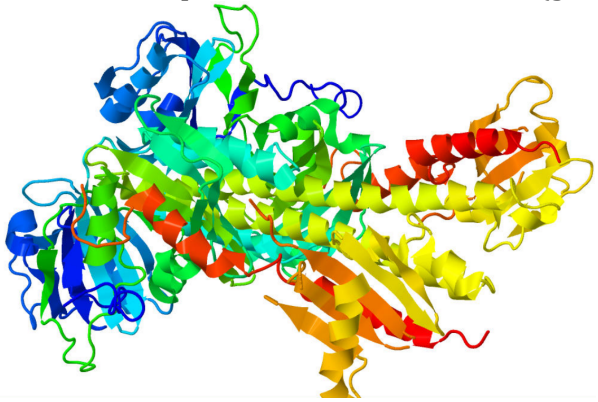
DES PHOTORECEPTEURS UNICELLULAIRES A L'ŒIL HUMAIN : L'EVOLUTION DES YEUX A TRAVERS LE MONDE VIVANT

Capter la lumière est l'analysée afin de comprendre son environnement est un avantage évolutif concédant. En effet, cela permet d'éviter les dangers et prédateurs, de repérer proies et partenaire sexuel, d'analyser son mouvement et d'adapter son métabolisme. L'élaboration de protéines photoréceptrices, d'ocelles puis d'yeux toujours plus sophistiqués, ainsi que la diversité des ces organes, témoignent de l'avantage qu'ils procurent à leurs porteurs. Leur évolution fut propulsée par les différentes fonctions qu'ils ont remplies et par la sélection naturelle (coévolution, course à l'armement, ...). Les yeux sont devenus vitaux pour beaucoup d'animaux comme l'homme, mais certains s'en affranchissent aussi ... Voici un tour d'horizon du monde vivant et l'histoire des incroyables photorécepteurs que sont vos yeux.

Des molécules aux cellules photoréceptrices en passant par les organites des êtres unicellulaires

Les molécules photosensibles sont présentes chez une large gamme d'être vivants. Des archées aux animaux en passant par les plantes, ces molécules ont pour mission d'absorber la lumière pour renseigner l'être vivant bénéficiaire sur l'environnement qui l'entoure. Certaines bactéries, dont les cyanobactéries pratiquant la photosynthèse, possèdent un photorécepteur appelé phytochrome. Il s'agit d'un assemblage de deux molécules organiques : une protéine et un chromophore non protéique (molécule sensible à la lumière par photo-isomérisation*). La détection de lumière peu induire un changement de comportement chez ces bactéries (déplacement, activation de la photosynthèse). La plus part des plantes et les champignons possèdent également cet assemblage alors appelé chromoprotéine. L'action de ces photorécepteurs est bien visible chez les plante qui peuvent par exemple ouvrir leurs feuilles et fleurs le jours pour les refermées la nuit. Les graines aussi utilisent la photodétection : elle germes lorsqu'il y a du soleil. Les plantes possèdent aussi un autre type de photorécepteurs : la phototropine. Elle permet d'identifier des changements de direction et d'intensité lumineuse. Cette fonction est notamment utilisée chez les tournesols qui suivent la course du soleil pour capter un maximum de lumière durant la journée. En comparant l'intensité du rouge foncé et du rouge claire qui leur parviennent, les plantes peuvent également détecter la présence d'autres plantes : étant vertes, elles absorbent le rouge foncé et diffusent du rouge claire. Ainsi, elles adaptent leur croissance par rapport à la hauteur et la proximité de leurs rivales (grandir ou augmenter la surface des feuilles).

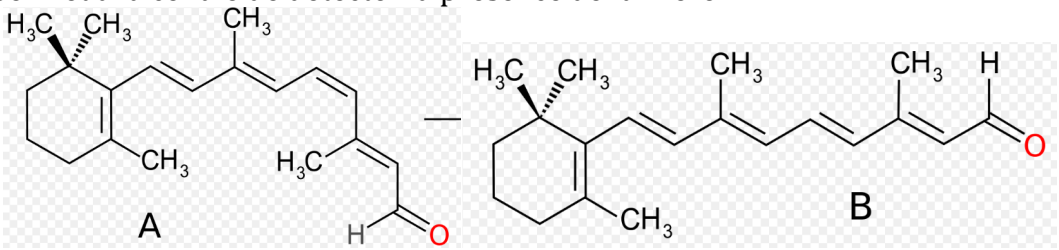


< Structure du phytochrome bactérien.

