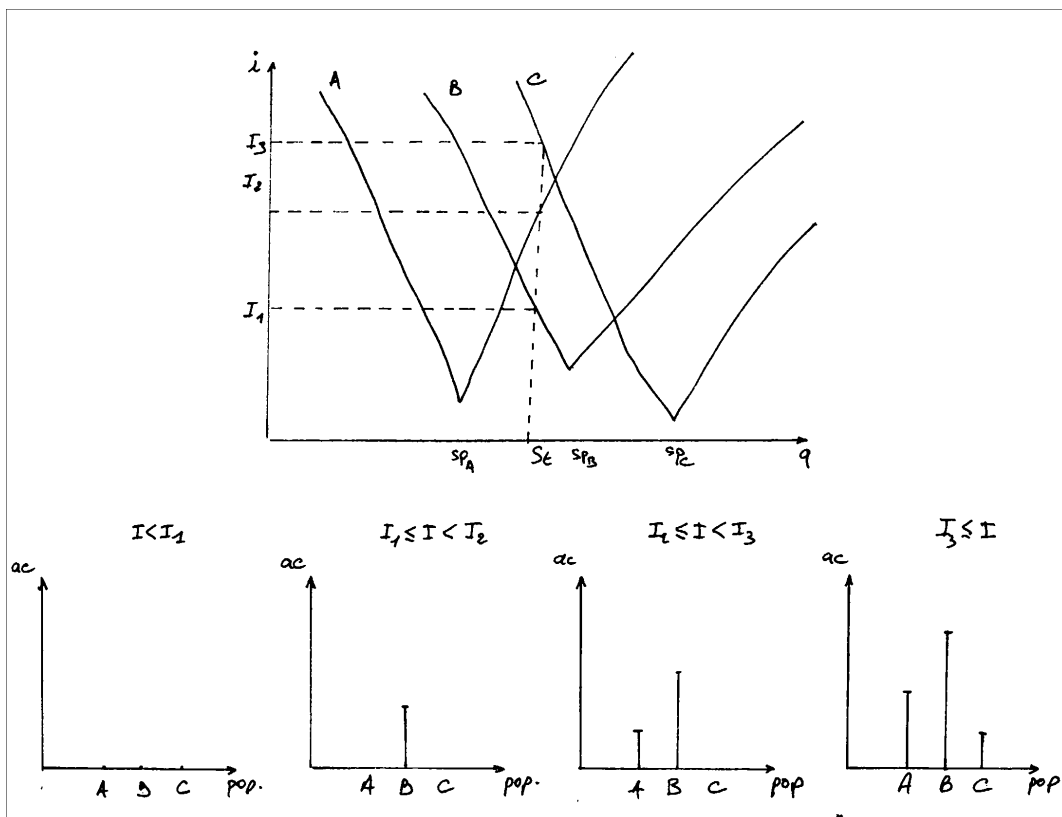


FIG. 18 – Codage de l'intensité par une population de cellules. i : intensité de la stimulation, q : qualité de la stimulation, A, B et C : différentes populations de cellules, sp_x : stimulus préférentiel de x, st : stimulus, ac : activité cellulaire, pop : population de cellules.

lesquels le centre est principalement connecté à une famille de récepteurs alors que la périphérie est connectée à une autre famille de récepteurs. La comparaison de l'activité dans chacune des populations permet donc à ces cellules ganglionnaires de rendre compte de la couleur de la stimulation.

