

# ASPECTS PHYSIOLOGIQUES DE L'ADAPTATION REGIONALE A L'OBSCURITE CHEZ LES NORMAUX Y COMPRIS LA SOMMATION SPATIALE \*

PAR

SIGMOND SUCS, M.D.

Bruxelles - Belgique

## 1) *Appareillage utilisé pour l'adaptation régionale à l'obscurité*

### *Le périmètre statique de Goldmann:*

C'est un périmètre quantitatif qui permet de déterminer le seuil différentiel de la sensation lumineuse dans un point déterminé du champ visuel sur n'importe quel méridien à une distance désirée de la fovéola.

Cet appareil permet d'utiliser des spots lumineux de diverses surfaces (grâce à l'interposition de différents diaphragmes): 64, 16, 4, 1, 1/4 et 1/16 mm<sup>2</sup> de surface (pour les valeurs angulaires des spots utilisés, voir figure 1). Grâce à une gamme de filtres gris la luminance de l'objet peut varier très progressivement entre 1000 et 0,00125 apostilb par échelon successif de 10%.

Dans notre cas la luminance du fond était réglée à 0 et l'examen s'effectuait dans l'obscurité totale.

Ce périmètre garantit la constance des conditions d'examen et celle de la luminance initiale de l'objet, grâce à un stabilisateur de courant, à un potentiomètre et à un luxmètre.

Pendant l'examen, la tête du sujet est placée dans la coupole et fixée au moyen d'un dispositif prévu dans l'appareil. Les réponses du sujet sont relevées sur un schéma approprié.

\* Travail du Service de Médecine Légale. Directeur: Prof. J. J. Desmarez.

	Surface des tests en mm <sup>2</sup>	a mm	b mm	$\alpha$	$\beta$
V	64	10,65	7,66	2°	19° 28'
IV	16	5,32	3,83	1°	44'
III	4	2,66	1,92	30'	22'
II	1	1,33	0,96	15'	11'
I	1/4	0,66	0,48	7 1/2'	5 1/2'
0	1/16	0,33	0,24	3 3/4'	2 3/4'

Figure 1

Valeur des spots lumineux du périmètre statique de Goldmann. La première colonne représente la numérotation des spots en fonction de la surface. La deuxième colonne donne la surface des spots en mm<sup>2</sup>. Les colonnes a et b donnent la moyenne en mm du grand et du petit axe du test.  $\alpha$  et  $\beta$ : valeur angulaire de a et de b à une distance de 300 mm. (d'après Haag-Streit A. G.).

## 2). Technique d'examen pour l'adaptation régionale à l'obscurité

Dans cette série d'expériences, le périmètre statique de Goldmann a été utilisé en combinaison avec l'adaptomètre de Goldmann-Weekers (Goldmann 1944, 1950 et Weekers 1950).

Ce dernier appareil a servi pour l'éblouissement et pour l'enregistrement du temps. Dans l'intention de neutraliser, l'effet pupillaire autant que possible, la pupille a été dilatée au mydriaticum + phényléphrine 10% (diamètre pupillaire = 7 mm ou plus), ce qui a permis de mieux contrôler le niveau d'énergie de l'éblouissement. L'adaptation lumineuse a été effectuée avec une pupille sténopéique située à 10 mm devant le centre de la cornée (diamètre de l'ouverture = 5 mm): l'intensité lumineuse valait 2000 lux, et la durée de l'éblouissement était de cinq minutes, de telle façon que la quantité de quanta reçue par la rétine soit aussi constante que possible dans toute les expériences.

Nous avons effectué les mesures dans l'obscurité totale, l'éclairage rouge de l'adaptomètre statique ayant été supprimé afin d'éliminer l'interférence éventuelle de ce facteur.

Lors de la mesure de l'adaptation à l'obscurité, outre la pupille artificielle, l'accommodation étant supprimée en partie, les sujets étaient munis de verres correcteurs afin d'obtenir une acuité visuelle optimale.

Six sujets normaux emmétropes (acuité visuelle 10/10) entraînés ont particulièrement été étudiés. L'âge des sujets variait entre 25 et 40 ans.

Notre technique comportait les phases suivantes:

7 min. de séjour dans une demi-obscurité suivies de

3 min. dans l'obscurité totale et ensuite

5 min. d'adaptation à la lumière de 2000 Lux à adaptomètre de Goldmann-Weekers.

Ensuite on a relevé le seuil de perception lumineuse à l'obscurité totale au périmètre statique de Goldmann qui donne les valeurs absolues en asb. Nous avons effectué une vingtaine de mesures pendant une période de 25 à 30 minutes. Pendant cette période, on a enregistré, en fonction du temps, le seuil de perception lumineuse à 0°, 5°, 10°, 15° et 30° de la fovéola sur le méridien horizontal nasal avec des objets lumineux de 1, 1/4, et 1/16 mm<sup>2</sup> de surface.

Nous avons enregistré le temps sur le tambour de l'adaptomètre de Goldmann-Weekers.

L'objet lumineux était présenté pendant 1 seconde avec un intervalle de 3 secondes, le sujet devant répondre "oui" lors de la perception du test. Entre les mesures il était recommandé de fermer l'oeil examiné. La fixation de l'oeil examiné a été assurée par 1 point rouge juste supra-liminaire, sauf à 0° où nous avons utilisé 4 points rouges juste supra-liminaires.

L'autre oeil était caché durant tout l'examen, y compris la préadaptation lumineuse ou éblouissement.

### 3) Problèmes étudiés.

Ce travail comportait l'étude de différents problèmes:

a) Etudier la variation du seuil de l'adaptation locale à l'obscurité en fonction du temps avec un seul objet très petit (1 mm<sup>2</sup>) à différentes excentricités de

la fovéa de telle façon qu'on obtienne suffisamment de points pour mesurer le phénomène;

b) procéder à la mesure du seuil en fonction du temps à des endroits différents du champs visuel soit à 0°, 10°, 20° soit à 5°, 15° et 25° de la fovéa avec l'objet lumineux de 1 mm<sup>2</sup>, au cours de la même adaptation;

c) étudier le phénomène avec différents objets très petits (surface = 1 mm<sup>2</sup>, 1/4 mm<sup>2</sup> et 1/16 mm<sup>2</sup> à différentes distances de la fovéa) au cours de la même adaptation;

d) délimiter les variations du seuil terminal en fonction de l'excentricité par rapport à la fovéa;

e) vérifier la reproductibilité des résultats;

f) étudier la variation de l'exposant de sommation au cours de l'adaptation à l'obscurité avec les objets lumineux utilisés dans nos expériences.

#### 4) Résultats

##### a) *Allure exponentielle du phénomène*

En effectuant l'adaptation à l'obscurité avec un seul index relativement petit et à différentes excentricités de la fovéa, on constate que le phénomène présente une allure linéaire en fonction du temps: en prenant en ordonnées le logarithme de la luminance et en abscisses le temps exprimé en minutes.

Le périmètre statique de Goldmann donne les valeurs réelles exprimées en apostilbs; pour la représentation graphique, nous avons transformé ces valeurs en considérant le logarithme de la luminance (exprimée en milli apostilbs), en fonction du temps en minutes. Le calcul de "a", représentant la vitesse de l'adaptation locale à l'obscurité donne:

$$a = \frac{\log I_1 - \log I_2}{t_1 - t_2}$$

$I_1$  et  $I_2$  représentent des valeurs quelconques de la luminance en ordonnées et  $t_1$  et  $t_2$ , les temps correspondants entre 0 et 15 minutes environ. La valeur de "a" était déterminée à différentes excentricités de la fovéa (à 5°, 10°, 15°, 25° et 30°) chez quatre normaux (figures 2 et 3).

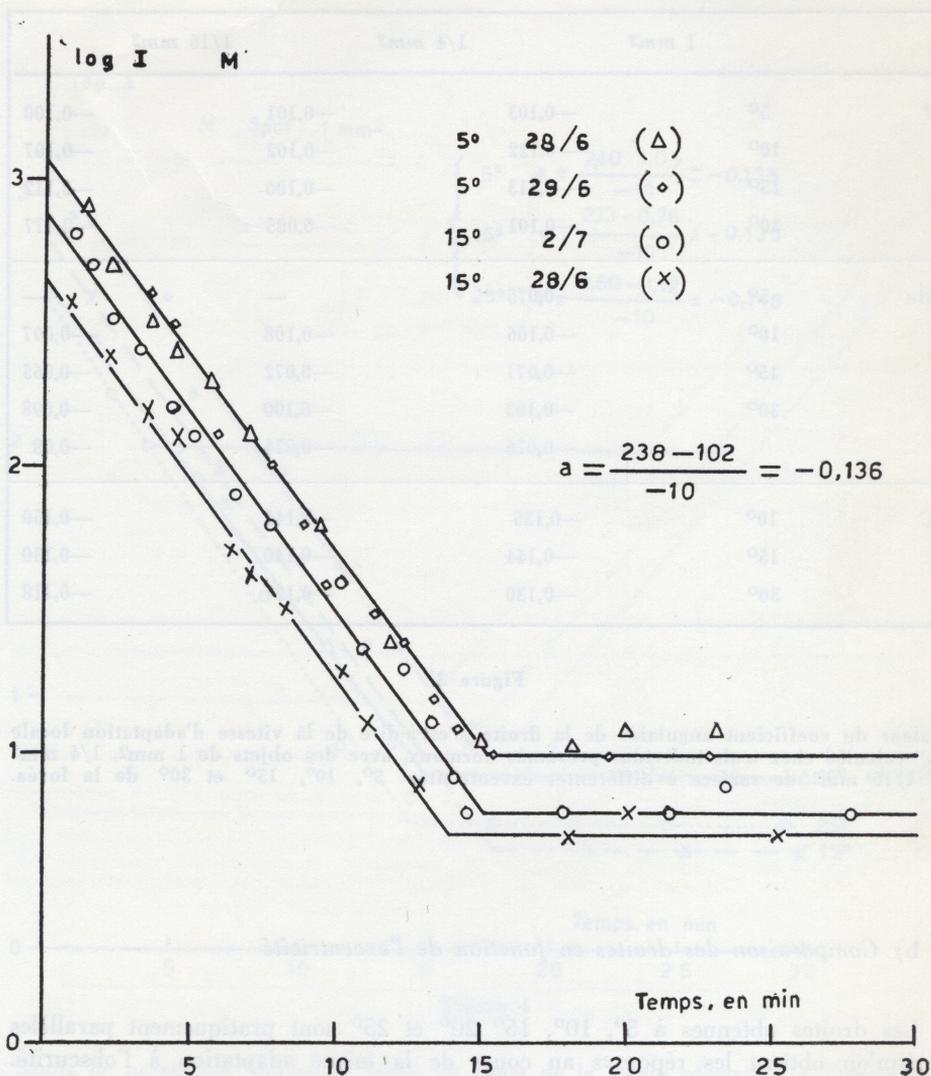


Figure 2

Exemple d'adaptation à l'obscurité mesurée deux jours différents à 5° et à 13° avec un test de 1 mm<sup>2</sup> de surface en ordonnées le log de l'intensité lumineuse en m. asb. En abscisses le temps en minutes.

		1 mm <sup>2</sup>	1/4 mm <sup>2</sup>	1/16 mm <sup>2</sup>
P	5°	-0,103	-0,101	-0,100
	10°	-0,122	-0,102	-0,107
	15°	-0,113	-0,100	-0,112
	30°	-0,101	-0,085	-0,077
Me	5°	-0,075	—	—
	10°	-0,106	-0,108	-0,097
	15°	-0,071	-0,072	-0,063
	30°	-0,103	-0,100	-0,098
		-0,076	-0,074	-0,08
C	10°	-0,135	-0,142	-0,150
	15°	-0,144	-0,140	-0,130
	30°	-0,130	-0,127	-0,118

Figure 3

Valeur du coefficient angulaire de la droite, c'est-à-dire de la vitesse d'adaptation locale "a" calculée chez trois individus présumés normaux, avec des objets de 1 mm<sup>2</sup>, 1/4 mm<sup>2</sup> et 1/16 mm<sup>2</sup> de surface à différentes excentricités: 5°, 10°, 15° et 30° de la fovéa.

#### b) Comparaison des droites en fonction de l'excentricité

Les droites obtenues à 5°, 10°, 15° 20° et 25° sont pratiquement parallèles lorsqu'on obtient les réponses au cours de la même adaptation à l'obscurité. Même d'un jour à l'autre les droites obtenues ont la même allure. Dans les figures 4 et 5 les mesures de l'adaptation à l'obscurité ont été exécutées au cours de la même adaptation à 5°, 15° et 25° et un autre jour à 0°, 10° et 20° également au cours de la même adaptation.

Dans ces mesures on a utilisé l'objet lumineux de 1 mm<sup>2</sup> correspondant à 15 minutes angulaires. (Figure 1).

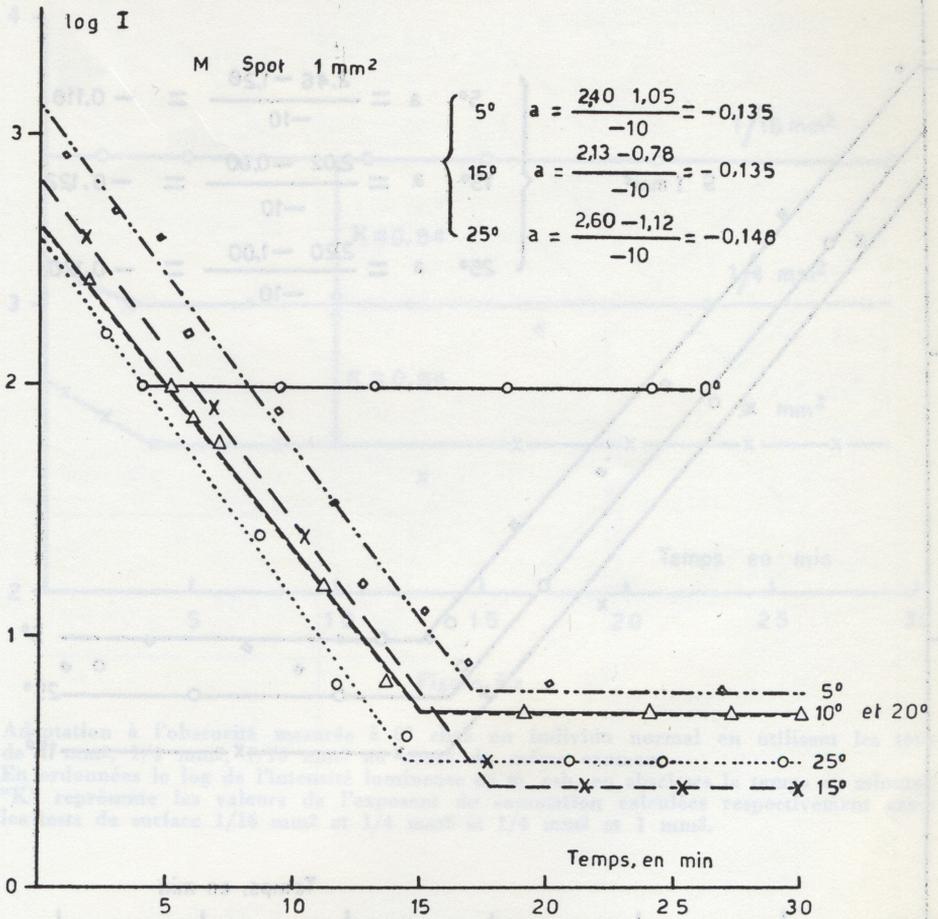


Figure 4

Seuils de perception lumineuse relevé au cours de la même adaptation à l'obscurité à des endroits différents du champ visuel avec à 5 — 15 — 25° nasal et à 0°, 10°, 20° nasal de la fovéa avec un objet de 1 mm<sup>2</sup>.