* et mots colorés : thermes développés durant les paragraphes suivants rapportés à leur définition par le même marquage et un soulignage. (!) : voir document complémentaire

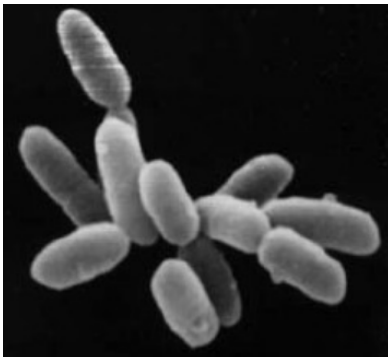
Chez les animaux, les cellules photoréceptrices sont des cellules nerveuses produisant des pigments (phytochromes). Ces pigments dits rétiniens absorbent les rayons lumineux qui leur parviennent produisant des réactions chimiques qui permettent à la cellule de détecter et d'analyser la lumière. Le neurone retranscrit ensuite ces informations sous forme de messages nerveux exploitables par le système nerveux (notamment par le cerveau chez les animaux les plus complexes). Les pigments rétiniens sont composés de deux types de molécules organiques : une molécule non protéique (le chromophore rétinoïde) et une protéine.

* : Le chromophore non protéique est principalement, chez les animaux, le le rétinal (ou rétinaldéhyde). Il s'agit d'un rétinoïde, une des trois formes que peu prendre la vitamine A. L'isomère rétinal $_{-Z}$ se transforme au contacte de la lumière en rétinal $_{-E}$ (deux isomères sont des molécules composées des même atomes mais présentant un agencement différent de ceux-ci leur conférant une géométrie et des propriétés chimiques différentes). Le phénomène appelé photo-isomérisation (passage d'un isomère à un autre sous l'action de la lumière) voit un photon composant la lumière transmettre sont énergie à la molécule. Cette énergie vat casser une des doubles liaisons carbone = carbone. Les deux atomes vont alors se réorientés différemment avant que la liaison ne se remette en place formant le second isomère. Cette transformation chimique permet à la cellule de détecter la présence de lumière.



^ La molécule A est un rétinale $_{-Z}$. Après photo-isomérisation, elle se transforme en rétinale $_{-E}$ (molécule B). Les atomes de carbones (C) et leurs liaisons avec les atomes d'hydrogènes ne sont pas visibles, seul les liaisons simples C – C et doubles liaisons C= C ainsi que les groupes O, H et CH_3 sont représentés. On peut observer le changement d'orientation entre les deux isomères autour d'une des doubles liaisons C = C.

La phase protéique (ou apoprotéines) des pigments rétiniens se compose de protéines nommées opsines. Les protéines sont des molécules organiques qui sont élaborées à partir du génome. Autrement dit, l'ADN sert de support au plan des protéines qui sont ensuite produites par les cellules. Le rétinal n'est pas une protéine car les animaux sont incapables de produire de la vitamine A. Ils ne font que l'extraire de leur alimentation et transforme puis utilise ces molécules non protéiques à l'aide des protéines.

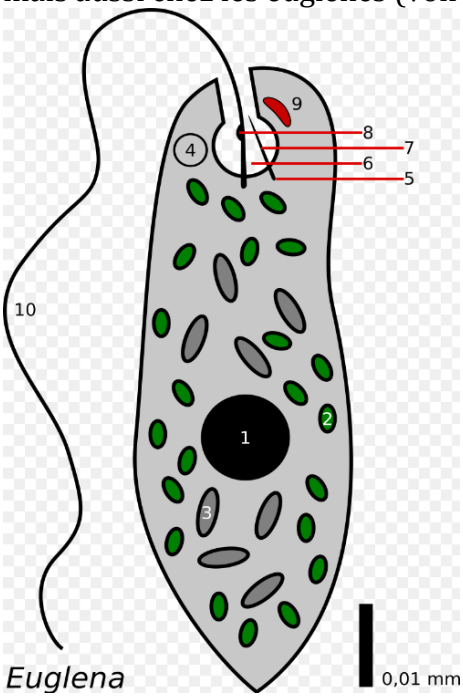


^Photo d'archées du genre *Halobacterium.*

Les opsines existes aussi chez des archées. Ce groupe d'êtres vivants unicellulaires primitifs dépourvus de noyau et ressemblant à des bactéries, représentait sans doute les premières formes de vie à pouvoir détecter la lumière grâce à des opsines des milliards d'années avant notre ère. Chez l'espèce *Halobacterium halobium*, les opsines sont au nombre de trois et sont associées avec un chromophore rétinoïde pour former les phytochromes bactériorhodopsine, halorhodopsine et rhodopsine (voir page 18) sensorielle. Ils permettent à l'archée de produire de l'énergie à partir de la lumière solaire et du sel.

