
Analyse comparée de la vision chez les animaux domestiques et implications comportementales

Auteur : Raxhon, Perry

Promoteur(s) : Dubois, Axel

Faculté : Faculté de Médecine Vétérinaire

Diplôme : Master en médecine vétérinaire

Année académique : 2020-2021

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/12454>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.



LIÈGE université
Médecine Vétérinaire

**ANALYSE COMPARÉE
DE LA VISION CHEZ LES ANIMAUX
DOMESTIQUES ET
IMPLICATIONS
COMPORTEMENTALES**

Perry RAXHON

Travail de fin d'études
présenté en vue de l'obtention du grade
de Médecin Vétérinaire

Année académique 2020-2021

Le contenu de ce travail n'engage que son auteur



LIÈGE université
Médecine Vétérinaire

**ANALYSE COMPARÉE
DE LA VISION CHEZ LES ANIMAUX
DOMESTIQUES ET
IMPLICATIONS
COMPORTEMENTALES**

Perry RAXHON

Tuteur : Axel DUBOIS

Travail de fin d'études
présenté en vue de l'obtention du grade
de Médecin Vétérinaire

Année académique 2020-2021

Le contenu de ce travail n'engage que son auteur

Analyse comparée de la vision chez les animaux domestiques et implications comportementales

OJECTIF DU TRAVAIL : l'objectif du présent travail est de permettre de mieux comprendre comment nos compagnons perçoivent leurs milieux. Le but est de pouvoir répondre à la question : comment l'animal voit-t-il, que perçoit-t-il et comment cela influence son comportement ?

RESUME : la capacité de voir a toujours été un avantage évolutif pour tous les êtres vivants. Les comportements basés sur la vision des animaux domestiques nécessite une forte résolution spatiale et un œil complexe. L'anatomie générale de l'œil et la physiologie du processus visuel est comparable chez les mammifères domestiques. Cependant les variations fonctionnelles et structurelles sont importantes donc la perception effective du milieu varie fortement entre les animaux. La vision des oiseaux est traitée à part en insistant sur les principales différences anatomiques et fonctionnelles. Les principaux facteurs qui permettent d'appréhender la perception du milieu sont abordés de façon générale puis espèce par espèce. Globalement, les mammifères domestiques possèdent une vision adaptée aux conditions de basse luminosité. L'acuité et la vision en pleine lumière sont moins bonne que celle de l'homme. Les mammifères domestiques sont dichromatiques, ils ne possèdent que deux types de cônes. D'autres facteurs varient selon le mode de vie de l'animal selon qu'il est une proie ou un prédateur. Un aperçu de la vision chez les oiseaux est présenté selon leurs modes de vie. Ces derniers possèdent une acuité visuelle nettement supérieure aux autres êtres vivants. Ils possèdent 4 types de cônes mais leur vision en condition de basse luminosité est généralement mauvaise. Enfin, certains comportements basés sur la vision sont présentés, ainsi que leurs implications dans la vie partagée avec l'homme. La communication interspécifique et intraspécifique des animaux repose énormément sur la vision. Pouvoir se représenter la façon dont les animaux perçoivent le monde permet de mieux les comprendre et de mieux communiquer avec eux.

TITLE IN ENGLISH

AIM OF THE WORK

SUMMARY

Table des matières

1	Introduction : évolution convergente et diversité des systèmes optiques.	5
2	Concepts généraux.	6
2.1	Embryologie	6
2.2	Anatomie et histologie : IMAGES!!	7
2.2.1	Tunique externe	7
2.2.2	Tunique moyenne	8
2.2.3	Tunique interne	8
2.2.4	Les milieux transparents : le vitré et l'humeur aqueuse.	9
2.3	Physiologie générale	10
2.3.1	L'iris	10
2.3.2	Corps et procès ciliaires	10
2.3.3	Le cristallin	10
2.3.4	La rétine visuelle ; diversité des pigments et photochimie	10
2.3.5	Les voies nerveuses (IMAGE GLOBALE)	12
2.3.6	Notion de champ récepteur	12
2.3.7	Adaptation à l'obscurité	13
2.3.8	Les mouvements du globe oculaire	13
3	Concepts fondamentaux de la vision	13
3.1	Luminance, sensibilité et contraste	13
3.2	Mouvement	14
3.3	Profondeur et champ de vision	15
3.4	Acuité visuelle	16
3.4.1	Composante optique	16
3.4.2	Composante rétinienne	16
3.4.3	Estimation de l'acuité	17
3.4.4	Autres aberrations affectant l'acuité	17
3.5	Couleurs	17
4	Perception visuelle du milieu par les animaux domestiques et les comportements associés	18
4.1	Comportements basés sur la vision	18
4.2	Les prédateurs : la vision du chien et du chat	18
4.3	La vision des proies : le cheval, le bovin et le lapin	19
4.4	Les oiseaux : particularités et généralités	21
5	Conclusion	22
6	Références	22

1 Introduction : évolution convergente et diversité des systèmes optiques.

La capacité à détecter la lumière a toujours constitué un avantage évolutif certain. Dans le règne animal, les animaux se sont équipés de structures détectrices de différents degrés de complexité selon leurs besoins et modes de vie. Ce qui est certain, c'est qu'avoir un œil bien qu'imparfait, est meilleur d'un point de vue évolutif qu'avoir un œil encore moins performant voir que de ne pas en avoir du tout. Les premières structures détectrices de lumière sont apparus il y a 540 millions d'années et plus de 96% des vivants en possèdent désormais. Avant de donner un aperçu de ces structures, il est important de rappeler qu'il faut toujours mettre en contexte la complexité de cette structure avec les besoins de l'animal. Un ocelle qui permet de détecter la lumière et de se mettre à l'abri à la pénombre remplit parfaitement son rôle pour un annélide, il n'en va pas de même pour un prédateur tel que le chat. Ainsi a-t-on classé les comportements contrôlés par la lumière en 4 classes, selon les degrés d'évolution, avec des structures correspondantes. Ces dernières ayant évolué en parallèle la complexité du vivant. (IMAGE evo+structures)

1. Contrôles non directionnels de la lumière ambiante : rythmes circadiens, évitement à la lumière par exemple. Cela nécessite des photorécepteurs non protégés.
2. Contrôle basé sur la sensibilité à la direction de la lumière tel la photoaxie par exemple. Cela requière des ocelles pigmentés avec des photorécepteurs grossièrement orientés.
3. Tâche visuelle possible avec une faible résolution spatiale tel que la détection du mouvement, sélection de l'habitat etc. Cela requière une fosse pigmentée.
4. Tâche visuelle possible avec une forte résolution spatiale tel que traquer une proie, éviter un prédateur, communiquer grâce aux signaux visuels. Cela requière des structures spécifiques qui focalisent la lumière.

Les animaux domestiques se situent dans la 4ème classe. La première partie de ce document aura pour but de présenter les similitudes anatomiques et fonctionnelles entre nos animaux domestiques. La seconde aura pour but de préciser quelles sont les différences fonctionnelles et, dans une moindre mesure, anatomiques interspécifiques et les implications dans le mode de vie de nos compagnons. Il faudra toujours garder à l'esprit qu'on ne peut pas s'appuyer sur notre perception sensorielle pour comprendre le comportement des animaux qui se basent sur le processus optique. Enfin il est indispensable de comprendre que, malgré les qualités structurelles et fonctionnelles poussées des systèmes optiques, le fait de « voir » est une perception et pas un rendement fiable du monde extérieur factuel. Ainsi, comme le prouvent certaines illusions d'optique auxquelles sont sensibles les animaux comme l'homme, nous voyons les choses en les mettant en contexte avec ce qui les entoure. (IMAGE p509 equine).