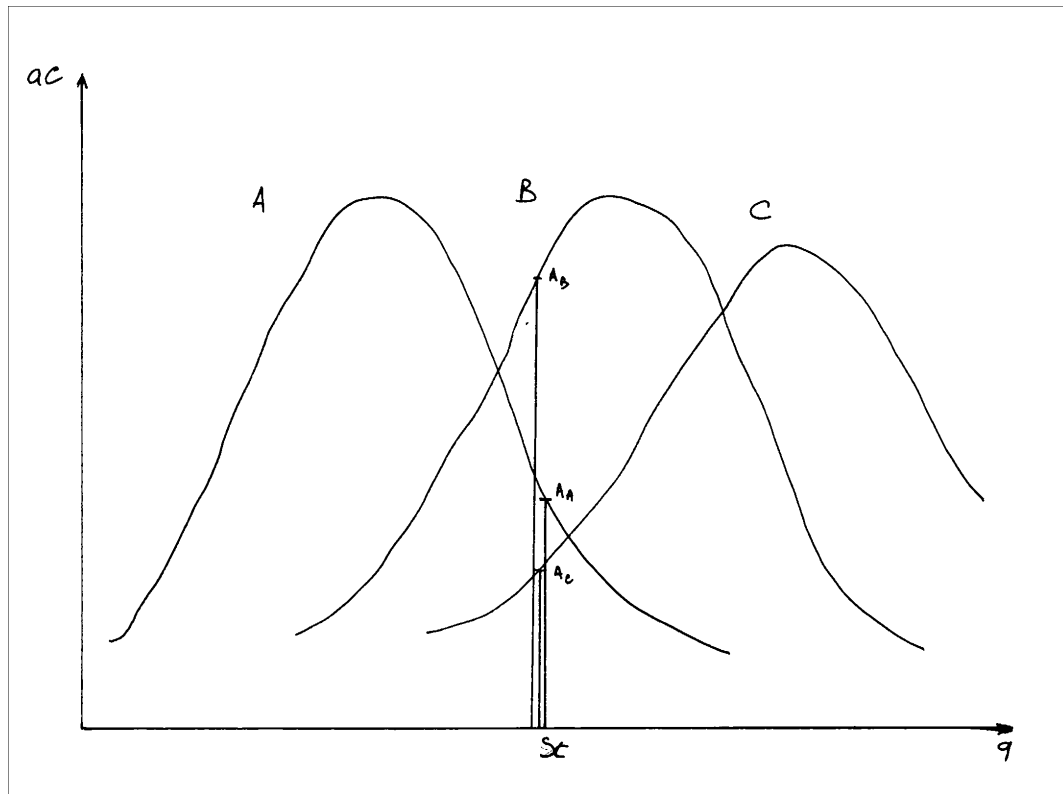


FIG. 19 – Codage de la qualité par une population de cellules. ac : activité cellulaire, q : qualité, A, B et C : différentes populations de cellules, A_X : activité de X.

4.2 Un exemple de voies sensorielles : les voies de la somesthésie

Les voies de la somesthésie sont le support de la sensibilité somatique qui comprend : une sensibilité *tactile fine* (le toucher ou *tact épicrotique*) et une sensibilité plus grossière incluant principalement les sensations de *douleur et de température* (*tact protopathique*). Les fibres issues des récepteurs qui permettent ses sensibilités empruntent les nerfs rachidiens pour la sensibilité du corps et les nerfs crâniens de la cinquième paire dits «trijumeaux» (ou nerfs V) pour la sensibilité du visage.

L'ensemble des champs récepteurs des récepteurs de la sensibilité somatique d'un même nerf rachidien forment le *dermatome* de ce nerf. Il s'agit donc de la portion de peau dont la stimulation sera transmise par un seul nerf.

La voie du tact épicrotique

Les axones des mécanorécepteurs du tact fin arrivent au niveau de la moelle spinale et empruntent les *faisceaux des colonnes dorsales* pour faire relais au niveau des cellules des *noyaux des colonnes dorsales* au niveau du *bulbe rachidien* de l'encéphale. Les fibres en provenance de la partie inférieure du corps forment le tractus gracile de Goll (tractus gracilis) et les fibres en provenance de la partie supérieure du corps forment le tractus cunéiforme de Burdach (tractus cuneatus). Elles se terminent sur les noyaux associés : nucleus gracilis et nucleus cuneatus respectivement. Les axones des cellules des noyaux des colonnes dorsales forment le *lemnisque médial* qui croisent la ligne médiane (axe de symétrie du corps) avant de connecter les cellules du *noyau ventral postérieur du thalamus* (région latérale). Les fibres en provenance du *noyau du trijumeau* rejoignent le lemnisque médial au niveau du mésencéphale : toutes les informations sensorielles somesthésiques sont donc représentées au niveau du thalamus. Les cellules relais du noyau spécifique du thalamus projettent au niveau du *cortex somatosensoriel primaire* situé au niveau du *gyrus postcentral*.