* et mots colorés : thermes développés durant les paragraphes suivants rapportés à leur définition par le même marquage et un soulignage. **(!)** : voir document complémentaire

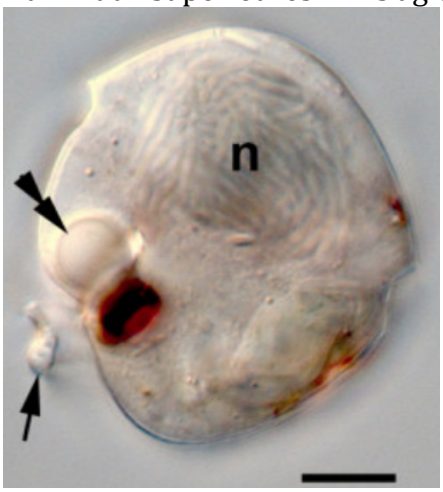
Chez les Eucaryotes (cellules à noyau), un grand nombre de groupes synthétisent des opsines. Chez les dinoflagellés, les opsines couplées à un chromophore forment de la rhodopsine, phytochromes présent également chez les archées du genre *Halobacterium*, mais aussi chez les euglènes (voir ci-dessous) et chez les animaux.



Les euglènes sont des micro-organismes unicellulaires apparentés aux plantes pratiquant la photosynthèse mais aussi capables de phagocyter des particules alimentaires. La cellule de cet être vivant comporte un organite nommé « stigma ». Celui-ci lui utilise des rhodopsines et permet de connaître l'intensité lumineuse et ainsi de choisir entre la photosynthèse et la phagocytose : l'euglène absorbe des matières organiques si la lumière est trop peu intense (photosynthèse alors inefficace). Cette utilisation de la photodétection se rapproche de celle utilisée par les cyanobactéries.

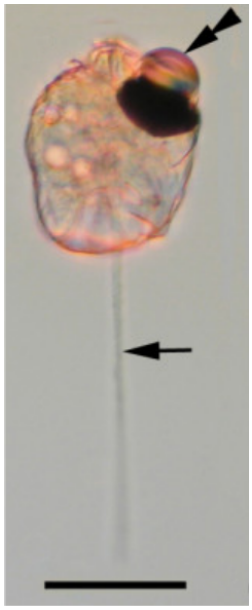
< Euglène du genre *Euglena*. L'organite en rouge (9) est le stigma. Les organites verts (2) permettent la photosynthèse tandis que la cavité (6) d'où sort le flagelle (10) permet la phagocytose. Le 1 indique le noyau, le 4 le cytoplasme et le 3 les mitochondries.

Les dinoflagellés évoqués plus haut sont des cousins des euglènes. Ils peuvent aussi pratiquer la photosynthèse tout en étant des prédateurs. Le photorécepteur des dinoflagellés leur permet pour la plus part d'évaluer quel mode d'alimentation est le plus avantageux selon les conditions d'ensoleillement. Mais, chez certains dinoflagellés ne pratiquant pas la photosynthèse, l'organite photorécepteur nommé ocelloïde est bien plus développé que le stigma de leurs cousins. *Erythropsidinium* (ci-dessous à droite) possède même un ocelloïde comportant différents sous organites remplissant la fonction d'une cornée, d'un cristallin et d'une rétine comme dans l'œil de la plus part des « animaux supérieures ». Il s'agit d'un cas unique pour un être unicellulaire.



^ Dinoflagellé commun pratiquant la photosynthèse.

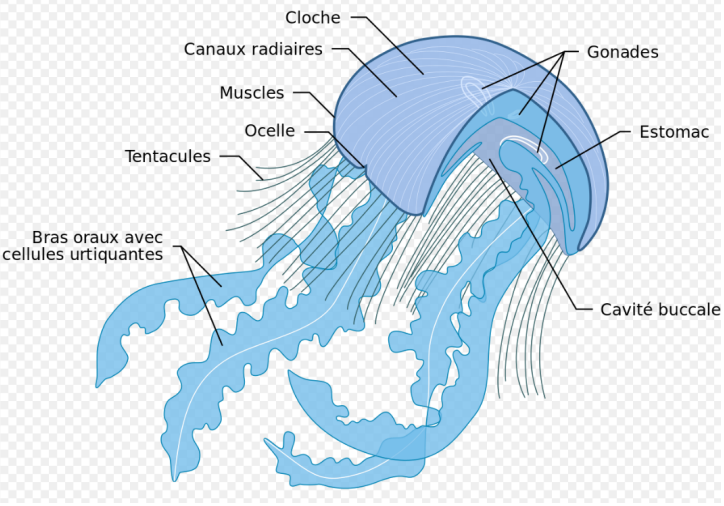
La flèche la plus épaisse désigne l'ocelloïde. L'ocelloïde exceptionnel de *Erythropsidinium* (à droite) lui permet de repérer ses proies. Cet organite est presque aussi perfectionné chez d'autres dinoflagellés proches. Cet appareil leur permet de chasser si efficacement qu'ils ont complètement abandonné la photosynthèse ou ne l'on jamais pratiquée, celle-ci ayant été acquise par transfert de gènes avec d'autres êtres vivants (eucaryotes ou bactéries).