Certains animaux comme les reptiles peuvent « voir » grâce à des structures particulières détectrices d'infra-rouge. L'avantage est que chaque corps dont la température ne tombe pas au zéro absolu émet du rayonnement infra-rouge et est donc détectable, alors qu'aucun œil ne peut voir dans l'obscurité complète. D'autres espèces possèdent un véritable œil pinéal (FONCTION) qui peut même inclure une cornée modeste et une lentille. (IMAGES).

2 Concepts généraux.

2.1 Embryologie

Avant les années 90, on pensait, au vu de la diversité des systèmes optiques, que ces dernières devaient avoir évolué au moins 20 fois indépendamment par le passé. Depuis on sait que le même gène, le gène Pax 6 est essentiel au développement de cette structure. Ce gène provient donc de notre ancêtre commun. (IMAGE).

Organogenèse : La vésicule optique se développe à partir de la plaque neurale, une zone de l'embryon qui donnera la partie antérieure du système nerveux central. L'œil est une émanation du cerveau. Il se développe à partir de la crête neurale, de l'ectoderme neural, de l'ectoderme superficiel et du mésenchyme secondaire (qui provient de cellules de la crête neurale). De part et d'autre du tube neural se forment les sillons optiques. Ils se transforment ensuite en vésicules optiques par évagination vers le 15e jour chez le chien. Elles sont reliées à la lumière du tube neural par les pédoncules optiques. L'organogenèse commence alors. Les vésicules optiques croissantes rentrent alors en contact avec l'ectoderme superficiel. Au point de contact, l'épiderme s'épaissit et forme la placode cristallinienne. La vésicule cristallinienne s'invagine pour former une cupule optique. Son extrémité forme l'uvée antérieure et la partie postérieure forme la rétine. L'invagination incomplète de la vésicule laisse une fissure optique qui laisse pénétrer le mésenchyme qui formera le système hyaloïde. L'artère hyaloïde vascularise la portion interne de la cupule et la vésicule cristallinienne. Se faisant la placode s'épaissit et devient la vésicule cristallinienne. La fermeture de la cupule optique entrainera l'apparition de la pression intra-oculaire. Différenciation :

la rétine dérive de deux feuillets épithéliaux d'origine neuro-ectodermique. Le feuillet externe se différencie en épithélium pigmentaire rétinien tandis que le feuillet interne donne naissance à la neurorétine. Autour des 25 jours, ce feuillet interne est formé d'une couche acellulaire interne et d'une zone nucléaire appelée la membrane neuroblastique commune. A 33 jour, cette dernière se sépare en membrane neuroblastique externe et interne.

- ⇒ Les cellules externes de la membrane externe donnent les cônes et les bâtonnets (rétine externe).
- ⇒ Les cellules internes de la membrane externe donnent naissance aux cellules bipolaires et horizontales en migrant vers l'intérieur.
- ⇒ Les cellules internes de la membrane interne donnent les cellules ganglionnaires (la rétine interne).
- ⇒ Les cellules externes de la membrane interne donnent les cellules amacrines et les cellules de Müller.

NB : cet arrangement peut ne pas sembler optimal car la lumière a plusieurs couches à traverser avant d'arriver aux photorécepteurs. Cependant ceux-ci sont placés à proximité de la choroïde ce qui permet un apport nutritionnel adéquat pour ces cellules aux besoins élevés.

Le nerf optique est formé par la convergence des faisceaux issus des cellules ganglionnaires qui convergent vers la papille optique.

Le vitré est subdivisé en trois parties : le primitif est associé au système vasculaire hyaloïde, le secondaire se dépose autour du vitré primitif et forme le vitré définitif adulte. Le vitré tertiaire contribue à la formation des zonules de Zinn.

Le cristallin : les cellules antérieures de la vésicule cristallinienne restent cuboïdes alors que les cellules postérieures s'allongent pour former les fibres cristalliniennes primitives. Ces fibres s'étendent en remplissant la cavité. Elles perdent leurs noyaux formant alors le noyau embryonnaire du cristallin. Les cellules cuboïdes formeront l'épithélium du cristallin. La jonction entre l'épithélium et les fibres forme la région équatoriale d'où partent les fibres cristalliniennes secondaires à partir des cellules équatoriales. Des fibres continueront de se rajouter telles des couches d'oignons tout au long de la vie. Chacune de ces fibres se rencontrent au niveau de la suture en Y. L'épithélium antérieur du cristallin sécrète la capsule antérieure alors que la capsule extérieure provient de la lame basale des fibres primaires. (IMAGE).

Corps ciliaire et iris : vers 25 jours, le bord antérieur de la cupule optique commence à former l'épithélium ciliaire puis l'épithélium de l'iris. La couche externe de l'épithélium ciliaire représente la continuité antérieure de l'ERP. Les procès ciliaires sont formés aux alentours du 40ème jour alors que l'iris avance vers la face antérieure du cristallin. Le stroma irien, le stroma du corps ciliaire et le muscle ciliaire sont formés par des vagues de cellules provenant du mésenchyme. L'épithélium irien donne naissance, au 45ème jour, aux muscles sphincter et dilatateur de l'iris qui ont donc une origine neuro-ectodermique. L'ensemble du processus est terminé aux alentours de 56 jours.

Angle irido-cornéen : son développement se poursuit après la naissance avec la maturation des ligaments pectinés et des autres régions de l'appareil excréteur. Il se terminera vers 2 mois. (FIGURE)

Cornée : l'endothélium cornéen et le stroma cornéen est formé par le mésenchyme antérieur provenant de la cupule optique. L'ectoderme superficiel devient l'épithélium cornéen. La membrane de Bowman résulte de la différenciation des cellules superficielles du stroma. La membrane cornéenne est formée par les cellules endothéliales. La choroïde et la sclère résultent respectivement des feuillettes interne et externe du mésenchyme secondaire dérivé de la crête neurale. Les paupières sont fusionnées à la naissance chez le chien et le chat. L'ouverture se produit 10-14j après la naissance. Elles sont ouvertes dès la naissance chez les veaux et les poulains.

2.2 Anatomie et histologie : IMAGES !!

2.2.1 Tunique externe

Elle est formée de la sclère en partie postérieure qui se prolonge par la cornée dans la portion antérieure. La cornée et la sclère sont reliées par le limbe. La sclère est constituée de tissu conjonctif fibro-élastique peu vascularisé mais innervé. La cornée, avasculaire, est composée de 5 couches distinctes soit de l'extérieur vers l'intérieur : (1) un épithélium de type épidermoïde non malpighien, (2) la membrane de Bowman (une lame basale), (3) le stroma cornéen, (4) la membrane de Descemet (une autre lame basale) et (5) un épithélium pavimenteux simple. Dans le stroma cornéen, les fibres de collagène d'un même

plan sont parallèles entre elles alors qu'entre deux plans différents, elles sont perpendiculaires entre elles. C'est cela qui confère sa transparence à la cornée ce qui est capital pour assurer une vision correcte.