En ordonnées le log de la luminance en milli asb.

En abscisses le temps en min.

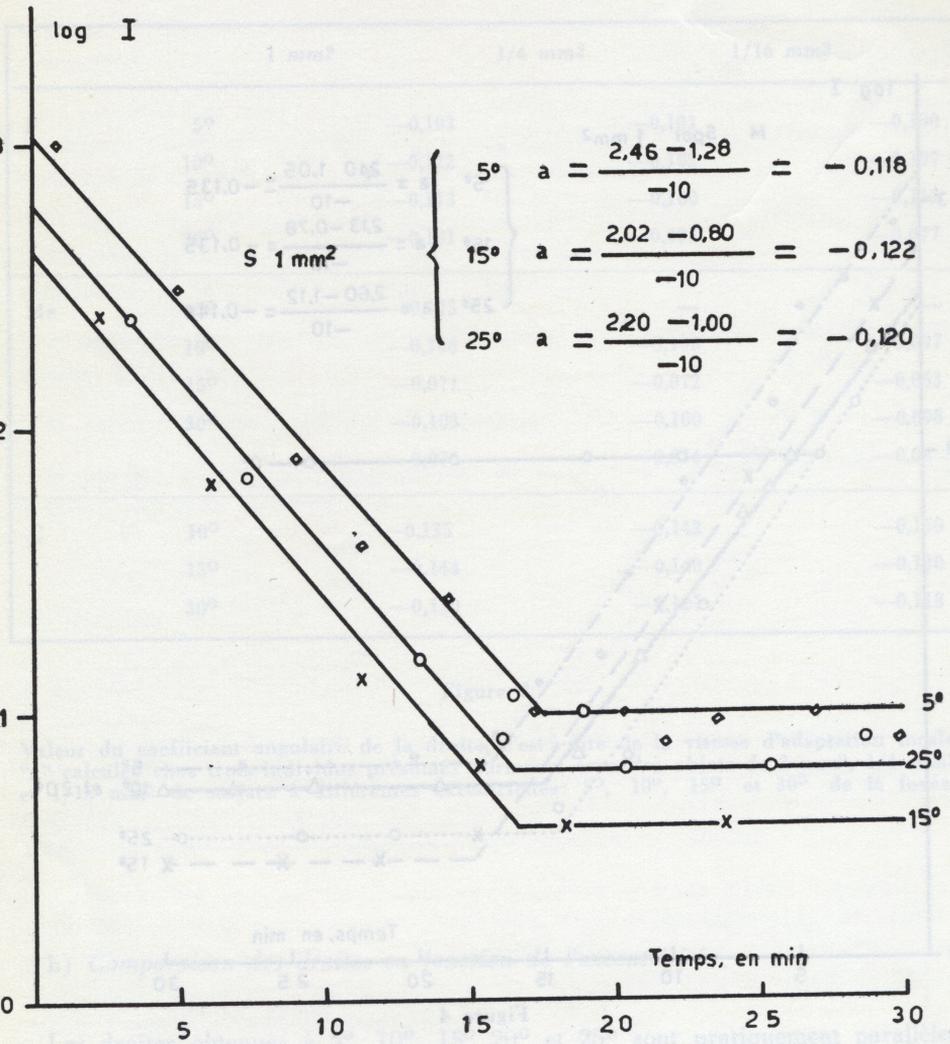


Figure 5

Seuils de perception lumineuse relevés au cours de la même adaptation à l'obscurité à différents endroits du champ visuel nasal: à 5°, 15° et 25° de la fovéa, avec un test de 1 mm<sup>2</sup>.  
 En ordonnées, le log de la luminance en milli asb.  
 En abscisses le temps en min.

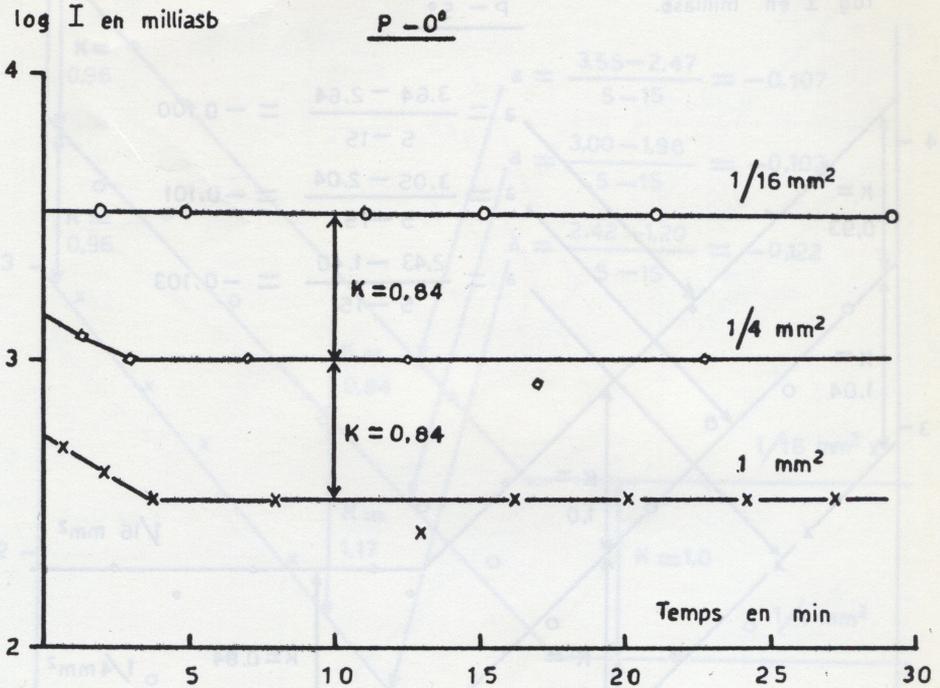


Figure 6-a

Adaptation à l'obscurité mesurée à 0° chez un individu normal en utilisant les tests de 1 mm<sup>2</sup>, 1/4 mm<sup>2</sup>, 1/16 mm<sup>2</sup> au cours du même examen. En ordonnées le log de l'intensité lumineuse en m. asb, en abscisses le temps en minutes. "K" représente les valeurs de l'exposant de sommation calculées respectivement entre les tests de surface 1/16 mm<sup>2</sup> et 1/4 mm<sup>2</sup> et 1/4 mm<sup>2</sup> et 1 mm<sup>2</sup>.

c) *Comparaison des droites en fonction de la surface de l'objet*  
(pour des petites surfaces).

Nous avons mesuré l'adaptation à l'obscurité à différentes excentricités en présentant des objets lumineux de différentes surfaces (au cours de la même adaptation). Cette méthode présente l'avantage de pouvoir déterminer le coefficient de sommation avec une approximation assez grande. Si on procède à la détermination du seuil avec trois objets relativement petits (1 mm<sup>2</sup>, 1/4 mm<sup>2</sup> et 1/16 mm<sup>2</sup>), correspondant à 15', 7' et 3'; au cours de la même adaptation, les

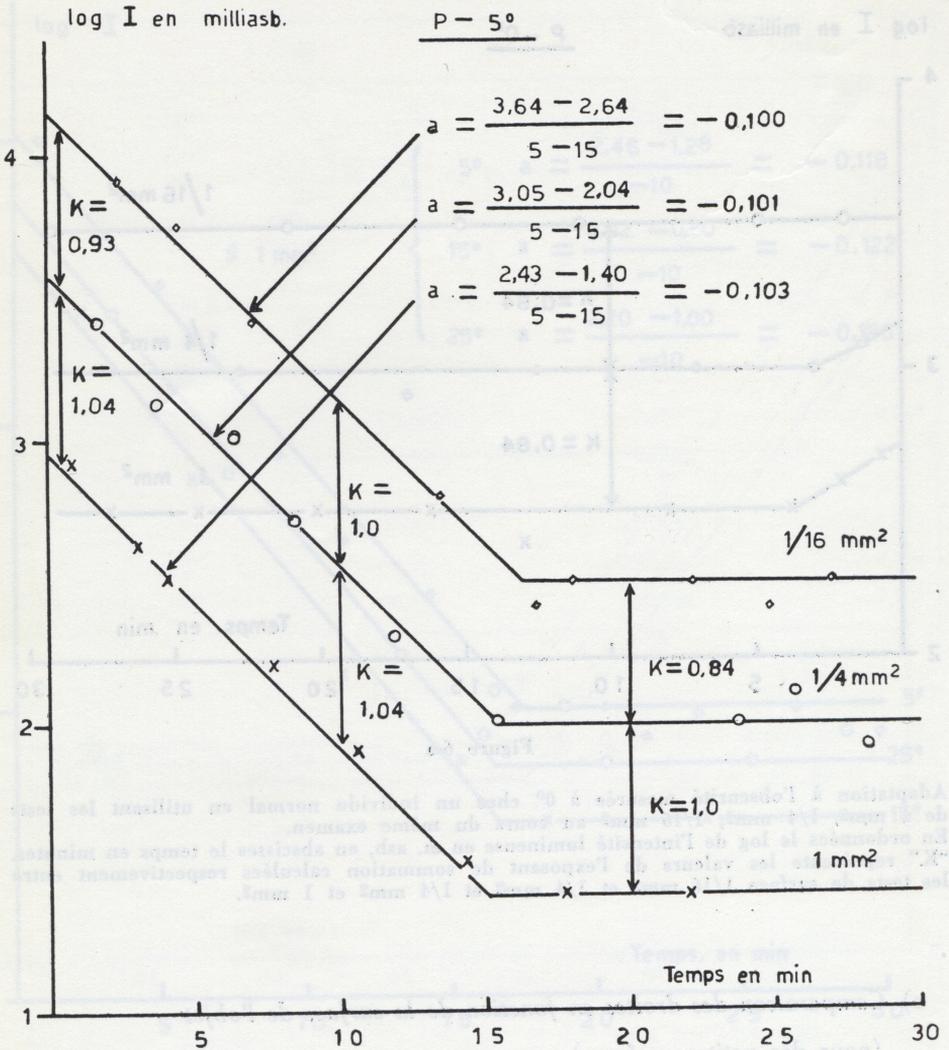


Figure 6-b

Adaptation à l'obscurité mesurée à 5° chez un individu normal en utilisant les tests de 1 mm<sup>2</sup>, 1/4 mm<sup>2</sup>, 1/16 mm<sup>2</sup> au cours du même examen  
 En ordonnées le log de l'intensité lumineuse en m. asb, en abscisses le temps en minutes.  
 "K" représente les valeurs de l'exposant de sommation calculées respectivement entre les tests de surface 1/16 mm<sup>2</sup> et 1/4 mm<sup>2</sup> et 1/4 mm<sup>2</sup> et 1 mm<sup>2</sup>.  
 "a" représente le coefficient angulaire des droites = vitesse d'adaptation locale.

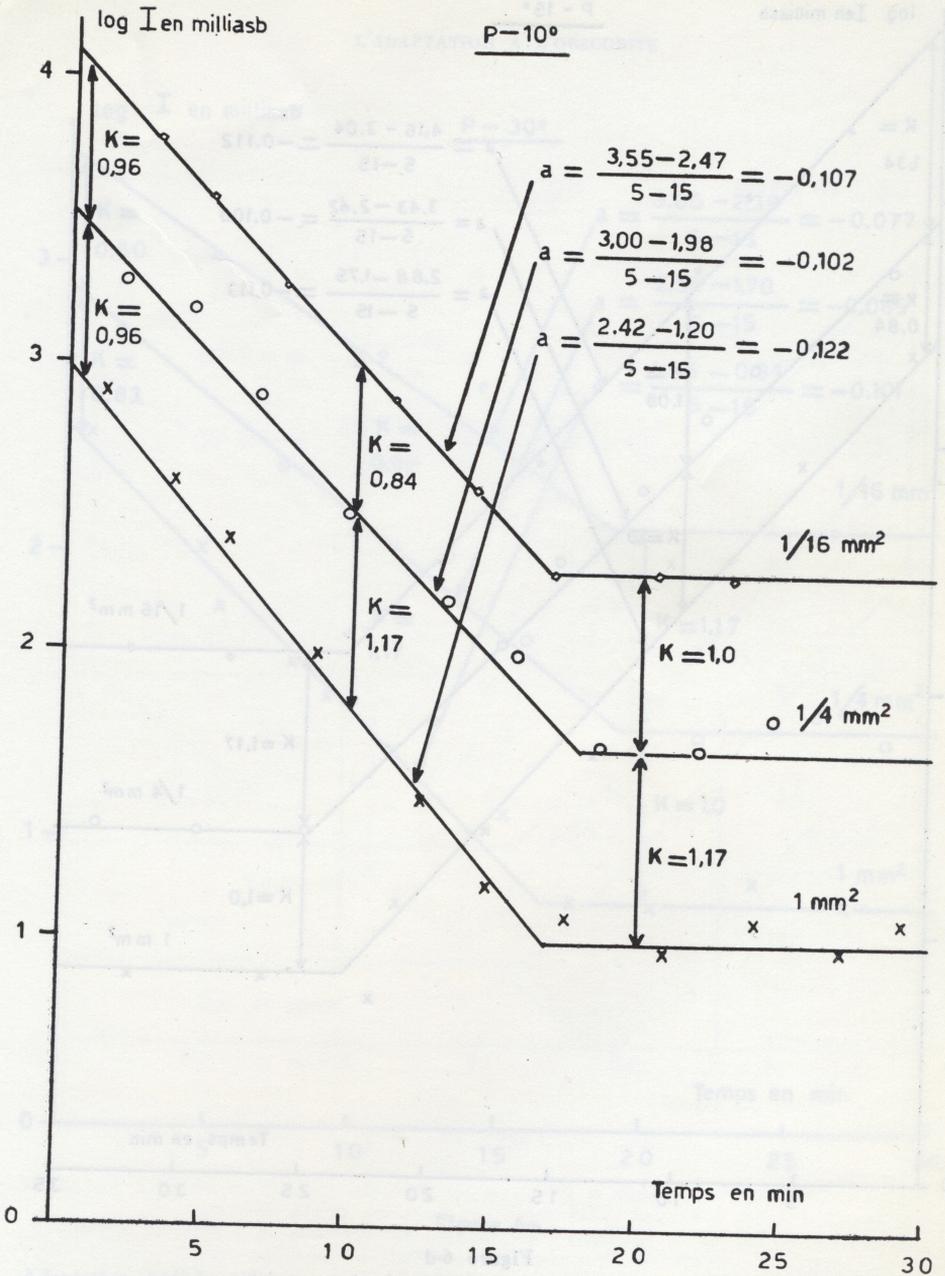


Figure 6.c

Adaptation à l'obscurité mesurée à  $10^{\circ}$  chez un individu normal en utilisant les tests de  $1 \text{ mm}^2$ ,  $1/4 \text{ mm}^2$ ,  $1/16 \text{ mm}^2$  au cours du même examen.  
 En ordonnées le log de l'intensité lumineuse en m. asb, en abscisses le temps en minutes.  
 "K" représente les valeurs de l'exposant de sommation calculées respectivement entre les tests de surface  $1/16 \text{ mm}^2$  et  $1/4 \text{ mm}^2$  et  $1/4 \text{ mm}^2$  et  $1 \text{ mm}^2$ .  
 "a" représente le coefficient angulaire des droites = vitesse d'adaptation locale.