* et mots colorés : thermes développés durant les paragraphes suivants rapportés à leur définition par le même marquage et un soulignage. **(!)** : voir document complémentaire

Photorécepteurs chez les animaux eumétazoaires basaux

Pour produire les opsines, il suffit de deux gènes : l'un code l'opsine et l'autre est une zone de contrôle indispensable à l'expression du premier. Ces deux gènes se retrouvent chez tous les eumétazoaires avec quelques variations. Les gènes contrôlant et codant les opsines proviennent donc d'un ancêtre commun à une large gamme d'animaux : les eumétazoaires. Les 7 sous-familles d'opsines utilisées par ces animaux font partie d'une famille multigénique. Ainsi, cette famille de gènes s'est développée à partir d'un unique gène ancestral présent chez l'ancêtre commun aux eumétazoaires qui l'aurait lui même hérité par transfert de gènes avec des archées. L'apparition de cellules photoréceptrices chez les animaux remonte donc aux premiers eumétazoaires : les cténophores (apparus autour de - 800 millions d'années) qui en possèdent disséminées dans leur peau. Ces petits animaux planctoniques ressemblent aux méduses mais sont plus primitifs. Le groupe des cnidaires, plus dérivé, comprend les coraux, anémones et méduses. Les cnidaires sont aujourd'hui reconnus comme le groupe d'animaux possédant des organes spécialisés dans la réception de lumière le plus primitif. Apparus il y a plus de 741 millions d'années selon la technique de l'horloge moléculaire, les fossiles les plus anciens de l'embranchement datent seulement de - 635 millions d'années. Les premiers représentants étaient des polypes fixes qui ont ensuite divergés pour donner les classes anthozoa dans un premiers temps (coraux, anémones qui sont des cnidaires à la morphologie de polypes fixes coloniaux ou non) et medusozoa dans un second temps (polypes au stade larvaire et méduses libres au stade adulte), plus enfin les myxozoaire (êtres microscopiques). Tous les cnidaires sont équipés d'ocelles généralement répartis aléatoirement sur le corps. Ces organes très simples ne permettent qu'une perception de l'intensité lumineuse. Des variations de cette composante environnemental peu provoquer chez le cnidaire des modifications comportementales. Ainsi, certains coraux se reproduise les soirs de pleine lune, moment qu'ils identifient grâce à leurs ocelles. Chez les méduses, les modifications comportementales sont généralement plus importantes car elles peuvent toucher le déplacement de l'animale. Ces comportements dis photiques des méduses comprennent en effet la reproduction ainsi que les migrations, dont les migrations verticales dans la colonne d'eau (plus la méduse se situe en profondeur, moins elle captera de lumière). Cette fonction plus importante de la photodétection chez ces animaux les a poussés, au cours de l'évolution, à se doter de photorécepteurs plus sophistiqués que les autres cnidaires et à les regrouper en des points stratégiques comme en périphérie de l'ombrelle, zone située dans le sens de déplacement de la méduse et souvent en position dorsale.



< Schéma d'une méduse. Les ocelles sont situés en périphérie de l'ombrelle (ou cloche) dans les rhophalies (échancrure dense en cellules nerveuses) où ils cohabites avec d'autre organes sensoriels. Ils sont placés afin que la photodétection générée par ces organes soit optimisée (situé antérieurement au sens de nage et souvent en position dorsale, les méduses passant beaucoup de temps avec la cloche tournée vers le haut).