2.2.2 Tunique moyenne

L'uvée est formée par la choroïde au niveau postérieur et par l'iris et les procès ciliaires dans la portion antérieure. C'est un tissu conjonctif lâche vascularisée et pigmenté.

L'iris est composée d'un axe conjonctif lâche plus ou moins pigmenté. Elle contient de la mélanine, des mélanocytes, un muscle constricteur et un muscle dilatateur. L'iris est cerclée de vaisseaux sanguins qui forment le cercle artériel de l'iris. L'iris se compose également d'un épithélium antérieur (des fibroblastes VERIFIER) et d'un épithélium postérieur bistratifié. Ce dernier est formé par une double couche de cellules pigmentaires accolées au muscle dilatateur forme par des cellules myoépithéliales.

Les corps ciliaires sont formés d'un épithélium bistratifié contenant une couche pigmentaire et une couche glandulaire, chacune reposant sur une lame basale. Le tissu conjonctif lâche contient le muscle de Muller et le muscle de Brucke. (FONCTIONS). L'épithélium des procès ciliaires est identique à celui des corps. Le tissu conjonctif fibro-musculaire vascularisé contient des vaisseaux sanguins dont l'ultrafiltrat passe entre les cellules et subit des modifications pour être sécrété en tant qu'humeur aqueuse. (IMAGE)

L'angle irido-cornéen contient les espaces de Fontana, un réseau de fibres de collagène et un endothélium qui constitue un filtre pour l'humeur aqueuse. Celle-ci est épurée et passe ensuite dans le plexus veineux sclérotique.

La choroïde est constituée de trois portions : le stroma choroïdien, la couche chorio-capillaire (nutrition des couches superficielles de la rétine) et la membrane de Bruch. La choroïde contient le *tapetum lucidum* chez la plupart des animaux domestiques à l'exception du porc.

Le cristallin (IMAGES2) : il est constitué d'une capsule, d'un épithélium antérieur et bien sur de fibres cristalliniennes. Il est relié aux procès ciliaires par les zonules de Zinn qui sont des fibres de collagène. C'est le changement de la tension de ces fibres qui permet, l'accommodation (permise par le système parasymphatique). Chez les carnivores, le relâchement de ces fibres entraîne le mouvement du cristallin vers l'arrière de l'œil. Chez les oiseaux et les primates, il entraîne l'augmentation de la courbure du cristallin ce qui permet l'accommodation.

2.2.3 Tunique interne

se compose de la rétine sensible postérieurement et de la rétine aveugle en avant de l'ora serrata. (IMAGE).

La rétine visuelle est classiquement décrite en la subdivisant en 10 couches au fonctions diverses :

1. La couche pigmentée (le pigment est absent si l'animal possède un tapetum) : nutrition de la rétine jusqu'à la couche granulaire externe, estérification de la vitamine A et phagocytose des prolongements des cellules photosensibles.

2. Prolongement des cellules à cônes et à bâtonnets : ces prolongements contiennent les disques du segment externe contenant les pigments et les enzymes de la phototransduction.
3. Limitante externe : jonction entre les cellules photoréceptrices et les cellules de Muller.
4. Couche granulaire externe : noyaux des cellules à cônes et à bâtonnets.
5. Couche plexiforme externe : synapse entre les cellules photosensibles et les cellules bipolaires.
6. Couche granulaire interne : cellules bipolaires, cellules amacrines et horizontales ainsi que les cellules de Muller.
7. Couche plexiforme interne : synapse entre les cellules bipolaires et les cellules ganglionnaires.
8. Couche ganglionnaire : cellules ganglionnaires.
9. Couche des axones des cellules ganglionnaires.
10. Limitante externe : jonction entre les prolongements des cellules de Muller. (SH2MA +IMAGE)

Chez l'homme et les oiseaux, la rétine comporte, dans l'axe visuel direct, une dépression appelée fovea qui contient uniquement des cônes. A chaque cône est associée une seule cellule ganglionnaire ce qui confère une grande acuité visuelle. Chez les animaux domestiques, cette région est appelée area centralis. Elle possède en gros la même fonction même si le nombre de cône est beaucoup plus faible que chez l'homme et l'oiseau. Leur rôle sera détaillé plus tard, par espèce.

2.2.4 Les milieux transparents : le vitré et l'humeur aqueuse.

L'humeur aqueuse a pour fonction d'apporter des nutriments aux tissus non vascularisés de l'œil et d'éliminer les déchets issus de leurs métabolismes. Elle maintient aussi la transparence de l'œil. (IMAGE). Elle est produite par les corps et procès ciliaires par la voie de l'anhydrase carbonique.

Le vitré est un hydrogel élastique essentiel pour maintenir la transparence et le volume et la tonicité de l'œil. Au niveau histologique, il est composé à 99% d'eau et d'un « squelette » de collagène ainsi que d'acide hyaluronique. Il occupe 80% du volume de l'œil. Il permet le maintien de la rétine et du cristallin dans une position anatomique chronique. Enfin, il permet la diffusion des nutriments des corps ciliaires vers la rétine. Ces deux structures font partie des milieux optiques de l'œil. Leur intégrité est importante pour permettre un processus visuel normal.

Les glandes lacrymales (IMAGES) : elles sont indispensables pour maintenir l'intégrité de la cornée et donc permettre le processus visuel. Parmi elles, les glandes sébacées de Meibomius participent à hauteur de 10% à la production de larmes. Les amas glandulaires de la troisième paupière participent à hauteur de 30% à la production de larmes. Enfin, la glande principale participe à hauteur de 60% à la production de larmes. Ces trois entités forment de l'intérieur vers l'extérieur, les trois films protecteurs de la cornée ; mucoïde, aqueuse, lipidique.

2.3 Physiologie générale

2.3.1 L'iris

La variation de son ouverture est régulée par la luminosité et par le système nerveux autonome. En lumière sombre ou lors d'une situation de stress ou d'effort, le système nerveux sympathique prédomine et c'est la mydriase. A l'inverse, on parle de myose. Le lien entre la forme de la pupille et l'animal sera explicité plus tard.

2.3.2 Corps et procès ciliaires

La fonction principale est la production d'humeur aqueuse (dans la chambre postérieure). Ils délimitent avec l'iris la chambre antérieure et la chambre postérieure de l'œil. (IMAGE).

2.3.3 Le cristallin

La modification de sa convexité ou sa position grâce aux muscles lisses des corps ciliaires permet le processus d'accommodation. (IMAGE). Le but est de projeter l'image d'un objet sur la rétine, ni en avant ni en arrière. Les variations interspécifiques du processus d'accommodation, son efficacité et les erreurs optiques qu'il occasionnent seront abordés plus tard. Le cristallin constitue la deuxième structure la plus réfractive de l'œil après la cornée et devant les milieux transparents.

2.3.4 La rétine visuelle ; diversité des pigments et photochimie

Les 5 étapes du processus visuel sont les suivantes :

1. Entrée et focalisation correcte de la lumière sur la rétine
2. Changement de l'énergie lumineuse en énergie chimique puis électrique.
3. Ségrégation des informations en catégories utiles (mouvement, contraste etc)
4. Transmission puis réception de l'information par le cerveau et formation de l'image
5. Sélection des parties utiles de l'image entraînant une réponse comportementale

Les pigments visuels sont contenus dans les disques des photorécepteurs. Chacun absorbe une certaine gamme de longueur d'onde et possède un pic d'absorption (IMAGE). Un pigment est composé d'un chromatophore qui est un dérivé de la vitamine A et une protéine appelée opsine. Le chromatophore permet la transduction de l'énergie lumineuse en signal tandis que l'opsine détermine la sensibilité spectrale. Les pigments visuels sont classés en 6 groupes (IMAGE) évolutifs selon la composition en acides aminés. L'ancêtre commun aux vertébrés possédait sans doute les 6 gènes d'opsines. (IMAGE PIGMENT +SPECTRE).