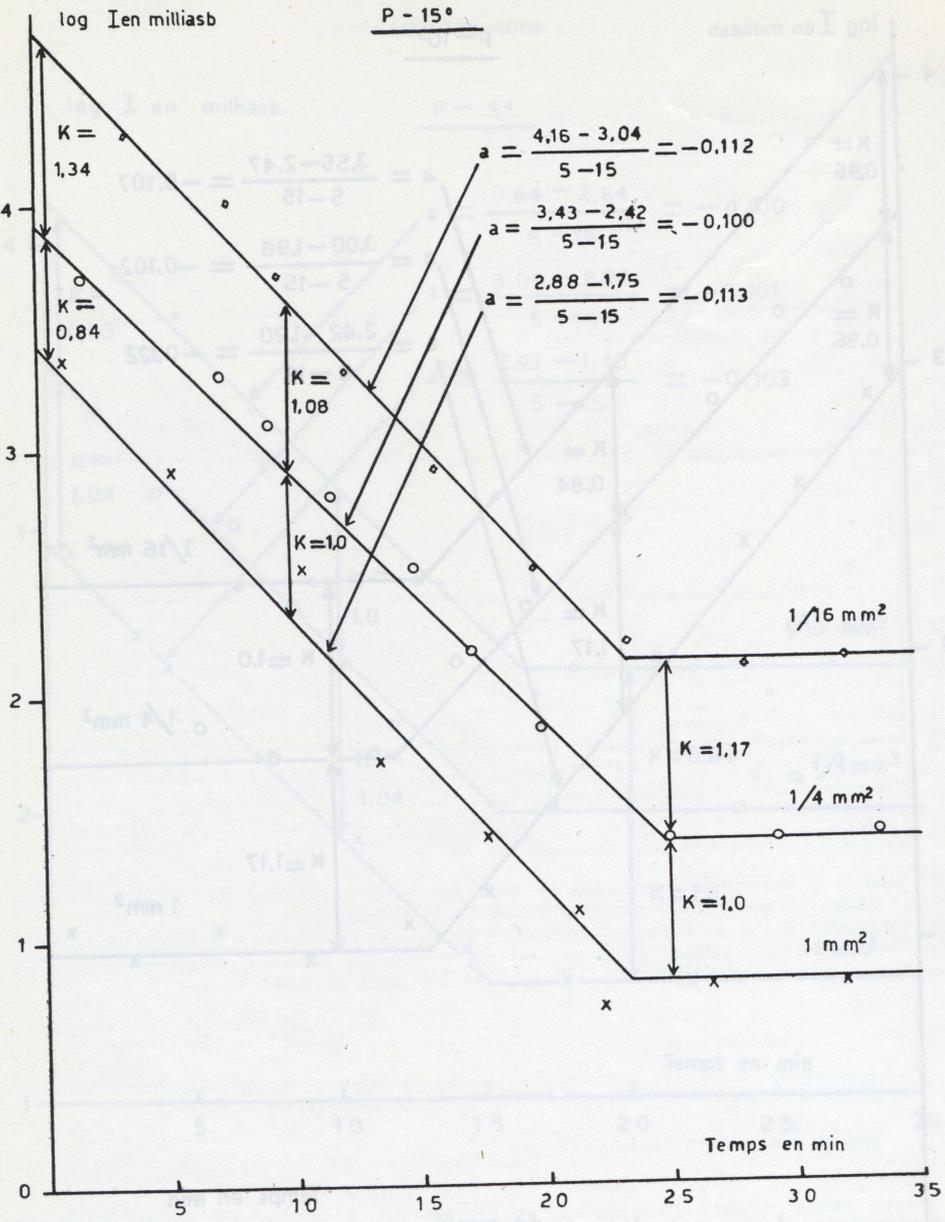


Figure 6-d

Adaptation à l'obscurité mesurée à 15° chez un individu normal en utilisant les tests de 1 mm<sup>2</sup>, 1/4 mm<sup>2</sup>, 1/16 mm<sup>2</sup> au cours du même examen.  
 En ordonnées le log de l'intensité lumineuse en m. asb, en abscisses le temps en minutes.  
 "K" représente les valeurs de l'exposant de sommation calculées respectivement entre les tests de surface 1/16 mm<sup>2</sup> et 1/4 mm<sup>2</sup> et 1/4 mm<sup>2</sup> et 1 mm<sup>2</sup>.  
 "a" représente le coefficient angulaire des droites = vitesse d'adaptation locale.

L'ADAPTATION A L'OBSCURITE

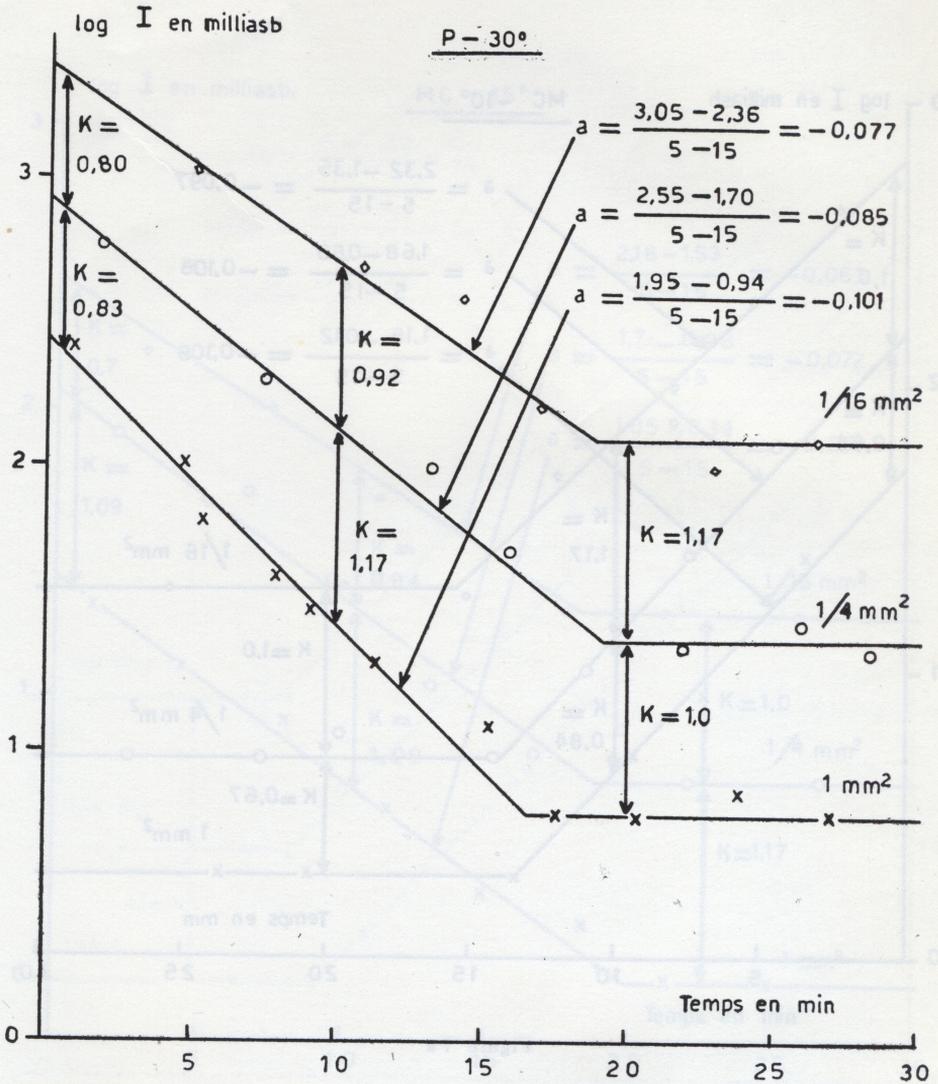


Figure 6-e

Adaptation à l'obscurité mesurée à 30° chez un individu normal en utilisant les tests de 1 mm<sup>2</sup>, 1/4 mm<sup>2</sup>, 1/16 mm<sup>2</sup> au cours du même examen. En ordonnées le log de l'intensité lumineuse en m. asb, en abscisses le temps en minutes. "K" représente les valeurs de l'exposant de sommation calculées respectivement entre les tests de surface 1/16 mm<sup>2</sup> et 1/4 mm<sup>2</sup> et 1/4 mm<sup>2</sup> et 1 mm<sup>2</sup>. "a" représente le coefficient angulaire des droites = vitesse d'adaptation locale.

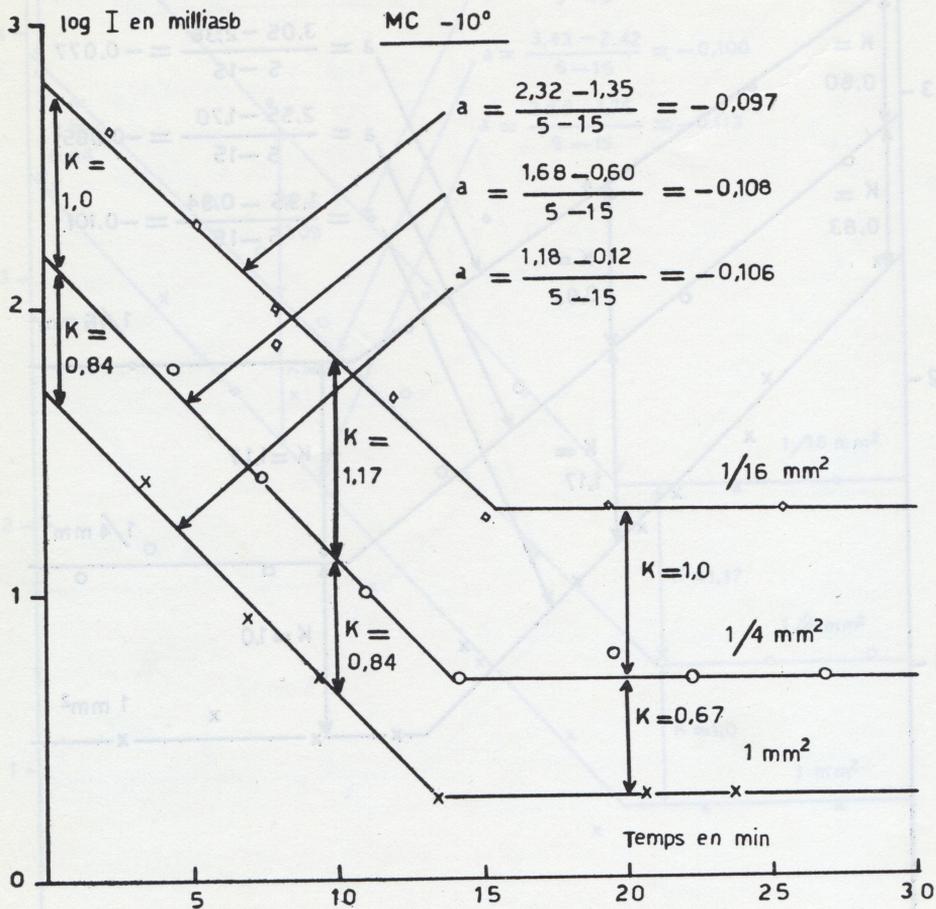


Figure 7-a

Adaptation à l'obscurité mesurée à 10° chez un individu normal en utilisant les objets lumineux de 1 mm<sup>2</sup>, 1/4 mm<sup>2</sup>, 1/16 mm<sup>2</sup> au cours du même examen.  
 En ordonnées le log de la luminance en m. asb, en abscisses le temps en minutes  
 "K" représente les valeurs de l'exposant de sommation calculées respectivement entre les objets de surface 1/16 mm<sup>2</sup> et 1/4 mm<sup>2</sup> et 1/4 mm<sup>2</sup> et 1 mm<sup>2</sup>,  
 "a" représente le coefficient angulaire des droites = vitesse d'adaptation locale.