* et mots colorés : thermes développés durant les paragraphes suivants rapportés à leur définition par le même marquage et un soulignage. (!) : voir document complémentaire

Sur le plan anatomique, les ocelles des méduses sont de simple tâche oculaire composée de cellules photoréceptrices. L'analyse de l'intensité lumineuse par les ocelles permet une perception spatiaux-temporelle soit une estimation de la profondeur et/ou du moment de la journée (dans un but reproductif, pour chercher une zone riche en proies ou encore pour quitter une zone de danger). Outre cette fonction, l'excitation différenciée de tous les ocelles de l'animale lui permet de définir la direction et les changement de direction des rayons lumineux : en somme la détermination d'un mouvement, fonction cependant limitée à une certaine vitesse de déplacement (les ocelles ne sont plus fiables si les variations lumineuses sont trop rapides). Ce complexe d'ocelles est donc d'une extrême nécessité pour augmenter les chances de survie et de reproduction des méduses. Cet avantage évolutif a permis à ces animaux venant de la nuit des temps de survivre jusqu'à aujourd'hui et pour certains de développer des organes photosensibles encore plus perfectionnés. Ainsi, les méduses hydrozoaires de la famille capités du genre *Cladonema* ont développées à la base de leurs tentacules des complexes de cellules photoréceptrices, de cellules pigmentaires et d'un « cristallin ».

Du photorécepteur simple à l'œil en passant par les ocelles : l'essor des bilatériens

Le groupe frère des cnidaires est celui des bilatériens apparus autour des 650/600 millions d'années avant notre ère. Ces « animaux supérieures » possèdent généralement une symétrie bilatérale avec un axe antéro-postérieure (un avant et un arrière), un axe dorso-ventrale (une face dorsale et une face ventrale identifiables) et un côté gauche symétrique à un côté droit. Ils possèdent aussi pour la plus part un tube digestif terminé par un anus et des systèmes respiratoires et circulatoires ainsi qu'un système nerveux plus ou moins développés et complexes. Les différentes formes d'yeux présentes chez les bilatériens auraient divergés d'une unique forme simple (quelques cellules photoréceptrices) et aurait formé indépendamment au moins 40 fois des structures capables de former des images. Les yeux les plus perfectionnés se composent en générale d'une cornée protégeant un cristallin (véritable lentille biologique convergeant l'image en un point sur la rétine) associé à une rétine possédant des cellules pigmentaires, des neurones photorécepteurs et des neurones assurant la liaison avec le cerveau. Cette structure peu être macroscopique (œil unique visible sans loupe) ou multiple (dizaines, centaines voir milliers de petits yeux formant un œil composé macroscopique). Enfin, plus l'œil est complexe, plus il est fragile.
L'essor de yeux chez ces animaux aurait débuté au cambrien il y a 550 millions d'années avant notre ère, ce qui correspond à l'apparition des premiers super-prédateurs. Posséder des yeux devint alors indispensable pour survivre en tant que proie et en tant que prédateur : il s'agit d'une étape clé de la « course à l'armement » qui oppose les concurrents entre eux et qui oppose proie et prédateurs. Ainsi, les prédateurs se faisant concurrence, se sont ceux qui ont développé des organes photosensibles les plus perfectionnés qui pouvaient trouver les proies plus facilement. Et, cette prédation nouvelle commençant à décimer les proies, celles qui ont survécurent en plus grand nombre sont celles qui possédaient l'avantage évolutif d'être équipé d'organes photosensibles plus perfectionner que les autres pour voire arriver le prédateur. C'est ainsi qu'en environ 10 millions d'années, des centaines d'espèces aux yeux plus développés mais aussi présentant des carapaces (réponse de certaines proies à la prédation), des « dents » (réponse des prédateurs aux carapaces de leurs proies) ou encore un corps plus hydrodynamique et plus musclé (proies et prédateurs plus rapides pour fuir/attaquer) sont apparues. Cette course évolutive n'a cependant pas poussé tous

les bilatériens à développer des yeux très complexes. D'autres sens suffisent à compenser une bonne vue chez certains d'entre eux qui n'ont alors pas besoin de consacrer du temps et de l'énergie à la formation et à l'entretient d'yeux très fragiles. C'est pourquoi certains vers, escargots, coquillages ont gardés des ocelles primitifs.







Animaux du cambrien : anomalocaris (en haut à gauche), super-prédateur aux yeux immenses et aux tentacules armées de « dents » ; un trilobite (en haut à droite), proie de l'anomalocaris présentant une carapace épaisse et des yeux développés ; pikaia (en bas à gauche), cousin des vertébrés possédant un corps taillé pour la nage rapide ainsi que de petits yeux.