Les photons vont être captés par les cellules photoréceptrices et il s'en suivra une cascade d'évènements qui aboutira à la transformation de l'énergie des photons en influx nerveux puis en image par le cerveau. Les deux types de photorécepteurs sont les suivants : les cônes et les bâtonnets. (IMAGES ET COMPARAISON).

Description :

Bâtonnet	Cône
Sensible aux légères modifications d'intensité lumineuse. Fonctionnement sous la lumière de faible intensité.	Insensible aux légères modifications d'intensité lumineuse. Sensible aux lumières de fortes intensités.
Faible acuité car rapport nombre de (IMAGE)photorécepteurs sur nombre d'axones élevés.	Forte acuité : rapport nombre de photorécepteurs sur nombre d'axones faible.
Pas de différenciation des couleurs car possède un seul pigment : la rhodopsine. Sensible à 495nm	Possèdent 3 ou 4 pigments différents selon l'animal et permettent la vision des couleurs.
Plus présents en périphérie.	Plus présent au centre, particulièrement dans l'area centralis et la fovéa.
Sensible au mouvement et aux flashes lumineux de basse fréquence.	Sensible au contraste et aux flash lumineux de haute fréquence

Photochimie (IMAGE) : la lumière doit traverser plusieurs couches avant d'atteindre les photorécepteurs. Il faut noter que ce trajet assez contre-intuitif ne constitue pas la seule option ni la plus efficace imaginée par la nature au cours de l'évolution. Chez les céphalopodes, les photons arrivent directement sur la couche des photorécepteurs. (POURQUOI?) A l'obscurité, quand aucun photon ne frappe la rhodopsine, l'opsine-rétinal est sous sa forme repliée cis. A la lumière, l'énergie du photon entraîne la transformation du rétinale cis en rétinale trans, la forme dépliée. L'impact du photon entraîne l'hyperpolarisation de la membrane de celui-ci (donc une réduction de la libération de neurotransmetteurs) et une cascade d'évènements par la voie d'une protéine G. l'influx nerveux qui en résulte est transmis sous forme de potentiel gradué. Il en va de même pour toutes les cellules de la rétine à l'exception des cellules ganglionnaires qui transmettent l'influx sous forme de potentiel d'action. Chaque pigment touché est dégradé mais sera resynthétisé. Le rôle du tapetum lucidum est de prodiguer un effet miroir, c'est-à-dire de renvoyer les photons qui n'auraient pas touché les photorécepteurs vers ceux-ci. Il est disposé de façon à limiter l'éblouissement par les rayons lumineux en pleine journée. Le tapetum lucidum maximise la sensibilité et est particulièrement utile pour la vision en condition de faible intensité lumineuse, pour laquelle nos animaux domestiques sont adaptés. En revanche, 4% de la lumière renvoyée est réfléchi et donc visible par les prédateurs. (IMAGE).

2.3.5 Les voies nerveuses (IMAGE GLOBALE)

l'influx est transmis des photorécepteurs aux cellules bipolaires puis aux cellules ganglionnaires dont les axones forment le nerf optique. Les cellules amacrines et horizontales ont des rôles modulateurs sur l'influx afin de l'ajuster. Leurs rôles dans la vision seront explicités ultérieurement. On distingue la rétine temporale et la rétine nasale. Les fibres qui en partent vont emprunter des chemins différents au niveau du chiasma optique. Les fibres provenant de la rétine temporale vont poursuivre un chemin ipsilatéral. Les fibres provenant de la rétine nasale vont faire une décussation. Le pourcentage de décussation varie selon l'animal. (ROLE ??). L'influx poursuit son chemin dans le tractus optique jusqu'au corps géniculé latéral. 90% de l'influx nerveux y aboutit. Les 10% restants empruntent la voie extra-géniculée dont les fonctions comprennent le balayage visuel, l'association, le réflexe pupillaire et les relais vers l'hypothalamus. L'influx emprunte ensuite les radiations optiques qui aboutissent aux aires visuelles du cortex occipital.

2.3.6 Notion de champ récepteur

(IMAGES PHYSIO) On nomme champ récepteur la région de la rétine qui doit être stimulée par la lumière pour obtenir une réponse dans une fibre ganglionnaire donnée. Ainsi les cellules ganglionnaires possèdent un certain champ récepteur. On le décrit en fonction de la réponse provoquée lorsque la lumière tombe soit en son centre soit dans sa périphérie. On parle de cellule à centre ON/périphérie Off ou l'inverse. (IMAGES). Selon la cellule et l'endroit où tombe la lumière, la cellule ganglionnaire va soit augmenter soit diminuer la fréquence des potentiels d'actions qu'elle envoie. Ces cellules peuvent également se caractériser par leur type : M, P et non P non M. Le tableau suivant présente leurs principales caractéristiques.

Type cellulaire	Fonctions
M	Grand champ récepteur Détection du mouvement et du contraste
P	Petit champ récepteur Détection des formes et des détails Sensible aux couleurs par opposition simple (cellules à centre rouge ON et périphérie verte OFF par exemple).
Non P non M	Moins connues, sensibilité aux couleurs.

Quatre points communs émanent de l'étude des champs récepteurs :

- Les champs récepteurs de la fovéa sont plus petits qu'en périphérie ce qui explique l'acuité fovéale.
- Tous les neurones possèdent des champs récepteurs circulaires.
- Chaque neurone a un champ récepteur dans un œil seulement.
- La plupart des champs récepteurs des neurones sont formés d'une zone excitatrice et d'une zone inhibitrice

Les cellules ganglionnaires peuvent se caractériser par leur champ récepteur ON/OFF et aussi par la fonction cellulaire. On parle de cellule de type M, P ou non P non M.

Leur rôle respectif dans la vision sera décrit plus tard. Aux autres étages d'intégration du stimulus visuel, on retrouve d'autres champs récepteurs dont le rôle est très brièvement résumé dans le tableau 2. L'organisation du cortex visuel est très complexe et ne sera pas détaillé ici. De récentes études tendent néanmoins à montrer que certaines cellules (organisées en champs récepteurs corticaux) seraient sensible au mouvement, au contraste etc.

Cellule et champ récepteur	Perception
Rétine et CGL	La position
Cellule corticale simple	Axe d'orientation
Cellule corticale complexe	Mouvement d'axe
Cellule corticale hypercomplexe	Bords et angles

2.3.7 Adaptation à l'obscurité

plusieurs phénomènes permettent à l'animal de s'adapter. La dilatation de la pupille, l'adaptation synaptique des neurones rétiniens (cellules horizontales etc) et enfin l'augmentation de la concentration de rhodopsine dans les segments externes des bâtonnets. La sensibilité maximale est atteinte après approximativement 30 minutes selon le niveau d'exposition à la lumière.