L'ADAPTATION A L'OBSCURITE

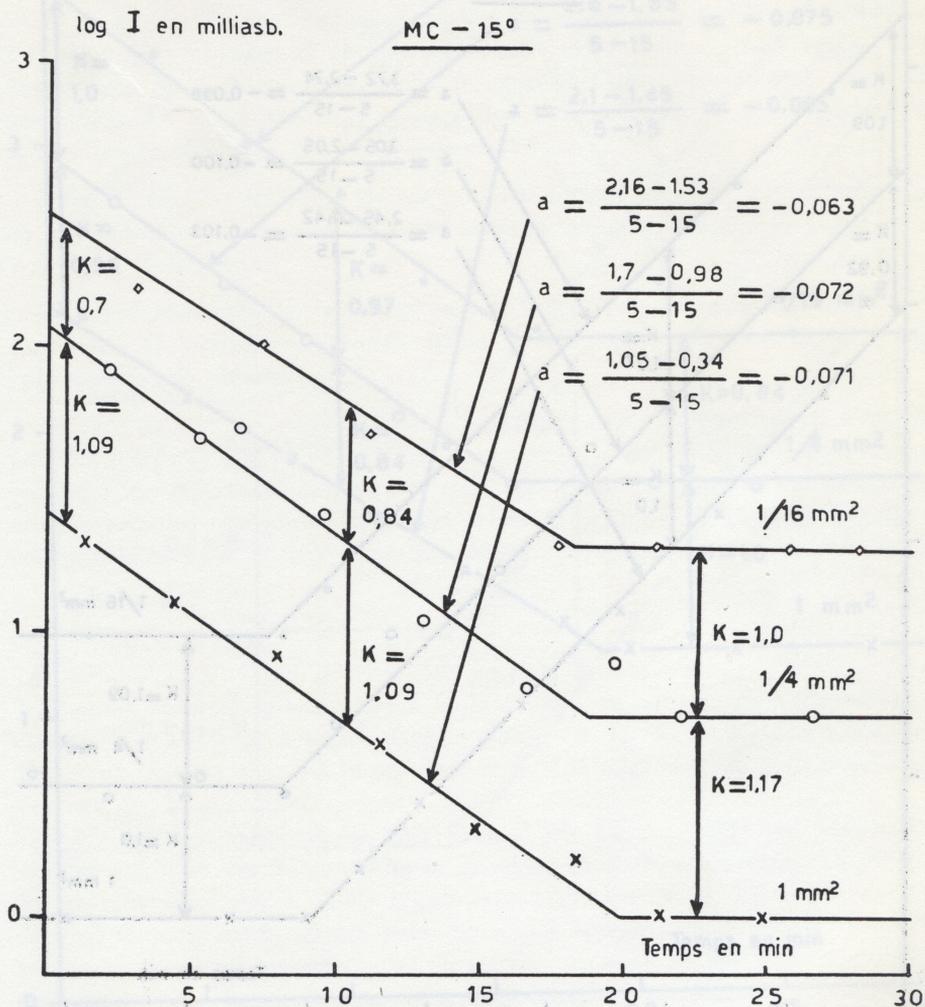


Figure 7-b

Adaptation à l'obscurité mesurée à 15° chez un individu normal en utilisant les objets de 1 mm<sup>2</sup>, 1/4 mm<sup>2</sup>, 1/16 mm<sup>2</sup> au cours du même examen.  
 En ordonnées le log de la luminance en m: asb, en abscisses le temps en minutes.  
 "K" représente les valeurs de l'exposant de sommation calculées respectivement entre les objets de surface 1/16 mm<sup>2</sup> et 1/4 mm<sup>2</sup> et 1/4 mm<sup>2</sup> et 1 mm<sup>2</sup>.  
 "a" représente le coefficient angulaire des droites = vitesse d'adaptation locale.

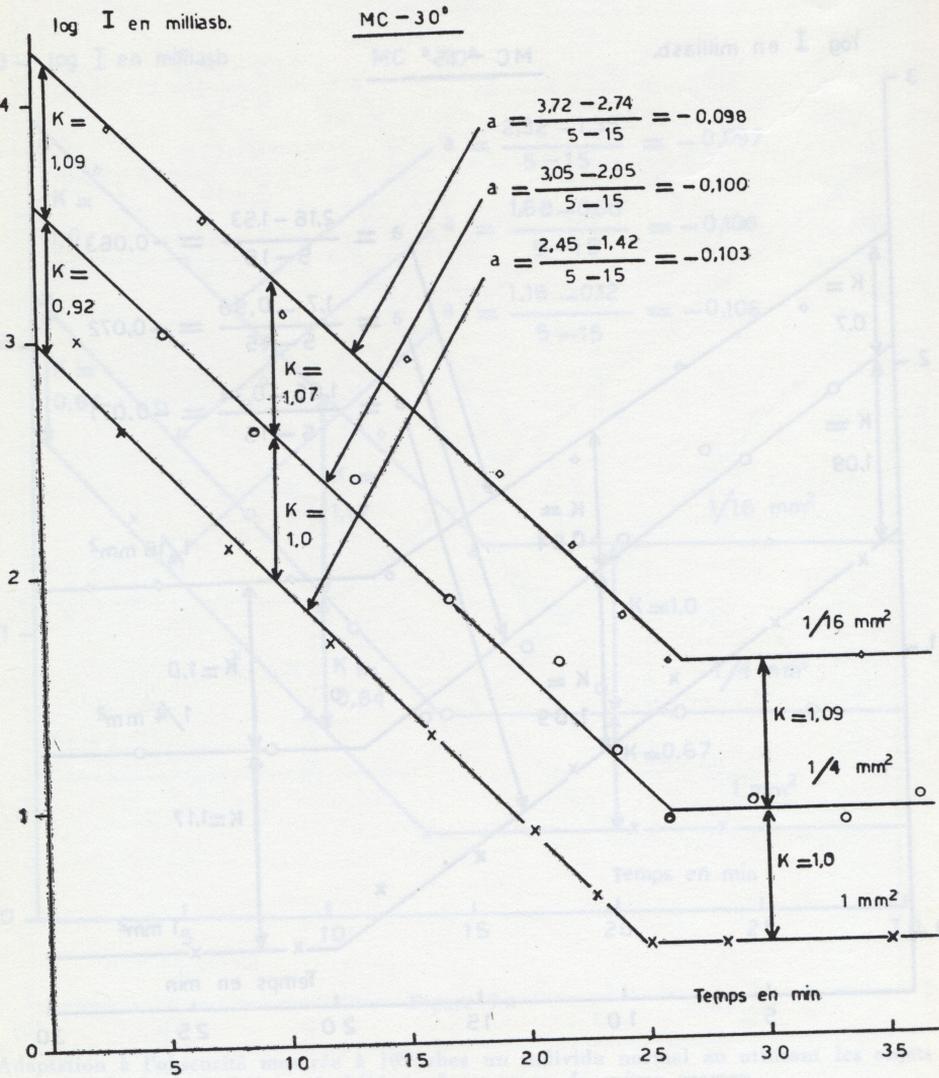


Figure 7-c

Adaptation à l'obscurité mesurée à 30° chez un individu normal en utilisant les objets de 1 mm<sup>2</sup>, 1/4 mm<sup>2</sup>, 1/16 mm<sup>2</sup> au cours du même examen.  
 En ordonnées le log de la luminance en m. asb, en abscisses le temps en minutes.  
 "K" représente les valeurs de l'exposant de sommation calculées respectivement entre les objets de surface 1/16 mm<sup>2</sup> et 1/4 mm<sup>2</sup> et 1/4 mm<sup>2</sup> et 1 mm<sup>2</sup>.  
 "a" représente le coefficient angulaire des droites = vitesse d'adaptation locale.

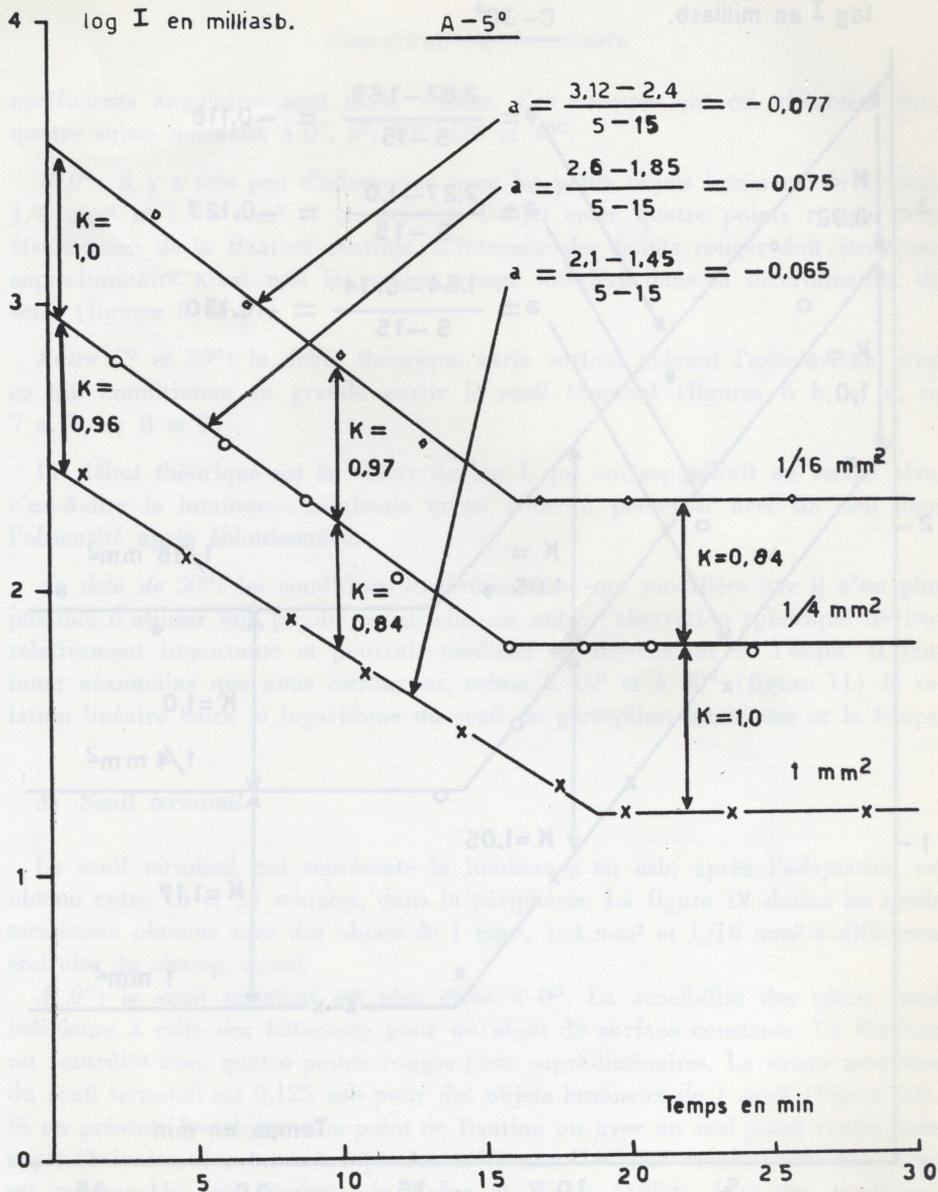


Figure 8

Adaptation à l'obscurité mesurée à  $5^\circ$  chez un individu normal en utilisant les objets de  $1 \text{ mm}^2$ ,  $1/4 \text{ mm}^2$ ,  $1/16 \text{ mm}^2$  au cours du même examen.

En ordonnées le log de la luminance en m.asb, en abscisses le temps en minutes.  
 "K" représente les valeurs de l'exposant de sommation calculées respectivement entre les objets de surface  $1/16 \text{ mm}^2$  et  $1/4 \text{ mm}^2$  et  $1/4 \text{ mm}^2$  et  $1 \text{ mm}^2$ .  
 "a" représente le coefficient angulaire des droites = vitesse d'adaptation locale.

log I en milliasb.

C-30°

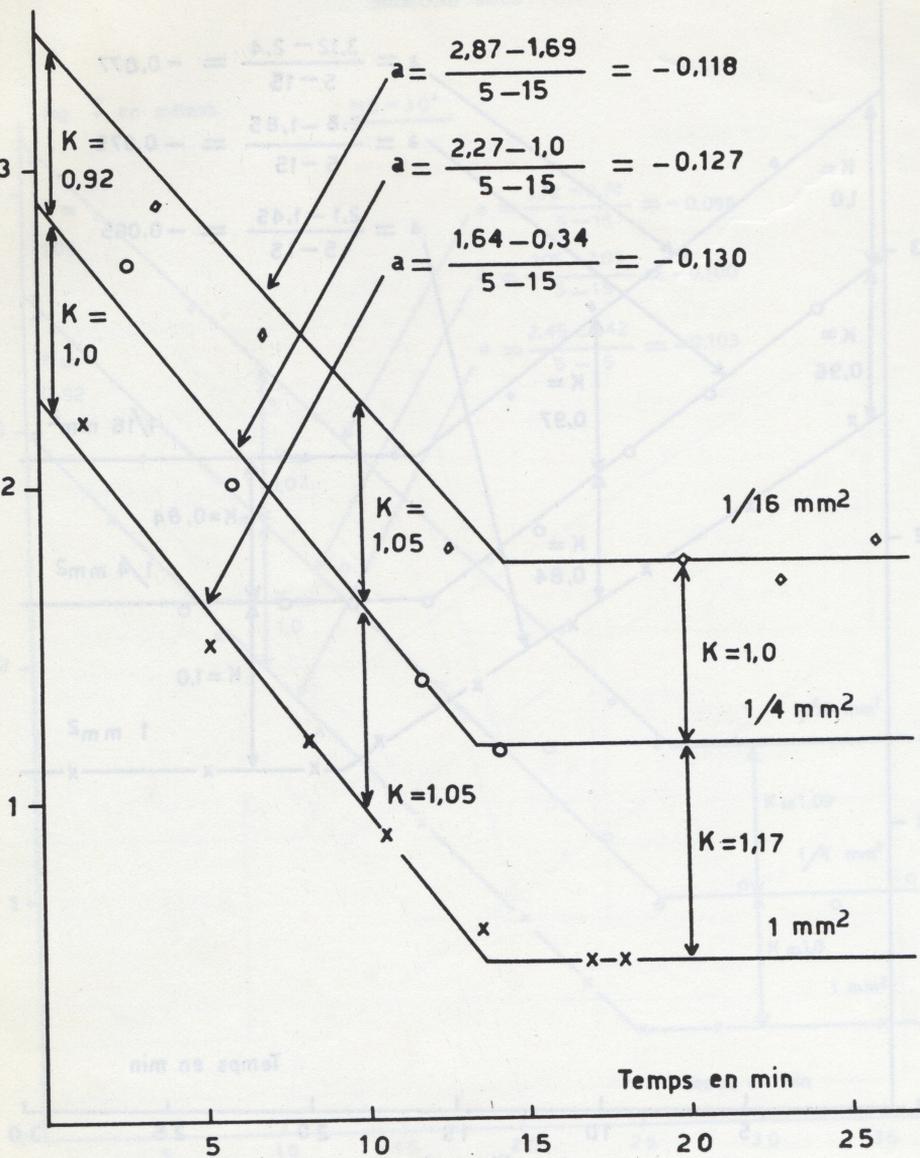


Figure 9

Adaptation à l'obscurité mesurée à 30° chez un individu normal en utilisant les objets de 1 mm<sup>2</sup>, 1/4 mm<sup>2</sup>, 1/16 mm<sup>2</sup> au cours du même examen.