Certains animaux bilatériens comme les vers de terre, les larves d'insectes (ex : chenilles) et certains mollusques sont dépourvus de véritables yeux mais possèdent une peau sensible à la lumière ou criblée de milliers de cellules photosensibles. Cette configuration permet à l'animal de comprendre d'où proviennent les rayons et leur intensité pour réagir en conséquence (le ver de terre exposé à la lumière vat chercher à s'enfouir dans le sol). Les bénitiers Tridacna, des bivalves (coquillages) de grande taille, laissent leur coquille entre ouverte pour se nourrir entretenant des algues qui leur fournissent de la nourriture par symbiose. Dans cette position, ils sont vulnérables face aux prédateurs. Pour parer à ce danger, ils possèdent des centaines d'organes hyalins (transparents) photosensibles le long du bord de leur manteau (peau attachée à l'extrémité de la coquille). Ces organes appelés iridophores sont remplis de collagène transparent et tapissées de cellules photosensibles. Ils permettent au mollusque d'avoir des renseignements sur les conditions lumineuses de son environnement, les iridophores étant connectés à un système nerveux rudimentaire. Ainsi, lorsque le coquillage perçoit une soudaine baisse de luminosité (une ombre), il se referme à l'aide de ces muscles puissants pour se protéger de l'éventuel prédateur qui aurait pu former cette ombre. Les bénitiers ont ainsi développés un complexe « d'yeux » rudimentaires qui ne permettent pas de former d'image mais d'analyser la lumière. Cependant, la zone riche en collagène ne serait pas une analogie au cristallin. En effet, cette particularité a pour effet de diffuser la lumière autour de l'iridophore entretenant



^ Un bénitier ouvert. On voit le bord du manteau en bleu.

* et mots colorés : thermes développés durant les paragraphes suivants rapportés à leur définition par le même marquage et un soulignage. **(!)** : voir document complémentaire

une population dense de micro-algues nommées zooxanthelles qui vivent en symbiose avec le coquillage, ces « yeux » ayant une double fonction : protection et alimentation.

Les turbellariés (de l'embranchement des vers plats Plathelminthes) et polychètes (de l'embranchement des vers segmentés annélides) possèdent quant à eux des ocelles. Comme les cnidaires, ces animaux vivent principalement en milieu marin et son équipés de photorécepteurs analogues mais plus complexes. En effet, leurs ocelles se présentes sous la forme de petites cupules (structures en forme de dôme analogue à la cornée) au fond desquelles se trouvent les cellules photoréceptrices et des cellules pigmentaires. Ces cupules peuvent se diaphragmer si la lumière est trop intense : l'ocelle se contracte laissant passer moins de lumière et améliorant la perception de l'environnement sous une lumière forte. Cependant cette technique est à utiliser avec parcimonie car elle peut dégrader le champ de vision de l'animal. En effet, les ocelles occultant une partie des photorécepteurs, il se peut que la quantité de lumière amoindrie ne soit pas suffisante pour assurer un champ de vision maximum ni une analyse efficace de cette lumière.



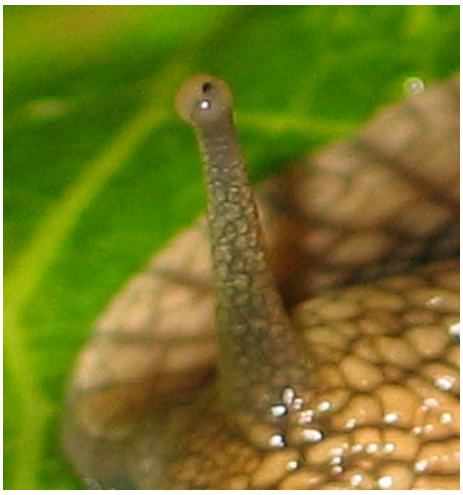
^ A gauche : le spirographe (*Sabella spallanzanii*) est un vers tubicole. Ce polychète vit dans un tube solide fixé aux rochers. Il laisse sortir ses branchies qui lui permettent de se nourrir de plancton. Ces ocelles lui permettent de détecter les prédateurs par leur ombre, le ver se rétractant alors instantanément dans le tube.

< A droite : partie antérieur du corps d'un polychète (*Sthenelais boa*). On peut apercevoir la tête à gauche équipée de deux ocelles noirs, organes photosensibles de ce vers annélide.



< Un turbellarié (*Dugesia subtentaculata*). On peut apercevoir la tête en bas à droite équipée de deux ocelles noirs, également organes photosensibles de ce ver plat.