2.3.8 Les mouvements du globe oculaire

Les muscles oculaires et leurs fonctions sont présentés dans le tableau 3. Ces muscles permettent au globe de se mouvoir. Les mouvements saccadés du globe, dont nous n'avons même pas conscience permettent plusieurs choses : premièrement garder l'objet visualisé focalisé sur la zone d'acuité maximale c'est-à-dire la fovéa ou l'area centralis. Deuxièmement permettre de scanner en permanence une part importante du champ visuel. Dernièrement, ce scan permet de visualiser l'ensemble du champ visuel en couleur et avec un minimum de netteté. Si l'œil était statique le centre du champ de vision focalisé sur la fovéa apparaîtrait coloré alors que la périphérie le serait nettement moins.

3 Concepts fondamentaux de la vision

3.1 Luminance, sensibilité et contraste

La luminance correspond à la perception de l'intensité lumineuse renvoyée par un objet. Elle dépend donc de la sensibilité des photorécepteurs à la lumière et a longueur d'onde ainsi qu'au nombre de photons venant les frapper. Ainsi en condition scotopique ou photopique (IMAGE), une même image peut sembler différente, car ce ne sont pas les mêmes photorécepteurs qui seront activés. Cependant, des objets peuvent être différenciés sur base de leur luminance seule, la perception des couleurs est de moindre importance. (IMAGE). La luminance est capitale car c'est ses variations que le cerveau va détecter (et non la couleur) ce qui permet de percevoir des différences liées à la profondeur, au

mouvement ou au contraste. Le contraste est en fait la différence de luminance absolue entre deux objets. C'est cette que l'œil doit être capable de détecter. Plus la luminance (donc le nombre de photons) est importante, plus le contraste est facilement détectable. Plusieurs aspects anatomique de l'œil (tapetum, surface cornéenne, position du cristallin) permettent de maximiser la luminance. Ils seront explicités pour chaque espèce, dans la mesure où ces informations sont disponibles.

Chez la plupart des espèces domestiques, qui sont adaptées pour la lumière tamisée, la rhodopsine met plus de temps pour se régénérer. Les pics de sensibilité des pigments visuels diffèrent entre l'homme et entre espèces domestiques ce qui suggère qu'ils ne perçoivent pas le monde de la même manière.

La sensibilité correspond au nombre de photons que reçoit un récepteur sous une certaine luminance. (77) Elle dépend évidemment du nombre de photons donc de la luminance. Pour la maximiser l'œil doit donc être capable de recevoir un nombre important de photons sur la rétine et les cellules de cette dernière doivent être capable de les capter en grand nombre ce qui impose un nombre élevé de photorécepteurs de type bâtonnets. C'est d'autant plus capital que nos animaux domestiques sont, à l'origine, souvent crépusculaire ou nocturnes. On comprend rapidement que plus la pupille est grande plus elle permet à l'œil d'être sensible. Ainsi, plus l'œil est grand plus la pupille peut être grande et, si l'œil est grand il peut contenir plus de photorécepteurs. La taille de ces derniers est primordiale pour maximiser la sensibilité. En effet, plus le récepteur est grand plus il possède de disques et de pigments photosensible. Augmenter la taille signifie diminuer le nombre de récepteurs et donc la résolution. Les animaux aux mœurs nocturnes ont donc de grands yeux dans lesquels les photorécepteurs, sont nombreux et groupés en unités fonctionnelles reliées à une cellule ganglionnaire ce qui permet une sommation spatiale. En conclusion, un œil sensible permet de détecter plus facilement le contraste et ce d'autant plus que le nombre de photon disponible est élevé.

Le tapetum lucidum : souvent placé en position ventrale ce qui permet de maximiser la vision du sol, souvent moins illuminé. La zone dorsale non tapétale contient, elle, des pigments afin d'absorber le surplus de lumière provenant du ciel. Il pourrait chez le chat absorber les longueurs d'onde les plus basse pour réorienter ces longueurs d'onde vers le spectre de sensibilité maximale de la rhodopsine (495nm).

3.2 Mouvement

Très peu d'études ont été menées chez les animaux domestiques à ce sujet. Il ressort cependant que ces derniers sont bien plus sensibles aux objets mobiles que stationnaires. Les bâtonnets (majoritaires chez nos compagnons) sont les principales cellules permettant de détecter le mouvement ainsi que les formes. La périphérie de la rétine, qu'ils peuplent, est en effet riche en sous type de cellule ganglionnaire dédiée à la détection du mouvement. En lumière tamisée la capacité de détection du mouvement est donc maximale. En revanche, en pleine lumière, c'est l'acuité visuelle qui permet de distinguer le mouvement d'un corps par rapport à son environnement. La grande acuité que procure l'area centralis ou la fovéa permet donc de détecter le mouvement avec encore bien plus de sensibilité qu'avec la rétine périphérique. Les champs récepteurs de cette zone sont

en effet bien plus petits qu'en périphérie et le déplacement angulaire sur la rétine est grand. Ainsi un objet proche stimule plus de champs récepteurs et se déplace plus vite dans notre champ de vision qu'un objet éloigné. C'est ce qu'on appelle la parallaxe du mouvement (IMAGE!!). Ainsi, les chats sont 10 à 12 fois moins sensibles que l'homme au mouvement en pleine lumière. (ETUDE DISTANCE DE PERCEPTION). La réponse comportementale qui suit la détection du mouvement est activée seulement si la vitesse du mouvement est biologiquement pertinente pour l'animal donné.

La détection du mouvement est plus aisée si l'animal reste stationnaire, le regard fixe. En mouvement, ce dernier doit faire appel à des mécanismes volontaires (saccades) ou réflexes vestibulo-oculaires (rotationnel) et optocinétique (linéaire) pour stabiliser l'image sur la rétine. Si l'objet ou l'observateur bouge trop rapidement, le système de fixation risque d'être rendu inefficace. La figure X montre comment le cerveau emprunte des raccourcis durant le traitement de l'image, quand l'observateur fixe un point central. (IMAGE)

Si l'objet en question s'approche ou s'éloigne, trois mécanismes permettent d'apprécier le mouvement ainsi que la profondeur : le mouvement des yeux convergent ou divergent, l'accommodation et la miose (c'est cette dernière qui améliore la perception de la profondeur).

Enfin, un paramètre indirectement lié au mouvement permet d'appréhender un peu mieux la vision des animaux. Il s'agit de la fréquence critique de fusion visuelle. Au-delà d'un certain nombre d'images par seconde, le cerveau devient incapable de les individualiser et de les restituer séparément. Une séquence d'images nous apparaît donc comme une continuité fluide. Ce principe est utilisé au cinéma ou à la télévision. Notre fréquence critique ne dépasse pas 60 images par seconde. En revanche, chez le chien et le chat elle pourrait monter jusqu'à 80, et jusqu'à 120 chez les oiseaux.

3.3 Profondeur et champ de vision

En général, le champ de vision est plus large chez les herbivores que chez les carnivores car, en tant que proies, ils doivent être capables de repérer un ennemi en toute circonstance. Le champ de vision se décompose en champ de vision monoculaire et binoculaire. Les variations intraspécifiques seront présentées au point 4.