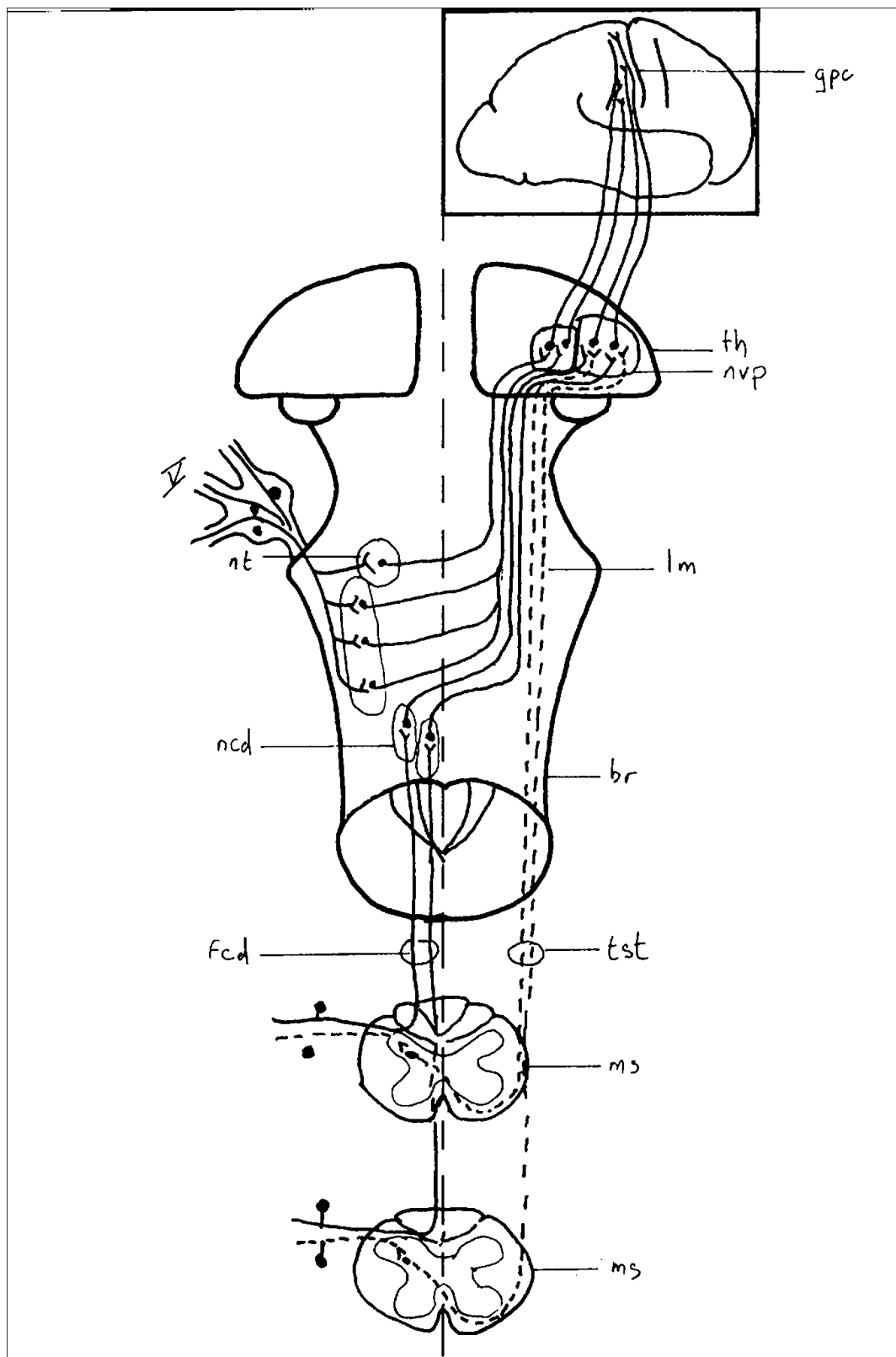


FIG. 20 – Voies de la somesthésie : voie du tact épicrotique et voie du tact protopathique. *gpc* : gyrus postcentral, *th* : thalamus, *nvp* : noyau ventral postérieur du thalamus, *lm* : lemnisque médial, *br* : bulbe rachidien, *tst* tractus spino-thalamique, *ms* : moelle spinale, *fst* : faisceau des colonnes dorsales, *ncd* : noyaux des colonnes dorsales, *nt* : noyau sensoriel principal du trijumeau, *V* : nerfs trijumeaux.

La voie du tact protopathique

Les axones des cellules réceptrices des sensations douloureuses et de température font un premier relais au niveau spinal (partie latérale de la racine dorsale). Les axones de ces neurones croisent la ligne médiane (au niveau spinal) vers le côté opposé et remontent dans le cordon latéral en tant que *tractus spinothalamique latéral*. Les fibres spinothalamiques rejoignent le lemnisque médial au niveau du mésencéphale et une grande partie d'entre elles se termine sur les cellules du *noyau ventral postérieur du thalamus* (région ventrale). Ces cellules projettent ensuite vers le cortex somatosensoriel primaire.

Remarques

1. Ces exemples montrent que les informations sensorielles en provenance d'un côté du corps sont projetées sur le cortex du côté opposé. Ce croisement des fibres des voies sensorielles (on parle de *décussation*) se retrouve dans d'autres systèmes sensoriels et selon des modalités propres (croisement partiel des fibres pour la voie visuelle ou projections bilatérales pour la voie auditive par exemple).
2. L'anatomie des voies sensorielles illustre bien les principes de projection topique de informations sensorielles.
3. L'activité des différents relais présents sur le trajet afférent des voies sensorielles dépend à la fois des stimulations périphériques et d'influences centrifuges qui les modulent. C'est particulièrement vrai au niveau du thalamus qui peut ainsi agir de façon à sélectionner les informations sensorielles qui seront transmises au cortex.
4. L'intégration des informations sensorielles permettant les processus de reconnaissance, de discrimination ou de perception ne s'arrête pas au niveau du cortex sensoriel primaire. De telles fonctions nécessitent l'intervention de zones corticales qualifiées de *cortex associatifs*. La compréhension fine du fonctionnement cortical dans de tels processus est un domaine de recherche actif et ouvert.

5 Pour en savoir plus

- Bear M.F. et coll. (2007) *Neurosciences : à la découverte du cerveau* 3^{me} éd., éditions Pradel.
- Purves D. et coll. (2005) *Neurosciences* 3^{me} éd., éditions De Boeck
- Kahle W. (2002) *Atlas de poche d'anatomie. 3. Système nerveux et organes des sens* 3^{me} éd., Flammarion Médecine-Sciences.
- Pezard L. (2005) *Sentir - Manuel de physiologie sensorielle. I. Processus périphériques* éditions des Archives Contemporaines - Gordon and Breach Science Publishers.