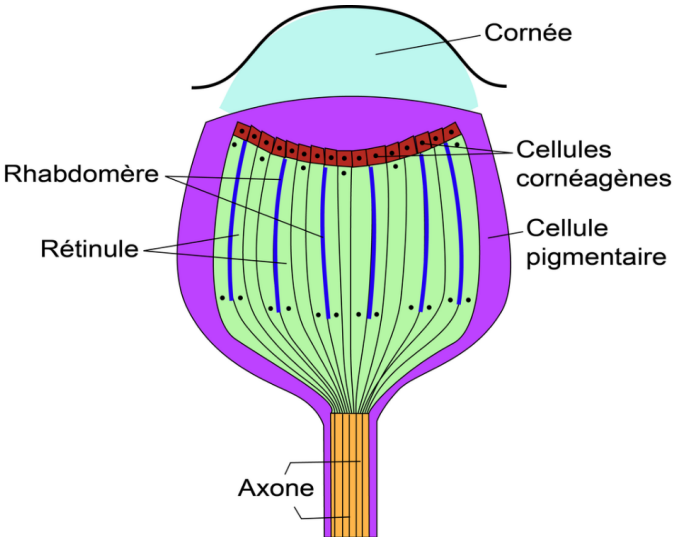
* et mots colorés : thermes développés durant les paragraphes suivants rapportés à leur définition par le même marquage et un soulignage. **(!)** : voir document complémentaire



Certains gastéropodes comme les escargots et les limaces sont équipés d'ocelles au bout de deux tentacules (ou pédoncules). Ils peuvent ainsi orienter à volonté leurs organes photosensibles pour une meilleure exploration de leur environnement. La vision chez ces animaux reste très imprécise : il ne détecte que les variations d'intensité de la lumière.

^ L'« œil » de l'escargot est en fait une ocelle que l'animale brandit au bout d'un pédoncule orientable à souhait.

Un grand nombre d'arthropodes et de vertébrés sont quant à eux équipés d'ocelle(s) en plus de leurs yeux principaux. Ces « mini-yeux » permettent selon les groupes de régler l'horloge biologique en fonction des saisons, de s'orienter par rapport au soleil ou la lune (surtout chez les insectes qui en possèdent généralement trois sur le dessus de leur tête)… Les ancêtres des poissons possédaient 2 ocelles sur le front : l'œil pinéale et l'œil para-pinéal. La plus part des vertébrés possèdent actuellement 1 œil pinéale au sommet du crâne. *Saniwa*, un genre fossile de varan, a cependant développé deux ocelles l'œil para-pinéal ayant refait surface chez cet animale. Les mammifères et les oiseaux ne possèdent plus d'ocelles mais ils gardent dans leur cerveau la glande pinéale qui assure la même fonction c'est-à-dire régler l'horloge biologique en fonction des saisons.



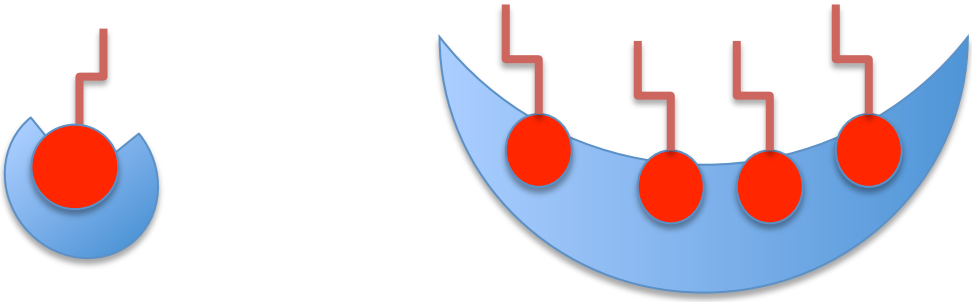
< Ocelle d'un insecte. Les cellules cornéagènes sécrètent la cornée (composée de cuticule transparente) tandis que les rétinules protègent les rhabdomères (cellules photoréceptrices). Les cellules pigmentaires entourent cette structure et les axones (bras allongés des neurones) se charge de transmettre les messages nerveux au cerveau. Généralement au nombre de trois sur le front ou le dessus du crâne des insectes, elles possèdent parfois une rhodopsine unique et permettent à l'arthropode de s'orienter grâce à la lumière solaire et/ou lunaire complétant ainsi l'action de ses yeux.

* et mots colorés : thermes développés durant les paragraphes suivants rapportés à leur définition par le même marquage et un soulignage. (!) : voir document complémentaire



^ Un lézard (à gauche) et une grenouille (à droite) équipés d'un œil pinéal bleu régulant leur horloge biologique selon le rythme des saisons.