La perception de la profondeur dépend de plusieurs facteurs : le champ de vision, la différence entre les deux images acquises par les deux yeux quand ceux-ci regardent la même image et le traitement par le cerveau qui doit permettre de former une nouvelle image reflétant la profondeur. Elle est meilleure dans la région correspondant au champ de vision binoculaire mais d'autres facteurs tels que les mouvements du globe oculaire, l'habitude, la parallaxe du mouvement et la hauteur de l'œil par rapport au sol permettent de la détecter dans la zone de champ de vision monoculaire. La myose permet également de l'améliorer. La capacité à détecter la profondeur, c'est-à-dire à savoir séparer un corps par rapport à un fond n'est pas seulement utile aux prédateurs. Les proies en ont besoin pour savoir détecter un prédateur camouflé par rapport à l'environnement. Ainsi on constate que le champ de vision binoculaire du cheval est plus vaste que celui du chien et du chat. L'écartement des deux yeux permet la perception de profondeur binoculaire (stéréopsis). En effet la profondeur ne peut être estimée que si le même objet est vu de deux postes d'observation différents. Le cerveau fusionne et recompose ces deux images en une seule ce qui permet d'apprécier la profondeur. Les herbivores qui ont les yeux fortement séparés

mettent à profit ce principe. Leur perception de la profondeur est cependant moins bonne que celle de l'homme.

Il existe bien sur des différences raciales et individuelles ce qui rend l'estimation de la perception de la profondeur très complexe. On sait que les proies comme les prédateurs la combine à la détection du mouvement pour améliorer la précision de leurs attaques ou pour détecter un prédateur camouflé. (IMAGE p521)

3.4 Acuité visuelle

L'acuité ou résolution se réfère à la capacité de distinguer les détails d'un objet séparément et sans brouillage. Elle est influencée par les propriétés optiques de l'œil, les propriétés de la mosaïque rétinienne et la capacité de traitement des voies visuelles. Elle permet la différenciation des composantes d'une image sur base de la texture de l'objet (lisse/rugueux, mat/brillant, ...). La texture est estimée par le cerveau et dépend de l'acuité. Elle permet de distinguer les objets par rapport à leur environnement.

3.4.1 Composante optique

En général, les composants optiques (cornée, vitré etc) ne sont pas les facteurs limitants de l'acuité chez nos animaux, du moins si l'œil est sain. Les capacités de traitement du cerveau ne sont pas non plus mises en cause. Au niveau purement optique, l'acuité dépend de la capacité de l'œil à focaliser correctement les rayons sur la rétine, ce qu'on nomme emmétropie. S'il existe des erreurs (myopie ou hypermétropie), elles se mesurent en utilisant la formule $D = 1/f$ et s'expriment en dioptrie (D). Les chiens sont emmétropes à 0.25D près cependant certaines races comme le berger allemand ou le rottweiler peuvent parfois présenter des myopies à -0.5D. la plupart des chats et des chevaux sont également emmétropes mais des variations d'1 à 2 D sont régulièrement observées. L'astigmatisme est rarement observé.

En général, une augmentation de la sensibilité se fait au détriment de l'acuité visuelle (prédominance des bâtonnets par rapport aux cônes par exemple). Cependant, augmenter la taille de l'œil permet d'améliorer ces deux paramètres. La taille de la pupille est un facteur très important car il peut fortement limiter la résolution. En effet, même si les milieux optiques étaient parfaits et n'engendraient aucune aberration, il resterait un phénomène appelé diffraction. Plus l'ouverture circulaire la lumière passe est réduite plus la diffraction est importante et plus la qualité de l'image s'en trouve affectée. (accommodation par changement de courbure et par avancement du cristallin chez le chien et le chat)

3.4.2 Composante rétinienne

C'est cette composante qui semble être le facteur limitant de l'acuité chez nos animaux. En effet comme vu dans la partie physiologie, la rétine des mammifères domestiques est riche en bâtonnets, adaptés à la vision en lumière tamisée, et nécessitant un grand taux de convergence, ce qui réduit l'acuité visuelle. (IMAGE). Ainsi dans la fovéa humaine, une cellule ganglionnaire est reliée à un cône alors que ce ratio est d'au mieux 4 cônes par cellule chez le chat. Le tapetum booste la sensibilité mais, en renvoyant la lumière, il

la disperse et participe à une baisse de l'acuité visuelle particulièrement en lumière vive. Chez toutes es espèces, on peut noter que l'acuité périphérique diminue et ceci est dû à une raréfaction des cellules ganglionnaires. L'area centralis que possède nos animaux domestiques possède deux zones (IMAGE) : une portion temporale ovale utile pour la vision binoculaire (donc profondeur) et une portion nasale linéaire utile pour scanner l'horizon et particulièrement développée chez les herbivores.

La lumière doit traverser plusieurs couches avant d'atteindre les photorécepteurs. Bien qu'elles soient optiquement transparentes, elles peuvent éparpiller la lumière. Les cellules de Muller auraient pour rôle de limiter cette dispersion.

En résumé, une rétine ayant un bon pouvoir de résolution possède beaucoup de cellules ganglionnaires, beaucoup de photorécepteurs, spécialement les cônes et pas de tapetum lucidum.

3.4.3 Estimation de l'acuité

C'est l'échelle de Snellen qui permet d'estimer l'acuité d'un sujet. Ce dernier est placé à 6m et il doit être capable de distinguer des lettres noires sur fond blanc (contraste élevé). Une acuité de 20/20 signifie qu'un individu a besoin d'être placé à 6m d'une image donnée pour percevoir les détails qu'un individu normal pourrait voir en étant placé à 6m. si l'acuité de l'individu testé est de 20/100 il doit être situé à 6m de l'image pour percevoir les détails qu'un individu normal peut percevoir à 30m. (TABLEAU)

3.4.4 Autres aberrations affectant l'acuité

- Le défaut de focus : l'œil modère ce défaut grâce à l'accommodation qui reste d'efficacité limitée chez les animaux domestiques.
- L'aberration sphérique (IMAGE) : les rayons qui s'écartent le plus de l'axe de la lentille sont plus réfractés que ceux qui arrivent à proximité de l'axe. Il en résulte une image troublée.
- L'aberration chromatique : les courtes longueurs d'onde sont plus fortement réfractées que les hautes. Pour limiter ce phénomène, l'animal utilise une gamme de longueur d'onde la plus étroite possible.

A l'inverse de la diffraction, la gravité de ces défauts optique augmente proportionnellement avec la taille de l'œil. Le compromis entre résolution et sensibilité est donc un compromis très difficile à trouver.

3.5 Couleurs

VOIR IMAGES P10 ET 11

La perception des couleurs est indispensable pour différencier un objet de son environnement ce qui a donc une importance en ce qui concerne la profondeur et le mouvement ! Selon l'animal, la capacité à distinguer des couleurs revêt aussi une importance biologique. Les primates par exemple, ont évolué afin d'obtenir une vision richromatique ce qui leur permet de distinguer les fruits qu'ils mangent. Elle apporte un certain contraste. C'est l'area centralis riche en cônes qui permet au mieux de visualiser les couleurs. Celles des mammifères domestiques contient <10% de cônes contre 100% dans la fovéa humaine. La vision des couleurs dépend aussi du pic de sensibilité des pigments visuels chez les

différentes espèces. (GRAPHE OU IMAGE + EXPLIQUER PAR ESPECE P10).