En ordonnées le log de la luminance en m. asb, en abscisses le temps en minutes.

"K" représente les valeurs de l'exposant de sommation calculées respectivement entre les objets de surface 1/16 mm<sup>2</sup> et 1/4 mm<sup>2</sup> et 1/4 mm<sup>2</sup> et 1 mm<sup>2</sup>.

"a" représente le coefficient angulaire des droites = vitesse d'adaptation locale.

coefficients angulaires sont assez voisins. Ces mesures ont été effectuées chez quatre sujets normaux à  $0^\circ$ ,  $5^\circ$ ,  $10^\circ$ ,  $15^\circ$  et  $30^\circ$ .

*A  $0^\circ$* : il y a très peu d'adaptation avec les petits objets lumineux de  $1 \text{ mm}^2$ ,  $1/4 \text{ mm}^2$  et  $1/16 \text{ mm}^2$  si on présente l'objet entre quatre points rouges pour être certain de la fixation centrale. L'intensité des points rouges doit être juste supra-liminaire aussi non la couleur rouge interfère dans la détermination du seuil (figures 5 et 9).

*Entre  $5^\circ$  et  $30^\circ$* : le début théorique varie surtout suivant l'excentricité, c'est ce qui conditionne en grande partie le seuil terminal (figures 6 b, c, d, e; 7 a, b, c; 8 et 9).

Le début théorique est la valeur de  $\log I$  qui correspondrait au temps zéro, c'est-à-dire la luminance minimale qu'on pourrait percevoir avec un oeil dans l'obscurité après éblouissement.

*Au delà de  $30^\circ$* : les conditions expérimentales sont modifiées car il n'est plus possible d'utiliser une pupille artificielle, en outre l'aberration sphérique devient relativement importante et pourrait modifier les dimensions de l'objet. Il faut noter néanmoins que nous retrouvons, même à  $45^\circ$  et à  $60^\circ$  (figure 11) la relation linéaire entre le logarithme du seuil de perception lumineuse et le temps.

#### d) *Seuil terminal*

Le seuil terminal qui représente la luminance en asb, après l'adaptation est obtenu entre 15 et 25 minutes, dans la périphérie. La figure 12 donne les seuils terminaux obtenus avec des objets de  $1 \text{ mm}^2$ ,  $1/4 \text{ mm}^2$  et  $1/16 \text{ mm}^2$  à différents endroits du champ visuel.

*A  $0^\circ$* : le seuil terminal est plus élevé à  $0^\circ$ . La sensibilité des cônes étant inférieure à celle des bâtonnets pour un objet de surface constante. La fixation est contrôlée avec quatre points rouges juste supra-liminaires. La valeur moyenne du seuil terminal est 0,125 asb pour des objets lumineux de  $1 \text{ mm}^2$  (figure 10). Si on présente les objets sans point de fixation ou avec un seul point rouge juste supra-liminaire, il y a une adaptation différente. Le seuil descend plus bas. Ceci est comparable aux résultats de Arden et Weale (1954) dans des conditions analogues qui supposaient que les cônes étaient presque aussi sensibles que les bâtonnets. Mais dans ces conditions on n'est pas certain d'obtenir une fixation centrale. L'utilisation de quatre points rouges permet de s'assurer que la fixation est centrale. Cette technique est utilisée couramment et notamment pour déterminer le nombre minimum de quanta nécessaires à la perception fovéolaire (Marriott 1963).

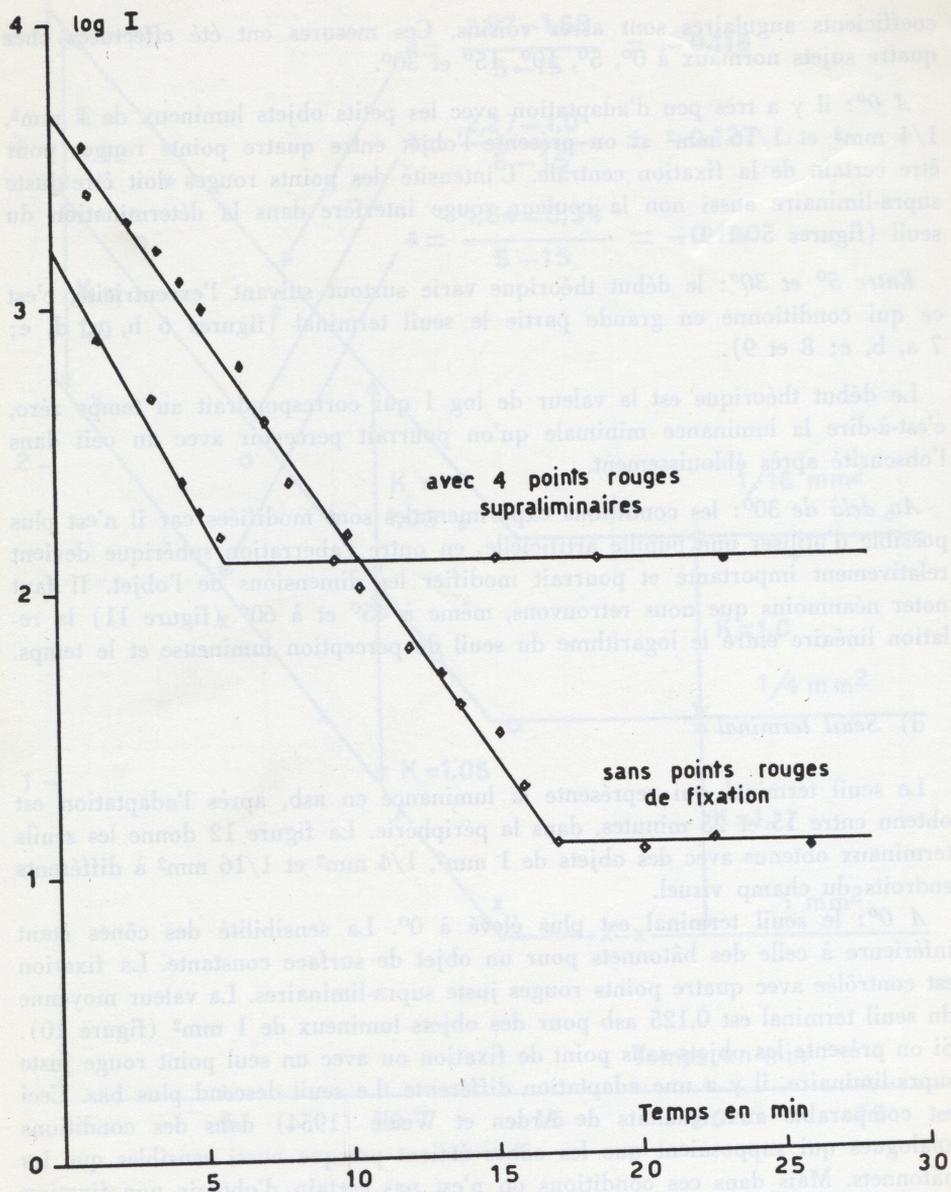


Figure 10

Adaptation locale à la fovéola avec un objet de  $1 \text{ mm}^2$  pratiqué avec et sans points de fixation rouge.

En ordonnées: le log de la luminance en milli asb.

En abscisses: le temps en min.

L'ADAPTATION A L'OBSCURITE

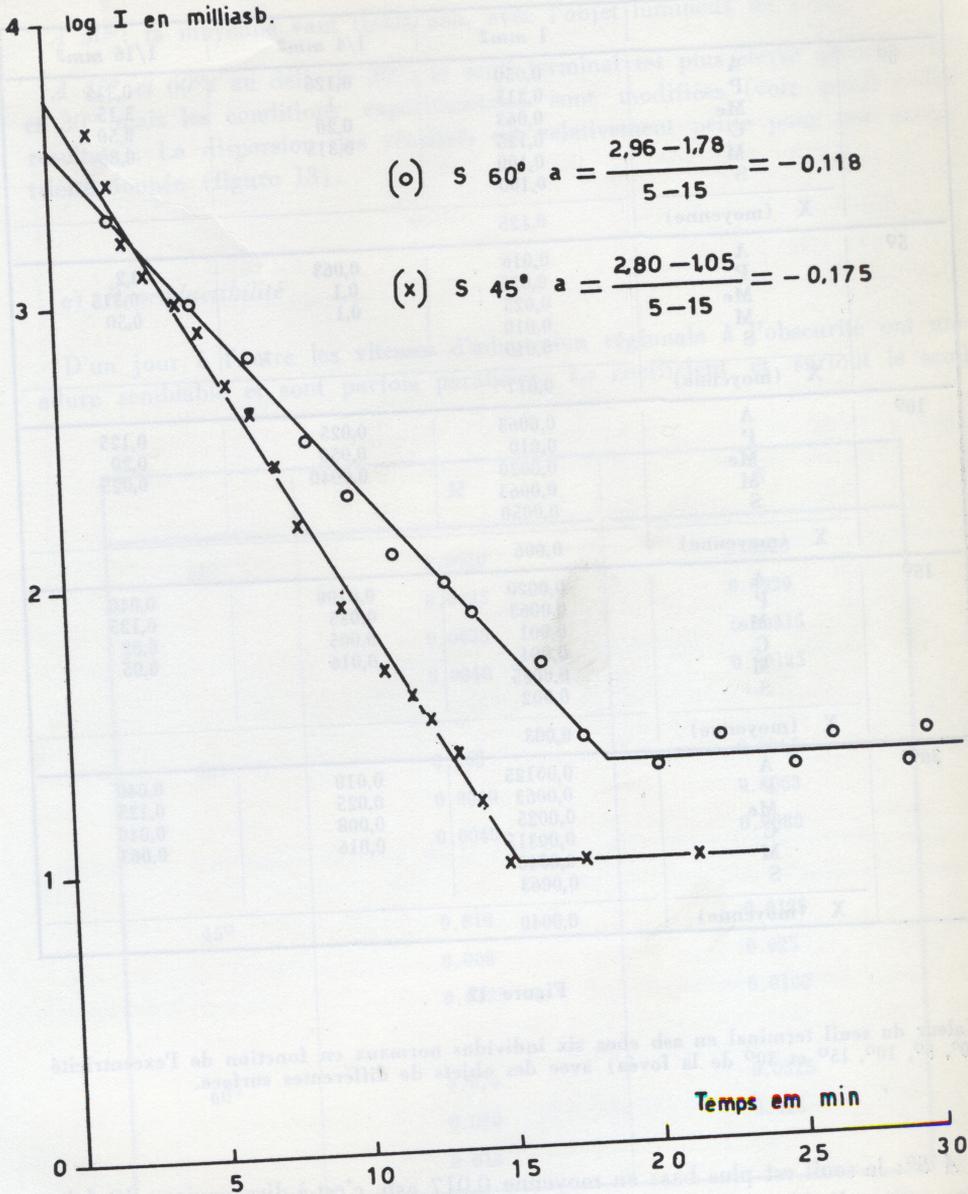


Figure 11

Adaptation à l'obscurité mesurée à 45° et à 60° chez le même individu normal.  
 En ordonnées le log de l'intensité lumineuse en m. asb.  
 En abscisses le temps en minutes.  
 "a" = coefficient angulaire de la droite = vitesse d'adaptation locale.

		1 mm <sup>2</sup>	1/4 mm <sup>2</sup>	1/16 mm <sup>2</sup>
0°	A	0,050	0,125	0,315
	P	0,315	1	3,15
	Me	0,063	0,20	0,50
	C	0,125	0,315	0,80
	M	0,100		
	S	0,100		
	X (moyenne)	0,125		
5°	A	0,016	0,063	0,2
	P	0,025	0,1	0,315
	Me	0,025	0,1	0,50
	M	0,010		
	S	0,010		
		X (moyenne)	0,017	
10°	A	0,0063	0,025	0,125
	P	0,010	0,050	0,20
	Me	0,0020	0,0040	0,025
	M	0,0063		
	S	0,0050		
		X (moyenne)	0,006	
15°	A	0,0020	0,0100	0,040
	P	0,0063	0,025	0,125
	Me	0,001	0,005	0,02
	C	0,004	0,016	0,05
	M	0,0025		
	S	0,002		
	X (moyenne)	0,003		
30°	A	0,00125	0,010	0,040
	P	0,0063	0,025	0,125
	Me	0,0025	0,008	0,040
	C	0,00315	0,016	0,063
	M	0,0040		
	S	0,0063		
	X (moyenne)	0,0040		

Figure 12

Valeur du seuil terminal en asb chez six individus normaux en fonction de l'excentricité (0°, 5°, 10°, 15° et 30° de la fovéa) avec des objets de différentes surface.

A 5°: le seuil est plus bas: en moyenne 0,017 asb, c'est-à-dire environ 10 fois plus petit qu'à 0° pour l'objet lumineux de 1 mm<sup>2</sup>.

A 10°: la moyenne est 0,006 asb, avec l'objet de 1 mm<sup>2</sup>.

A 15°: la moyenne vaut 0,003 asb, avec l'objet de 1 mm<sup>2</sup>.

L'ADAPTATION A L'OBSCURITE

A 30°: la moyenne vaut 0,004 asb, avec l'objet lumineux de 1 mm<sup>2</sup>.

A 45° et 60°: au delà de 30°: le seuil terminal est plus élevé qu'entre 15° et 30° mais les conditions expérimentales sont modifiées (voir point c des résultats). La dispersion des résultats est relativement petite pour une excentricité donnée (figure 13).

e) *Reproductibilité*

D'un jour à l'autre les vitesses d'adaptation régionale à l'obscurité ont une allure semblable et sont parfois parallèles. Le coefficient et surtout le seuil

	M	S
15°	0.0020	0.0020
	0.0025	0.0020
	0.0025	0.00315
	0.0040	0.00125
30°	0.063	0.0063
	0.0040	0.0063
	0.0040	0.0080
45°	0.010	0.0125
	0.008	0.025
	0.0125	0.0100
60°	0.020	0.0315
	0.020	0.025
	0.016	

Figure 13

Valeurs du seuil terminal en asb avec un objet lumineux de 1 mm<sup>2</sup> mesuré à plusieurs reprises et des jours différents. Chez deux individus normaux à 15°, 30°, 45° et 60°.

VALEURS DE K  
(Exposant de sommation)

	au début adaptation $t = 0$		début de l'adaptation 10 min. après le		au seuil terminal	
	1/4 : 1/16	1 : 1/4	1/4 : 1/16	1 : 1/4	1/4 : 1/16	1 : 1/4
	0,93	1,04	1,0	1,04	0,84	1,0
	0,96	0,90	0,84	1,17	1,0	1,17
	1,34	0,84	1,08	1,0	1,17	1,0
	0,80	0,84	0,92	1,17	1,17	1,0

Figure 14

quelques exemples de la valeur de l'exposant de sommation spatiale chez un individu normal au début de l'adaptation à l'obscurité, 10 min après le début de l'adaptation à l'obscurité quand le seuil terminal est atteint. Les exposant de sommation spatiale ont été calculées à différentes excentricités (à 5°, 10°, 15° et 30° de la fovéa) entre les jets 1/16 mm<sup>2</sup> et 1/4 mm<sup>2</sup>, et entre l'objet de 1 mm<sup>2</sup> et 1/4 mm<sup>2</sup>.

Le seuil terminal varie relativement peu (figures 2 et 13). Il existe des différences importantes dans le début théorique.

f) Coefficient de sommation

Le coefficient de sommation a été calculé d'après la formule suivante:

$$K = \frac{\log I_2 - \log I_1}{\log S_1 - \log S_2}$$

K = coefficient ou exposant de sommation

I<sub>1</sub>, I<sub>2</sub> = luminance

S<sub>1</sub>, S<sub>2</sub> = surface

VALEURS DE K  
(Exposant de sommation)

Excén- tricité	au début adaptation $t = 0$		début de l'adaptation 10 min. après le		au seuil terminal	
	1/4 : 1/16	1 : 1/4	1/4 : 1/16	1 : 1/4	1/4 : 1/16	1 : 1/4
5°	0,93	1,04	1,0	1,04	0,84	1,0
10°	0,96	0,90	0,84	1,17	1,0	1,17
15°	1,34	0,84	1,08	1,0	1,17	1,0
30°	0,80	0,84	0,92	1,17	1,17	1,0

Figure 14

Quelques exemples de la valeur de l'exposant de sommation spatiale chez un individu normal au début de l'adaptation à l'obscurité, 10 min après le début de l'adaptation à l'obscurité quand le seuil terminal est atteint. Les exposant de sommation spatiale ont été calculées à différentes excentricités (à 5°, 10°, 15° et 30° de la fovéa) entre les objets 1/16 mm<sup>2</sup> et 1/4 mm<sup>2</sup>, et entre l'objet de 1 mm<sup>2</sup> et 1/4 mm<sup>2</sup>.

terminal varie relativement peu (figures 2 et 13). Il existe des différences importantes dans le début théorique.

f) Coefficient de sommation

Le coefficient de sommation a été calculé d'après la formule suivante:

$$K = \frac{\log I_2 - \log I_1}{\log S_1 - \log S_2}$$

K = coefficient ou exposant de sommation

I<sub>1</sub>, I<sub>2</sub> = luminance

S<sub>1</sub>, S<sub>2</sub> = surface

L'exposant de sommation a été déterminé entre  $15'$  et  $7'$ , et également entre  $7'$  et  $3'$  à des endroits différents du champ visuel entre  $5^\circ$  et  $30^\circ$ . Dans cette zone il n'est pas toujours égal à l'unité (loi de Ricco), mais il s'en approche beaucoup (figure 14).

A partir de  $5^\circ$  (figure 14) avec les objets lumineux utilisés, le coefficient de sommation varie peu durant l'adaptation à l'obscurité et ce dès le début.

## DISCUSSION

(a) L'adaptation dite "régionale" à l'obscurité a été mesurée grâce à des objets de très petite surface, correspondant à quelques minutes angulaires.

Divers auteurs ont déjà souligné les différences importantes qui séparent cette adaptation "régionale" de l'adaptation "globale" ou de l'adaptation explorée à l'aide d'objets de grande surface. Craik et Vernon (1941) ont utilisé des objets lumineux de  $10'$  et  $17'$  à la fovéa, Arden et Weale (1954) des objets de  $27'$  et  $7'$ , Rushton et Cohen (1954) des objets lumineux de  $3'$  et  $2'$ .

Nous avons étudié l'adaptation régionale en utilisant une transformation logarithmique de la luminance en fonction du temps qui présente une relation quasi linéaire dans la périphérie avec les objets de petite surface que nous avons utilisés.

(b) Nous avons pu constater de la sorte que les caractéristiques de l'adaptation régionale à l'obscurité varient en fonction de l'excentricité (par rapport à la fovéa) de la surface rétinienne explorée.

Au cours de la même adaptation à l'obscurité entre  $5^\circ$  et  $30^\circ$ , la vitesse d'adaptation régionale "a" varie relativement peu. A  $0^\circ$  on obtient un plateau dès les premières minutes, le seuil lumineux à la fovéa étant plus élevé qu'à la périphérie pour un test équivalent.

(c) Au cours de la même adaptation à l'obscurité, avec des objets lumineux dont la surface vaut respectivement  $1 \text{ mm}^2$ ,  $1/4 \text{ mm}^2$ , et  $1/16 \text{ mm}^2$ , les valeurs de "a", c'est-à-dire de la vitesse d'adaptation régionale, sont voisines.

(d) Le seuil terminal varie avec l'excentricité pour une surface déterminée relativement petite. Le seuil le plus bas est obtenu entre  $15^\circ$  et  $30^\circ$ . Dans nos cas le plus fréquemment à  $15^\circ$ , mais la différence entre le seuil à  $15^\circ$  et à  $30^\circ$  est minime.

Le seuil terminal est considérablement plus bas s'il est mesuré lors de l'adaptation globale que lors de l'adaptation régionale, même si cette dernière est effectuée à l'endroit le plus sensible de la rétine et cela pour un test de 1 mm<sup>2</sup>. Il est à noter néanmoins que les stimuli sont différents dans les deux techniques.

Avec les objets lumineux de 1/4 mm<sup>2</sup> et 1/16 mm<sup>2</sup> le seuil est plus haut ce qui est normal en vertu des lois de sommation. Au cours de l'adaptation régionale le seuil peut s'abaisser environ de 100 fois avec des objets de 1 mm<sup>2</sup>. La densité en bâtonnets est plus forte vers 15° - 20° (Osterberg, 1935; Willmer, 1961). C'est également vers 20° qu'il y a le plus de bâtonnets reliés à une cellule ganglionnaire (Vilter, 1949). D'après Polyak (1941) il existerait dans cette région des cellules ganglionnaires géantes chez les primates. La faculté de percevoir dans l'obscurité dépend probablement de la densité en éléments photorécepteurs à l'endroit étudié et de la probabilité de capter un certain nombre de quanta par seconde et par récepteur.

(e) Nos avons recherché si les données mesurées étaient bien reproductibles. Dans l'ensemble il existe une variation inter-individuelle et intra-individuelle relativement grande. On peut néanmoins noter que le "a", c'est-à-dire la vitesse d'adaptation régionale ou la pente et surtout le seuil terminal varient relativement peu chez le même individu.

(f) Ricco, le premier, a établi une relation entre la luminance perçue et la surface de l'objet employé. L'une des expressions mathématiques de cette loi est: Intensité x (Surface)<sup>k</sup> = constante. La valeur "k", appelé coefficient ou exposant de sommation spatiale a été calculée par Arden et Weale (1954) durant l'adaptation à l'obscurité entre deux objets très différents valant respectivement 2<sup>7</sup> et 7° (figure 15).

CAS	8 min.	20 min.
G.B.A.	0,67	0,92
R.A.W.	0,65	0,76

Figure 15 (Arden et Weale, 1954)

Valeurs des coefficients de sommation 8 min.  
et 20 min. après le début de l'adaptation.

L'ADAPTATION A L'OBSCURITE

Références:	Sommission complète	
	excentricité	Surface en valeurs angulaires
<i>Groupe A</i>		
Hallett, Marriott et Rodger, 1962	5°	30'
Barlow, 1958	6° ½	40'
Hallett, Marriott et Rodger, 1962	7°	30'
Bouman et Balkhuis, 1952	7°	39'
Weale, 1958	8°	1'
Weinstein et Arnulf, 1946	12°	30'
Graham et Margaria, 1935	15°	1°
Baumgardt, 1949	15°	1°
Hallett, Marriott et Rodger, 1962	20°	1°
Graham, Brown et Mote, 1939	31° ½	1°
Graham et Bartlett, 1939	31° ½	1°
Hallett, Marriott et Rodger, 1962	35°	2°
<i>Groupe B</i>		
Bouman, 1950 - 1952	7°	10'
Wald, 1958	10°	20'
Brown, 1947	30°	15'

Figure 16

*Estimation de la sommation spatiale dans l'oeil adapté a l'obscurité avec des test de différentes dimensions.*

**Remarque:**

Dans le groupe A de Hallett la limite de la sommation spatiale complète est plus élevée: "grande" sommation complète.

Dans le groupe B elle est moindre: "petite" sommation complète.

d'après Hallett, 1963.

Les quatre coefficients de sommation déterminés sur deux personnes ont été obtenus en calculant la sommation entre un objet lumineux de  $2'7$  et  $7^{\circ}$ , mesurés à  $8$  degrés de la fovéa dans les deux cas. Ils en concluent que la sommation augmente durant l'adaptation à l'obscurité et attribuent cette augmentation à un facteur nerveux.

Ils considèrent que pour l'objet lumineux de  $7$  degrés, la sommation dépend de la loi de Piper:  $k = 0,5$  et que cette loi serait valable jusqu'à  $10^{\circ}$ . Il faut observer que d'après les données actuelles, on considère la loi de Piper comme très approximative et que les auteurs ne sont pas unanimes sur les limites de sa validité. En général, avec des objets plus grands que  $6^{\circ}$  on admet que la luminance est indépendante de la surface.

La valeur angulaire maximale des objets donnant un exposant de sommation voisin de l'unité (loi de Ricco) varie suivant les auteurs (Hallett 1963, voir figure 16) qui fait observer que les valeurs données, correspondent habituellement à un seul individu à cause des difficultés et de la longueur de ces expériences. Dans cette figure, il est à noter que ces valeurs ne concernent pas la fovéa, elles sont données à partir de  $5^{\circ}$  de la fovéa seulement.

Les objets lumineux que nous avons utilisés sont donc dans les limites des petites sommations complètes à partir de  $5^{\circ}$ . Ces objets ont une forme ovale, les diamètres correspondent à des valeurs angulaires valant respectivement:

pour $1 \text{ mm}^2$	:	$15'$	et	$11'$
pour $1/4 \text{ mm}^2$	:	$7'5$	et	$5'5$
pour $1/16 \text{ mm}^2$	:	$3'75$	et	$2'75$

D'après nos résultats avec ces objets le coefficient de sommation reste voisin de l'unité durant le processus d'adaptation à l'obscurité.

Lors d'un travail que nous avons effectué sur des sujets amblyopes avec les mêmes objets lumineux (Sucs, 1963) nous avons trouvé une sommation voisine de l'unité dans l'oeil directeur, pour des conditions expérimentales analogues à celles de ce travail.

Baumgardt (1960) et Pirenne (1962) en se basant sur les valeurs d'Osterberg (1935) estiment qu'ils explorent une surface rétinienne comportant entre 10.000 et 11.000 bâtonnets lorsqu'ils utilisent un objet de  $1^{\circ}$ , et environ 500 bâtonnets lorsqu'ils utilisent un objet de  $10'$ , 5.000 bâtonnets avec un objet de  $1/2$  degré.

L'ADAPTATION A L'OBSCURITE

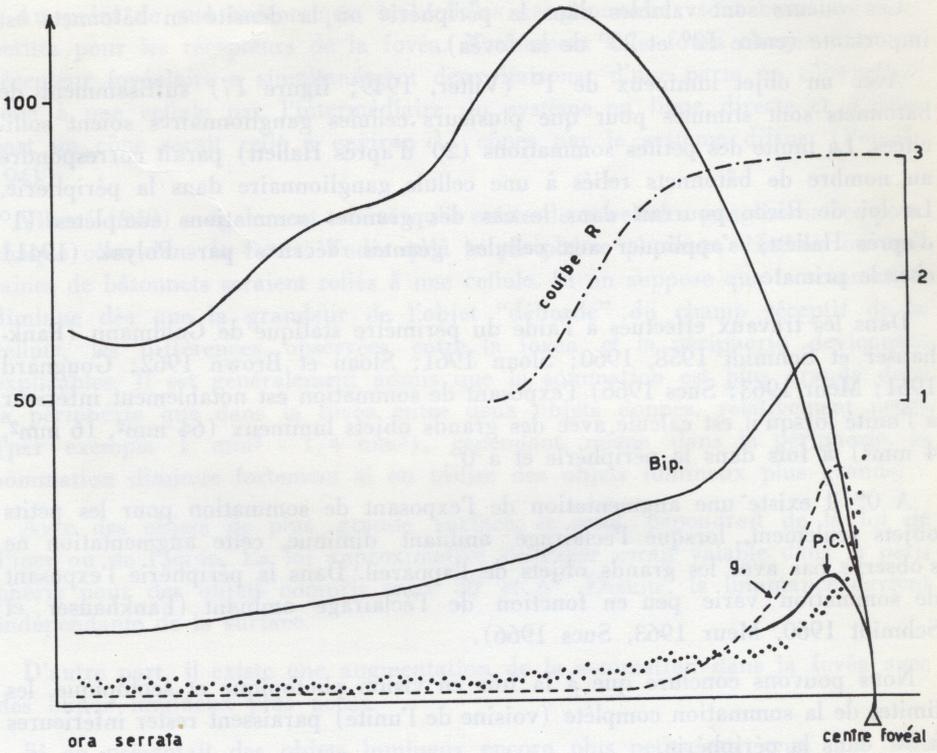


Figure 17

(d'après Vilter 1949)

Répartition des neurones dans une coupe dorso-ventrale de la rétine humaine (2 d'épaisseur).