La gamme de longueur d'onde à laquelle une molécule répond le mieux dépend en partie du chromophore et en partie de la structure de l'opsine. Le rouge (<650nm), cependant, n'a pas de récepteur spécifique. L'absorption maximale des cônes rouges est en effet de 564nm et la perception de rougeur croissante résulte donc d'une sélection de ces cônes et d'une diminution de l'output des cônes sensibles aux longueurs d'onde inférieures.

Les oiseaux, en plus de posséder 4 opsines, possèdent des gouttelettes lipidiques (où) qui agissent comme filtre lumineux et maximisent la vision des couleurs.

4 Perception visuelle du milieu par les animaux domestiques et les comportements associés

4.1 Comportements basés sur la vision

Pour tous les animaux domestiques, la vision demeure un sens capital pour un grand nombre de comportements. L'acuité des animaux étant relativement limitée, il faut toujours garder à l'esprit que la vision est combinée à d'autres sens ; particulièrement l'odorat, l'ouïe et le toucher. Par exemple, tout objet situé à moins de 50cm d'un chien lui apparaîtra très flou. Ainsi l'odorat et le toucher grâce aux vibrisses sont nécessaires pour les contacts rapprochés que ce soit à la chasse ou avec un compagnon animal ou humain.

Les comportements liés directement ou non à la vision sont les suivants :

- La chasse ou la cueillette
- La détection et l'évitement des prédateurs
- La communication inter et intraspécifique
- Dimorphisme sexuel et comportement sexuel
- Camouflage

4.2 Les prédateurs : la vision du chien et du chat

Le chien et le chat sont des prédateurs ce qui implique quelques caractéristiques communes : les yeux sont placés à l'avant de la tête, le champ visuel est relativement limité et l'ouverture de la pupille est grandement réglable. L'accommodation est également meilleure que chez les herbivores). Chez les carnivores, le relâchement des zonules de Zinn entraîne le mouvement du cristallin vers l'arrière de l'œil. A l'origine, dans la nature, ces deux espèces sont plutôt crépusculaires et la rétine est adaptée à la vision en basse luminosité.

Sensibilité et contraste : la sensibilité est maximisée grâce à une population rétinienne riche en bâtonnets. Chez le chat, la pupille en fente permet de contrôler plus efficacement l'entrée de lumière que chez le chien qui possède une pupille ronde. Selon l'intensité lumineuse, elle permet de profiter pleinement du nombre réduit de photon en condition de basse luminosité ou au contraire de limiter l'entrée de ceux-ci en plein jour. Le chien (et sans doute les autres animaux domestiques) est capable de détecter et différencier précisément différentes teintes de gris invisibles à l'œil humain. Ceci est utile en condition scotopique car, pour rappel, les cônes ne sont pas activés par les faibles niveaux d'inten-

sité lumineuse. Les chats ont un seuil de détection à la lumière 7 fois inférieur à celui de l'homme. Le tapetum reflète la lumière 130 fois plus que le fundus de l'homme ce qui augmente la sensibilité au détriment de la résolution. La surface cornéenne du chien et surtout du chat est vaste et laisse donc pénétrer plus de lumière. Enfin, le cristallin est placé plus en arrière de l'œil ce qui a pour effet de condenser les rayons de lumière (même si l'image est plus petite).

Mouvement : comme tous les animaux, les chiens et les chats sont plus sensibles aux objets en mouvement pour autant que la vitesse de l'objet en mouvement se rapproche d'une réalité biologique. Ceci est particulièrement remarquable quand on joue avec un chat. Il n'entreprend un comportement de chasse qu'à partir d'une certaine vitesse. La fréquence critique de fusion du chien et du chat serait de 70-80Hz. Les images qui nous apparaissent comme un flux continu à la télévision pourraient leur apparaître séquencées.

Champ de vision et profondeur : le champ de vision du chat et du chien sont distincts (voir figures).

Acuité : comme chez tous les animaux, l'acuité est d'autant plus limitée que la rétine est programmée pour la vision scotopique. Celle du chien est donc supérieure à celle du chat. L'acuité moyenne du chien est de 20/75 (20/40-20/240). Celle du chat varie entre 20/65 et 20/200. L'image d'un objet apparaît floue pour un chien si elle est située à moins de 50cm des yeux. Ce qui nous apparaît net et clair à une vingtaine de mètres peut leur paraître brouillé et fondu dans le décor. Une proie distante, si elle est immobile, ne sera pas repérée. La capacité d'accommodation chez le chien est de 2-3D et de 4D chez le chat. Chez le chat et le chien, l'area centralis ne comporte au plus que 10% de cônes alors que la fovéa humaine et aviaire en comprend 100%. De plus, chez le chien, la disposition des cônes varie fortement avec la race (IMAGE). L'acuité varie donc beaucoup avec la race ce qui rend son étude complexe. Bien que faible, l'acuité visuelle du chien et du chat permet de détecter les expressions faciales ce qui permet la communication intraspécifique. Il ne fait aucun doute que le chien sait aussi détecter et comprendre les émotions humaines. De récentes études ont montré qu'il en était de même chez le chat domestique.

Couleurs : le chien est clairement un animal dichromate. Il possède 2 types de cônes (pic de sensibilité de 430 et 555nm) qui correspondent aux couleurs violet-bleu et jaune-vert pour l'homme. Les teintes du vert au rouge lui apparaissent comme des nuances de gris similaires. Il ne sait pas les différencier mais il les perçoit. Le cas du chat est plus complexe. Premièrement, il ne détecte le stimulus lumineux que s'il est important et il ne fait la différence entre deux couleurs que si celle-ci est très marquée. Ensuite, les analyses par rétinographie suggèrent qu'ils possèdent les 3 types de cônes comme l'homme, mais les études comportementales montrent qu'ils n'utilisent que deux cônes et qu'ils seraient insensibles au rouge et au vert.

4.3 La vision des proies : le cheval, le bovin et le lapin

Les caractéristiques communes à la vision chez les proies sont : des grands yeux qui permettent d'optimiser la résolution et la sensibilité, des yeux placés latéralement qui permettent un champ de vision très large pour la détection des prédateurs, des capacités d'accommodation et de changement de diamètre pupillaire limitées. La pupille est généralement horizontale et large (elle est ronde chez le lapin). Le cristallin est globuleux ce qui permet de garder les muscles de l'accommodation au repos quand ils broutent. Le

tapetum lucidum est plutôt cellulaire et fibreux. Comme pour les carnivores domestiques, la sensibilité prime de loin sur l'acuité et la rétine est riche en bâtonnets.

Sensibilité et contraste : l'œil et la mosaïque rétinienne de ces animaux est riche en bâtonnets. La rétine compte très peu de cônes (<3%). Comme chez les carnivores, la détection des contrastes semble être supérieure à celle de l'œil. L'ouverture pupillaire est peu réglable et les herbivores possèdent donc des grains de suies qui minimisent l'impact des rayons du soleil en pleine journée. La très bonne sensibilité du cheval et du bovin implique qu'ils soient hypersensibles aux éclats lumineux, aux changements de luminosité et aux variations de contraste. Cela explique qu'ils soient réticents à traverser deux zones qui nous apparaissent tout à fait semblables.

Mouvement : les principes généraux sont applicables. Chez le cheval, durant le trot, l'image reste focalisée sur la rétine grâce à une série de mouvements de la tête et de l'encolure. Chez le cheval qui possède un champs visuel associé à une mentalité de proie, tout objet mobile peut être considéré comme un danger potentiel, et ce à n'importe quelle distance car la perception de la profondeur chez le cheval est moyenne bien que présente. La fréquence critique de fusion du cheval et du bovin est supérieure à celle de l'homme ce qui entraîne une décomposition des mouvements et une crainte des gestes brusques et amples.