En ordonnées: à gauche: nombre de neurones par champs linéaires de 100;

à droite: valeurs du rapport  $\frac{\text{bipolaire à cônes}}{\text{cônes}}$  (courbe R)

En abscisses: champs successifs de 100 d'étendue, allant de la périphérie rétinienne au centre fovéal.

Bat. : répartition des batonnets

Bip. : répartition des cellules bipolaires

g. : répartition des cellules ganglionnaires

P.c. : répartition des extrémités synaptiques des cônes.

.... : densité en segments externes des cônes dans les champs microscopiques successifs du dénombrement rétinien.

Chacun des autres graphiques biométriques tracés au trait comporte également 140 points successifs.

Ces valeurs sont valables dans la périphérie où la densité en bâtonnets est importante (entre  $12^{\circ}$  et  $20^{\circ}$  de la fovéa).

Avec un objet lumineux de  $1^{\circ}$  (Vilter, 1949; figure 17) suffisamment de bâtonnets sont stimulés pour que plusieurs cellules ganglionnaires soient sollicitées. La limite des petites sommations ( $20'$  d'après Hallett) paraît correspondre au nombre de bâtonnets reliés à une cellule ganglionnaire dans la périphérie. La loi de Ricco pourrait dans le cas des grandes sommations complètes ( $1^{\circ}$  d'après Hallett) s'appliquer aux cellules géantes décrites par Polyak (1941) chez le primate.

Dans les travaux effectués à l'aide du périmètre statique de Goldmann (Fankhauser et Schmidt 1958, 1960; Sloan 1961; Sloan et Brown 1962; Gougnard 1961; Meur 1963; Sucs 1966) l'exposant de sommation est notablement inférieur à l'unité lorsqu'il est calculé avec des grands objets lumineux ( $64 \text{ mm}^2$ ,  $16 \text{ mm}^2$ ,  $4 \text{ mm}^2$ ) à fois dans la périphérie et à  $0^{\circ}$ .

À  $0^{\circ}$  il existe une augmentation de l'exposant de sommation pour les petits objets seulement, lorsque l'éclairage ambiant diminue, cette augmentation ne s'observe pas avec les grands objets de l'appareil. Dans la périphérie l'exposant de sommation varie peu en fonction de l'éclairage ambiant (Fankhauser et Schmidt 1960, Meur 1963, Sucs 1966).

Nous pouvons conclure que à la fois en vision photopique et scotopique, les limites de la sommation complète (voisine de l'unité) paraissent rester inférieures à  $30'$  dans la périphérie.

Cependant, si le champ réceptif augmentait (Rushton 1963/a, Arden et Weale 1954) au cours de l'adaptation à l'obscurité, on devrait observer une augmentation de l'exposant de sommation avec les index de grande surface.

Vers la fovéa, il est vraisemblable que les objets ne sont pas encore assez petits pour donner une sommation complète. Zegers et Ladrière (1964) considèrent que les objets lumineux doivent correspondre à un angle plus petit que  $6'$ , même alors la loi de Ricco ne serait pas strictement respectée, d'après Zegers et Ladrière.

Dans ce travail, nous avons étudié la diminution du seuil différentiel qui ne se passe pas à la fovéa mais surtout à partir de quelques degrés dans la périphérie. On peut donc considérer qu'avec un objet de  $1 \text{ mm}^2$ , ayant une valeur angulaire comprise entre  $15'$  et  $11'$ , nous avons étudié dans la périphérie *l'adaptation à l'obscurité dans le champ réceptif d'une cellule*.

(g) L'interprétation de la sommation spatiale pourrait être la suivante: dans le champ réceptif d'une cellule, la sommation spatiale serait complète.

Au point de vue anatomique, les cellules ganglionnaires sont beaucoup plus petites pour les récepteurs de la fovéa. Notamment à la fovéa chaque cône ou récepteur fovéolaire a simultanément deux liaisons: d'une part un cône serait relié à une cellule par l'intermédiaire du système en ligne directe et d'autre part un cône serait relié à environ 11 cônes par le système diffus. (Polyak, 1941).

Vilter (1949) a également trouvé qu'il existe deux cellules ganglionnaires pour chaque cône dans la fovéa. Tandis qu'à la périphérie plusieurs dizaines ou centaines de bâtonnets seraient reliés à une cellule. Si on suppose que la sommation diminue dès que la grandeur de l'objet "déborde" du champ réceptif de la cellule, les différences observées entre la fovéa et la périphérie deviennent explicables. Il est généralement admis que la sommation est plus grande dans la périphérie que dans la fovéa entre deux objets donnés, relativement petits (par exemple  $1 \text{ mm}^2 - 1/4 \text{ mm}^2$ ), cependant, même dans la périphérie, la sommation diminue fortement si on utilise des objets lumineux plus grands.

Avec des objets de plus grande surface, le seuil dépendrait de la loi de Piper ou de Piéron. La loi approximative de Piper serait valable dans la périphérie pour des objets compris entre  $30'$  et  $60'$ . Ensuite, la luminance devient indépendante de la surface.

D'autre part, il existe une augmentation de la sommation dans la fovéa avec des objets lumineux plus petits.

Si on présentait des objets lumineux encore plus petits que ceux que nous avons utilisés (à condition, bien entendu, qu'on puisse les voir), il est vraisemblable que la sommation deviendrait également complète ou voisine de l'unité dans ces conditions.

Si on considère la surface de l'objet, il existe un seuil pour la sommation parfaite: au plus il est bas au mieux on voit, c'est-à-dire que la qualité de l'image sera également meilleure. Par la sommation, la sensation lumineuse est reliée à l'acuité visuelle. Après avoir étudié la rétine de nombreuses espèces de vertébrés, Verrier (1945) conclut:

"pour apprécier le pouvoir séparateur de la rétine, il faut tenir compte de plusieurs éléments:

le rapport  $\frac{\text{cellules visuelles}}{\text{cellules ganglionnaires}}$  ou  $\frac{\text{éléments récepteurs}}{\text{éléments conducteurs}}$

mais le rapport peut conduire à des erreurs si on n'envisage pas également le diamètre de la cellule visuelle.

Le pouvoir séparateur de la rétine est indépendant de la forme générale des cellules visuelles". Ce pouvoir séparateur de la rétine ne serait point l'apanage d'un type déterminé de cellules, les cellules à cônes. Chez les rapaces nocturnes, les cellules fovéales sont typiquement des bâtonnets. Vilter (1954) a trouvé 800.000 bâtonnets par  $\text{mm}^2$  dans la fovéa chez un poisson, le *Bathylagus Benedicti*, alors qu'il existe 200.000 récepteurs (type cône) par  $\text{mm}^2$  dans la fovéa humaine.

Dans les diverses fovéae le rapport  $\frac{\text{cellules visuelles}}{\text{cellules ganglionnaires}}$

n'est pas toujours égal à l'unité mais il s'en rapproche beaucoup plus que dans toute autre partie de la rétine (Verrier 1945).

Il est vraisemblable qu'il existe de grandes variations individuelles (Hallett 1963) quant à la répartition et la grandeur de ces cellules (Polyak, 1941; Vilter, 1949).

Si la grandeur du spot est à la limite du champ réceptif de la cellule, il peut stimuler de différentes manières. Selon le hasard, le spot lumineux sollicitera le champ réceptif d'une seule cellule (sommation complète  $K = 1$ ) ou bien plusieurs cellules (moins bonne sommation  $K < 1$ ).

Ce qui peut expliquer les différences observées chez un même individu et également l'influence de la durée de présentation de l'objet (ajustement par mouvements de yeux).

Pour qu'il existe une acuité visuelle ou une perception d'une grande surface ou d'une image, il faut que beaucoup de neurones soient sollicités, le cerveau en intégrant et discriminant est conditionné pour restituer l'image.

Si seulement le neurone le plus sensible à la lumière (dans l'adaptation à l'obscurité) déterminait la courbe d'adaptation d'une grande surface, il n'y aurait pas de perception de l'objet lumineux car sans l'intégration de tous les neurones, la perception d'un grand objet ou d'une grande surface est probablement impossible.

Dans le champ réceptif d'un neurone le pouvoir séparateur n'existe probablement pas, c'est pourquoi l'acuité visuelle est moins bonne dans la périphérie. C'est pour cela également qu'en pathologie on observe pour un objet donné, augmentation relative de la sommation spatiale et jamais une diminution, ce qui signifie une diminution du pouvoir séparateur.

Quand l'acuité visuelle est élevée, elle pourrait dépendre du système "en ligne directe" de Polyak (on l'utiliserait quand on veut voir des détails, quand on

fixe), sinon on utiliserait le système diffus, d'où diminution du pouvoir de différenciation et notamment lors de l'adaptation à l'obscurité.

\*

\*

\*

Tentons maintenant de revenir à l'analyse du phénomène d'adaptation à l'obscurité en nous basant sur nos résultats expérimentaux et sur les données anatomiques, physiologiques et physico-chimiques relatives au fonctionnement rétinien.

Pour comprendre ou approcher le phénomène de l'adaptation à l'obscurité, examinons ce processus sous différents angles: tout d'abord au point de vue moléculaire et photorécepteurs, ensuite l'adaptation régionale avec des objets de petite surface et enfin l'adaptation globale ou avec des objets de grande surface.

a) Selon les calculs de Wald et Coll. (1963), pour une luminance de  $10^{-6}$  mL, 1 bâtonnet absorbe 1 photon par 1/4 seconde; après cette valeur les cônes domineraient.

La probabilité de stimulation est cependant conditionnée par l'existence dans le segment externe du bâtonnet d'une quantité suffisante de rhodopsine sous sa forme "non décomposée" (Rosenberg 1958, 1961; Wolken 1963). Lorsqu'on commence l'exploration adaptométrique la luminance est voisine de  $10^{-2}$  mL; comme le sujet a été préalablement ébloui, il n'existe que peu de chance pour qu'un bâtonnet ait déjà régénéré suffisamment de rhodopsine. Cette probabilité très faible de stimulation constitue encore une hypothèse optimiste car il faudrait, pour déclencher la sensation lumineuse, au moins deux quanta dans l'obscurité dans la même bâtonnet ou bien un second quanta, situé dans un autre bâtonnet ou dans un cône, à une distance relativement proche et dans un temps relativement court (Van der Velden 1944, 1946; Bowman et Van der Velden 1947; Bowman 1950).

En vision photopique Bouman et ten Doeschaete (1953) considèrent que 4 quanta est le minimum pour déclencher une sensation lumineuse.

En vision scotopique, d'autres auteurs, Stiles (1939), Hecht et coll. (1942), Baumgardt (1953), Dillon et Zeghers (1958), Ladrière (1961), ont donné des valeurs variant entre 2 et 7 quanta comme énergie minimale requise pour obtenir une sensation lumineuse, ce qui diminue encore la probabilité.

Le nombre de bâtonnets conductibles augmente en fonction du temps comme la rhodopsine. La probabilité qu'un quantum (ou deux) atteigne un bâtonnet et soit absorbé ou bien qu'un deuxième quantum frappe un autre bâtonnet ou

cône, (à condition qu'il soit également activé et relativement proche) augmente en fonction de la régénération de la rhodopsine. Ceci explique l'apparente augmentation de sensibilité des bâtonnets au cours de l'adaptation à l'obscurité.

Comme on trouve toujours de la rhodopsine non décomposée, même après un éblouissement intense et prolongé, on peut supposer qu'au début de l'adaptation, il reste également quelques bâtonnets ou récepteurs contenant de la rhodopsine non décomposée ou moins décomposée que les autres, c'est ceux-là qui répondent en premier lieu.

Les bâtonnets sont réunis par plusieurs dizaines ou centaines à une seule cellule. Il paraît vraisemblable que deux bâtonnets de ce système, s'ils reçoivent chacun un quantum et donc déclenchent chacun une stimulation de la cellule nerveuse, donneront une impression lumineuse.

Les cônes de la fovéa dépendant du système diffus et en ligne directe seront moins sensibles dans l'obscurité, puisque la probabilité que deux quanta atteignent une cellule est moins grande.

b) Si on procède à la mesure de l'adaptation à l'obscurité avec des objets lumineux de très petite surface, c'est-à-dire avec des objets valant  $1 \text{ mm}^2$  ou  $1/16 \text{ mm}^2$ , la relation reliant le logarithme de la luminance et le temps paraît être linéaire.

Si on étudie la sommation avec de très petits objets, on sollicite seulement le *champ réceptif d'une cellule*; dans ces conditions la sommation est complète.

Dans ce système, il semble que le pourcentage de rhodopsine non régénérée dépend du Log du seuil de perception lumineuse. Lorsque la rhodopsine est pratiquement régénérée, les récepteurs peuvent fonctionner au maximum et le système atteint sa sensibilité maximale. Il est à noter que la régénération de la rhodopsine suit une loi exponentielle (Rushton 1961-a).

c) Il ne faut pas oublier que l'adaptation à l'obscurité mesurée par une méthode psycho-physique dépend en dernier ressort de la réponse du sujet lui-même. Si on procède à une *adaptation globale*, ou bien avec un objet lumineux de grande surface, la réponse du système intègre la réponse de toutes les cellules qui fonctionnent à ce moment.

Si on se place à un niveau plus haut, le système nerveux reçoit une grande quantité d'informations à partir des neurones ou cellules. Le système doit intégrer ces données: c'est la perception lumineuse d'une grande surface.

A tout moment l'adaptation à l'obscurité peut se décomposer en deux phases qui surviennent successivement et presque simultanément:

- 1) Réponses des récepteurs activés, dans le champ réceptif de chaque cellule, qui dépendraient du log du seuil lumineux ou exponentiellement du pourcentage de rhodopsine décomposée. La vitesse d'adaptation locale à l'obscurité (a) dépendrait de la formule:

$$a = \frac{\log I_2 - \log I_1}{t_2 - t_1}$$

$I_2$  et  $I_1$  étant des luminances minimales du champ réceptif d'une cellule perçues aux temps  $t_2$  et  $t_1$ .

- 2) Intégration des différentes réponses par le système nerveux central qui est proportionnel au log de la sensibilité lumineuse au temps X. La vitesse d'adaptation globale (A) dépendrait de la formule:

$$A = \frac{\log \log I_2 - \log \log I_1}{t_2 - t_1}$$

$I_2$  et  $I_1$  étant des luminances minimales perçues aux temps  $t_2$  et  $t_1$  (voir travail: Sucs et Coppez, 1957; et Sucs 1961).

Si on accepte ces considérations, certains caractères de notre modèle mathématique deviennent mieux compréhensibles.