Champs de vision et profondeur : chez le cheval, le champ de vision est très large presque 360 degrés. Ce qui est remarquable, c'est que son champ de vision binoculaire est plus large que le chien et le chat, ce qui permet une perception de la profondeur sur une large zone et donc de voir approcher un prédateur avec un maximum de précision. Le cheval n'a que quelques zones aveugles : la première perpendiculaire à son front, la seconde sous sa tête, la troisième correspond à la zone où le nerf optique prend origine et la dernière est située juste derrière lui et qui correspond à la largeur de sa tête. Quand il broute, il minimise l'étendue de ces zones ce qui lui confère un champ de vision de presque 360 degrés. Il estime la profondeur dans son champ de vision monoculaire en se basant sur les différences de contraste et de luminance, le chevauchement des objets. Ils apprennent aussi que plus un objet est proche plus le déplacement angulaire sur la rétine est grand. Ainsi un objet proche stimule plus de champs récepteurs et se déplace plus vite dans notre champ de vision qu'un objet éloigné.

Les chevaux et les bovins ont des difficultés à percevoir la profondeur au niveau du sol quand ils sont en mouvement. Le phénomène est particulièrement marqué chez les bovins et les poulains inexpérimentés.

Acuité : grâce à leurs grands yeux et leurs grandes pupilles, l'acuité est relativement bonne chez les herbivores, à l'inverse des carnivores domestiques. Elle est particulièrement performante chez le cheval en raison de la taille de l'œil : 20/30 sur l'échelle de Snellen. L'acuité des bovins est inconnue mais les études comportementales l'estiment à seulement 20/240 alors qu'elle devrait en toute logique être proche de celle du cheval. La capacité d'accommodation du cheval est de moins de 2D, celle du bovin doit être semblable. Elle est lente, ce qui explique la méfiance de ces animaux envers les gestes d'approche s'ils n'ont pas eu le temps de s'adapter aux conditions de proximité et de luminosité. La théorie de la rampe rétinienne à récemment été invalidée chez le cheval. (compléter !). L'area centralis des herbivores est horizontale et correspond à l'horizon ce qui permet de mieux détecter les prédateurs.

L'acuité du lapin est de 20/200. Il serait myope frontalement quand il utilise sa vision

bilatérale et hypermétrope quand il utilise sa vision monoculaire latérale. La bonne acuité visuelle du cheval lui permet de communiquer avec ses semblables. Des études récentes ont prouvé qu'il en était de même avec l'homme. Le cheval est capable de distinguer les émotions de joie et de colère humaine et adapte son comportement en conséquence.

Couleurs : les herbivores sont dichromatiques. Leur mode alimentaire ne nécessite pas une perception des couleurs trichromatiques comme c'est le cas chez les oiseaux ou les primates frugivores. Les cônes du cheval sont sensibles aux longueurs d'onde bleu (470-482nm) et jaune (532-545nm). Le rouge et le vert sont plus difficilement différenciés du gris. A la différence du chat, le cheval sait distinguer les différences de couleur si la luminosité est basse. Le bovin est sensible aux longueurs d'onde proches du rouge et dans une moindre mesure, celles du bleu.

Le lapin voit le vert et le bleu : deux couleurs capitales pour trouver sa nourriture et détecter les prédateurs venant du ciel.

4.4 Les oiseaux : particularités et généralités

La diversité de la vision aviaire va de paire avec le nombre d'espèces et leurs modes de vie. Il sera donc question de présenter les généralités et caractéristiques communes de la vision des oiseaux pour permettre de se faire une grossière idée de comment ils perçoivent le monde. De façon générale, le mode de vie des oiseaux (chasse, vol, recherche de nourriture...) nécessite des mouvements précis donc une acuité remarquable ainsi qu'une bonne vision des couleurs. Leurs yeux se sont donc adaptés anatomiquement et fonctionnellement.

Le globe oculaire est très volumineux. Selon l'espèce et son mode de vie, il peut être globulaire (corvidés, rapace diurnes), aplatis (le plus commun) ou tubulaire (rapaces nocturnes). Le mouvement du globe est entravé par sa taille et le faible développement des 6 muscles extra-oculaires. Deux muscles striés (pyramidalis et quadratus) mobilisent la troisième paupière. Les deux paupières sont mobiles (principalement l'inférieure). La musculature de l'iris est principalement striée. Les oiseaux modulent donc volontairement l'ouverture pupillaire ce qui les rend plus indépendants de l'intensité lumineuse que les mammifères. La décussation au chiasma est complète. Les muscles de l'accommodation sont également striés donc sous contrôle volontaire. L'accommodation est réalisée via 3 mécanismes : déformation de la lentille, de la courbature du cristallin et déplacement antérieur du cristallin. Les muscles qui interviennent sont le muscle de Crampton pour la cornée et les muscles de Müller et de Brücke pour le cristallin. La puissance d'accommodation s'étend ainsi de 2 à 50 D (maximum 14D chez le jeune enfant). Les caractéristiques du cristallin permet une accommodation très rapide.

La rétine ne possède pas de tapetum (ce qui maximise l'acuité) et est anangiotique. La nutrition de la rétine serait fournie par le pecten. Les oiseaux possèdent des doubles cônes. Chaque cône « chef » possède des gouttelettes lipidiques qui permettent une vision des couleurs encore plus diversifiée et un shift des longueurs d'ondes vers la sensibilité optimale du récepteur. Les oiseaux possèdent une fovéa. Certains rapaces diurnes en possèdent deux. La fovéa centrale importe pour la vision monoculaire alors que la fovéa latérale importe pour la vision binoculaire. Elle peut être concave ce qui améliore encore l'acuité. De manière générale, les cônes sont majoritaires chez les oiseaux. Ils voient donc très bien en plein jour mais très mal si la luminosité baisse. Les oiseaux possèdent 4 types

d'opsines. Ils sont sensibles aux UV. Cela leur est utile pour trouver de la nourriture (pour les nectarivores/frugivores) et pour différencier les mâles des femelles là où notre œil en serait incapable (IMAGE). Enfin, contrairement aux mammifères, la vision est le sens prédominant chez les oiseaux et leur cortex occipital est particulièrement développé. Le champ de vision est large : presque 180 degrés de champ monoculaire pour chaque œil. Le champ binoculaire en revanche, est de seulement 30 degrés (70 pour les rapaces qui ont des yeux placés à l'avant du crâne). La perception de la profondeur est permise par des mouvements de la tête qui permettent de renvoyer les images d'un même objet depuis différents angles. Il existe une zone aveugle en avant du bec ce qui explique les incurvations de la tête qui permettent de contourner ce problème

5 Conclusion

Bien que de nombreuses études pour répondre précisément à la question : « comment les animaux domestiques voient-ils ? » soient encore nécessaires, il est déjà possible d'appréhender ce remarquable processus. Mieux comprendre comment l'animal voit c'est aussi mieux comprendre son comportement et ses réactions vis-à-vis de l'homme et de ses semblables. C'est aussi un bon moyen pour nous, humains, d'apprendre à comprendre la perception du monde d'autres êtres vivants avec les lunettes appropriées.

6 Références