Les deux stades successifs d'intégration lors de l'adaptation globale que nous venons d'évoquer nous semblent se traduire par le fait que c'est le  $\log \log I$  et non le  $\log I$  qui est uni au temps d'adaptation par une loi linéaire. De même il devient normal que les courbes d'adaptation relevées à l'aide d'objets lumineux de surfaces très différentes ne soient pas parallèles, la pente plus inclinée obtenue pour des objets lumineux de grande surface traduisant une augmentation de la puissance d'intégration nerveuse en fonction du temps.

## CONCLUSION

L'adaptation régionale avec des objets lumineux de très petite surface (quelques minutes angulaires) a été réalisée à différentes distances de la fovéa, chez des sujets normaux.

Dans la périphérie, la relation entre le log de la luminance et le temps est pratiquement linéaire pendant l'adaptation.

A la fovéa l'adaptation est très rapide.

Dans la périphérie à un endroit déterminé du champ visuel, si on mesure les seuils avec des objets très petits au cours de la même adaptation à l'obscurité, les droites obtenues en prenant le log de la luminance en ordonnées et le temps en abscisses sont pratiquement parallèles. L'exposant de sommation calculé entre ces surfaces valant quelques minutes angulaires reste voisin de l'unité durant l'adaptation à l'obscurité.

D'après différentes données, exposées à la discussion, et notamment les données anatomiques, on peut supposer que dans ces conditions on mesure l'adaptation à l'obscurité dans les limites du champ réceptif d'une cellule.

A partir de ces observations, le phénomène de l'adaptation à l'obscurité pourrait s'expliquer de la manière suivante:

1) *Stimulation lumineuse au sein d'un photo-récepteur:*

Les quanta ne peuvent être transmis au système que s'il existe suffisamment de rhodopsine régénérée dans les photo-récepteurs. Ce qui explique l'augmentation de sensibilité lumineuse au cours de l'adaptation à l'obscurité.

2) *Perception lumineuse ou présentant un objet de petite surface correspondant au champ réceptif d'une cellule:*

Il semble exister une relation linéaire entre le log du seuil et le temps: le logarithme du seuil est en relation probable avec la proportion de rhodopsine décomposée.

3) *Perception lumineuse en présentant un objet de grande surface:*

Le phénomène dépend de l'intégration par le système nerveux des adaptations de toutes les cellules impliquées. L'adaptation de ces champs réceptifs étant elle-même reliée exponentiellement à la luminance:

d'où 
$$A = \frac{\log \log I_2 - \log \log I_1}{t_2 - t_1}$$

\*  
\*      \*

Nous remercions MM. les Professeurs J. J. DESMAREZ, J. FRANCOIS et P. VISSER pour les précieux conseils qu'ils nous ont donnés. Nous remercions également MM. les Professeurs L. COPPEZ et P. DANIS qui nous ont permis d'utiliser l'appareillage nécessaire.

## BIBLIOGRAPHIE

- ARDEN G. B. & WEALE R. A. Nervous mechanisms and dark adaptation. *J. Physiol.* (London), 125, 417-426, 1954.
- BAUMGARDT E. L. The visual system. Neurophysiology and psychophysic. Symposium, Freiburg, 1960. Ed. Springer Verlag, Berlin, 400-410, 1961.
- BOUMAN M. A. Quanta explanation of vision. *Docum. Ophthal.*, 4, 23-67, 1950.
- BOUMAN A. & TEN DOESSCHATE J. Nervous and photochemical components in visual adaptation. *Ophthalmologica*, 125, 287-290, 1953.
- CRAIK K. J. & VERNON M. D. The nature of dark-adaptation. *Brit. J. Psychol.*, 32, 62-81, 1941.
- DESMAREZ J. J. Contribution à l'étude expérimentale des substances tranquillisantes et des drogues toxycomanogènes. *Ann. Soc. Roy. Sci. Méd. et Nat. Bruxelles*, 13, 125-235, 1960.
- DESMAREZ J. J. & SUCS S. & DE BUCK R. P. Etude critique d'explorations objectives complémentaires applicables à l'évaluation du syndrome post-commotionnel. *Acta Med. Leg. Soc.*, 19, 289-305, 1966.
- DILLON D. J. & ZEGERS R. T. Quantal determination and statistical evaluation of absolute foveal luminosity thresholds and of threshold variability. *J. Opt. Soc. Amer.*, 48, 877-883, 1958.
- FANKHAUSER F. & SCHMIDT Th. Die optimalen Bedingungen für die Untersuchung der räumlichen Summation mit stehender Reizmarke nach der Methode der quantitativen Lichtsinperimetrie. *Ophthalmologica*, 139, 409-423, 1960.
- FANKHAUSER F. & SCHMIDT Th. Die Untersuchung der räumlichen Summation mit stehender und bewegter Reizmarke nach der Methode der quantitativen Lichtsinperimetrie. *Ophthalmologica*, 135, 660-666, 1958.
- FRANCOIS J., RABAAY M. & VANDERMEERSSCHE G. L'ultrastructure des tissus oculaires au microscope électronique. I: Etude des grains pigmentaires de l'épithélium rétinien. *Ophthalmologica*, 126, 896-900, 1953.
- GOLDMANN H. Ein neues Prinzip direkt registrierender Adaptometer. *Ophthalmologica*, 107, 55-59, 1944.
- GOLDMANN H. Un nouvel adaptomètre automatique. *Bull. Soc. Franç. Ophtal.*, 63, 4-17, 1950.
- GOUGNARD L. Etude de la sommation spatiale chez le sujet normal par la périmétrie statique. *Ophthalmologica*, 142, 469-486, 1961.
- GRAHAM C. H. Vision and visual perception. New York, 1965, Ed. J. Wiley & Sons.
- GRANIT R. Receptors and sensory perception. Ed. Yale Univ. Press., New Haven, 1955.
- HALLETT P. E. Spatial summation. *Vision Res.*, 3, 9-25, 1963.
- HARMS H. Entwicklungsmöglichkeiten der Perimetrie. *Graefes Arch. Ophthal.*, 150, 28-57, 1950.
- HARMS H. Die Bedeutung einer einheitlichen Prüfweise aller Sehfunktionen. *Deutsch. Ophthal. Ophthal. Gesell.*, 63, 281-285, 1960.
- HARTE R. A. Receptor elements of the human retina as semiconductors. *J. Opt. Soc. Amer.*, 51, 1275-1278, 1961.
- HARTLINE H. K. & Mc DONALD P. R. Light and dark adaptation of single photoreceptor elements in the eye of limulus. *Cell. Comp. Physiol.* 30, 225-253, 1947.
- HECHT S., SHLAER S. & PIRENNE M. H. Energy, quanta and vision. *J. Gen. Physiol.*, 25, 819-840, 1942.
- KAYSER Ch. Physiologie. Ed. Flammarion Paris, 1963.
- LADRIERE, M. LA VERNE. Variations in retinal quantum absorptions of the fovea as a function of Wavelength and area. *J. Psychol.*, 51, 233-232, 1961.
- LINKSZ A. Physiologie of the eye (vol. 2). Ed. Grune & Stratton, New York, 1952.
- MEUR G. Contribution à l'étude des sommations spatiales rétinienues. *Bull. Soc. Belg. Ophtal.*, 134; 317-25, 1963.
- MISSOTTEN L. L'ultrastructure des tissus oculaires. *Bull. Soc. Belg. Ophtal.*, 136, 1-199, 1964.
- OSTERBERG G. Topography of the layer of rods and cones in the human retina. *Acta Ophthal.*, Suppl. 6, 1-103, 1935.
- PIPER H. Über Dunkeladaptation. *Ztschr. f. Psychol. v. Physiol. d. Sinnersorg.* Leipz. 31, 161-214, 1903.

- PIRENNE M. H. Visual function in man. Dans: The eye de Davson H., Ed. Academic Press, New York, 1962.
- POLYAK S. The retina. Ed. University Press, Chicago, 1941.
- POLYAK S. The vertebrate visual system. Ed. University Press, Chicago, 1957.
- RICCO A. Relazione fra il minima angolo visuale e l'intensita luminosa. Memorie della Reggia Accademia di Scienze, Lettere e Arti in Modena 17, 47-160, 1877.
- ROSENBERG B. Photoconductivity and the visual receptor process. J. Opt. Soc. Amer., 48, 581-582, 1958.
- ROSENBERG B. Photoconduction in a hindered cis-isomer of  $\beta$  - carotene and its relation to a theory of the visual receptor process. J. Opt. Soc. Amer., 51, 238-240, 1961.
- RUSHTON W. A. H. Dark adaptation and the regeneration of rhodopsin. J. Physiol. Londres, 156, 166-178, 1961—.
- RUSHTON W. A. H. Rhodopsin measurement and darkadaptation in a subject deficient in cone vision. J. Physiol. Londres, 156, 193-205, 1961—b.
- RUSHTON W. A. H. The Ferrier Lecture, 1962. Visual adaptation Proc. Roy. Soc. Biol. 162, 20-46, 1965.
- RUSHTON W. A. H. The plotting of dark-adaptation curves in rod-cone investigations. Amer. J. Ophthal., 56, 748-751, 1963—b.
- RUSHTON W. A. H. Increment threshold and dark adaptation. J. Opt. Soc. Amer., 53, 104-109, 1963.
- RUSHTON W. A. H. & COHEN R. D. Visual purple level and the course of dark adaptation. Nature, 173, 301-302, 1954.
- SJOSTRAND F. S. An electron microscope study of the retinal rods of the guinea pig eye. J. Cell Comp. Physiol., 33, 383-397, 1949.
- SLOAN L. L. Rate of dark adaptation and regional threshold gradient of the dark-adapted eye. Amer. J. Ophthal., 30, 705-720, 1947.
- SLOAN L. L. Area and lminance of test object as variables in examination of the visual field by projection perimetry. Vision Res., 1, 121, 1961.
- SLOAN L. L. & BROWN D. J. Area and luminance of test object as variables in projection perimetry clinical studies of photometric dysharmony. Vision Res., 2, 527-541, 1962.
- SMELSER G. K. The structure of the eye. Ed. Academic Press, New York, 1961.
- STILES W. S. Directional sensitivity of the retina and spectral sensitivities of the rods and cones. Proc. Roy. Soc. B; 127, 64-105, 1939.
- SUCS S. L'adaptométrie dans l'amblyopie strabique. Bull. Soc. Belg. Ophtal., 116, 287-297, 1957.
- SUCS S. Valeurs normales de l'adaptation à l'obscurité à l'aide de l'adaptomètre de Goldmann Weekers. Bull. Soc. Belg. Ophtal., 129, 501-510, 1961.
- SUCS S. Etude de l'adaptation locale à l'obscurité chez l'amblyope Bull. Soc. Belg. Opht., 135, 473-482, 1963.
- SUCS S. Etude de l'adaptation à l'obscurité chez les sujets atteints d'encéphalopathie traumatique. Ann. Méd. Lég. de France 45, 236-243, 1965.
- SUCS S. Etude de l'adaptation globale et locale et des coefficients de sommation dans les rétinoopathies pigmentaires. Graefes Arch. Ophtal. 171, 42-50, 1966.
- SUCS S. Etude des seuils chromatiques et des coefficients de sommation chez les normaux et les amblyopes strabiques. Exposé au Congrès International d'Ophthalmologie, Munich, 18 août 1966 (sous presse).
- SUCS S. & COPPEZ L. Etude comparative de l'adaptation à l'obscurité des normaux et des diabétiques. Bull. Soc. Belg. Opht. 115, 190-205, 1957.
- SUCS S., ZANEN A. & RODRIGUEZ W. Les aptitudes visuelles des conducteurs. (sous presse).
- SVAETICHIN G. Component analysis of action potentials from single neurons. Exp. Cell. Res. Suppl. 5, 234-261, 1958.
- VAN DER VELDEN H. A. Over het aantal lichtquanta, dat nodig is voor een lichtprikkel bij het menselijk oog. Physica, 2, 179-189, 1944.
- VAN DER VELDEN H. A. The number of quanta necessary for the perception of light of the human eye. Ophthalmologica, 3, 321-331, 1946.
- VILTER V. Nouvelle conception des relations synaptiques dans la photoperception par les cônes rétinien. C. R. Soc. Biol. Paris, 143, 338-341, 1949.—a.

- VILTER V. Nouvelle conception des relations neuronales dans la fovéa. C. R. Soc. Biol. Paris, 143, 784-785, 1949. b.
- VILTER V. Recherches biométriques sur l'organisation synaptique de la rétine humaine. C. R. Soc. Biol. Paris, 148, 830-832, 1949. c.
- VILTER V. Différenciation fovéale dans l'appareil visuel d'un poisson abyssal le *Bathylagus benedicti* C. R. Soc. Biol. Paris, 148, 59-63, 1954. a.
- VILTER V. Relations neuronales dans la fovéa à batonnets du *Bathylagus benedicti*. C. R. Soc. Biol. Paris, 148, 466-469, 1954. b.
- VISSER P. Electrophysiological investigations into the influence of some metabolic inhibitors on retina and visual cortex in cat and rabbit. Academisch Proefschrift, Amsterdam, Studentendrukkerij, Poortpers N. V. 1957.
- VERRIER M. L. Biologie de la vision. Coll. Armand Colin, Paris, 1945.
- WEEKERS A. Adaptomètre enregistreur — Présentation de l'appareil. Bull. Soc. Belg. Ophtal., 95, 345-349, 1950.
- WEEKERS R. & LAVERGNE G. Applications cliniques de la pírímétrie statique. Bull. Soc. Belg. Ophtal., 119, 418-429, 1958.
- WILLMER E. N. Human colour vision and the perception of blue. J. Theor. Biol., 2, 141-179, 1961.
- WOLKEN J. J. A structural model for a retinal rod. Dans: The structure of the eye. De Smelser G. K., Ed. Academic Press, New York, Londres, 173-192, 1961.
- WOLKEN J. J. Structure and molecular organization of retinal photoreceptors. J. Opt. Soc. Amer., 53, 1-19, 1963
- WOLKEN J. J. Vision - Biophysics and biochemistry of the retinal photoreceptors. Ed. C. C. Thomas, Springfield, 1966.
- ZANEN J. & JIMENEZ R. V. Contribution à l'étude des valeurs énergétiques absolues des seuils achromatiques fovéaux. Vision Research, 2, 477-494, 1962.
- ZEGERS R. T. & LADRIERE M. LAVERNE. The effect of wavelength on the Area intensity function of the human fovea. Vision Res., 4, 375-389, 1964.