Parmi les véritables yeux les plus primitifs chez les bilatériens, on peut citer ceux des nématodes, des vers surtout marins et parasites (dont de l'homme comme le ténia). Les larves de nématodes présentent des yeux extrêmement simples. Leurs organes photosensibles se composent en effet d'une cellule colorée (ou pigmentaire) produisant des pigments, et d'une cellule nerveuse photoréceptrice. La cellule colorée bloque la lumière et entoure presque complètement la cellule photoréceptrice. Ainsi, l'animal peut identifier les rayons venant d'une seule direction. Il peu alors connaître son mouvement grâce à la multitude d'yeux disséminés dans sa peau. Une fois adulte, le nématode développe une cellule colorée plus large en forme de coupelle creuse ce qui permet de loger plusieurs neurones photorécepteurs. Les yeux donnent une image floue, chaque neurone représentant un « pixel ». A noter qu'il s'agit bien là de véritables yeux et non d'ocelles avec des neurones couplés avec une cellule pigmentaire ainsi capables de former une image « pixellisée ». L'animale voit floue mais arrive à distinguer des formes en noire et blanc avec des nuances de gris. La disposition des plusieurs neurones sur une cellule pigmentaire rappel l'organisation de la rétine chez les vertébrés dont l'homme. C'est une étape de l'évolution des yeux qu'un grand nombre de groupe aux yeux plus complexes a dut franchir car elle pose la base de l'œil : la rétine photosensible.



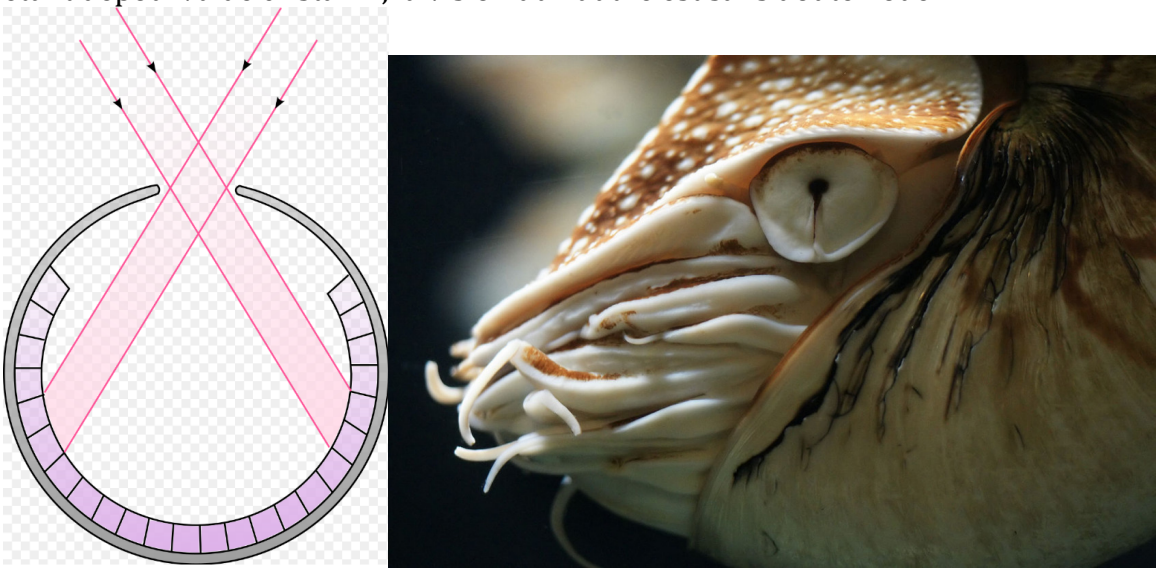
^ Schémas de l'œil d'une larve de nématode (à gauche) et d'un nématode adulte (à droite). La lumière perçue vient d'en haut. La cellule pigmentaire est représentée en bleu tandis que les neurones photorécepteurs et leurs axones (connections nerveuses par lesquelles les messages nerveux transitent) sont en rouge. La configuration de l'œil du nématode adulte rappel l'organisation de la rétine, présente chez les animaux possédants des yeux plus complexes, illustrant ainsi une étape importante de l'évolution des photorécepteurs animaux.

* et mots colorés : thermes développés durant les paragraphes suivants rapportés à leur définition par le même marquage et un soulignage. **(!)** : voir document complémentaire

Les yeux complexes des invertébrés protostomiens

Après avoir développé de véritables yeux à l'image des nématodes, certains groupes de bilatériens sont allés encore plus loin dans la complexité. Les bilatériens se divisent en groupes : les deutérostomiens comportant les échinodermes (concombre de mer, étoile de mer, oursin), les vertébrés et leurs cousins ; et les protostomiens principalement composé des mollusques (gastéropodes, céphalopodes, bivalves), des vers et des arthropodes. La division qui présente la diversité d'yeux la plus importante est la seconde étant aussi celle qui comporte le plus d'espèces actuelles découvertes (plus d'un million d'espèces contre environ 73 820 pour les deutérostomiens).

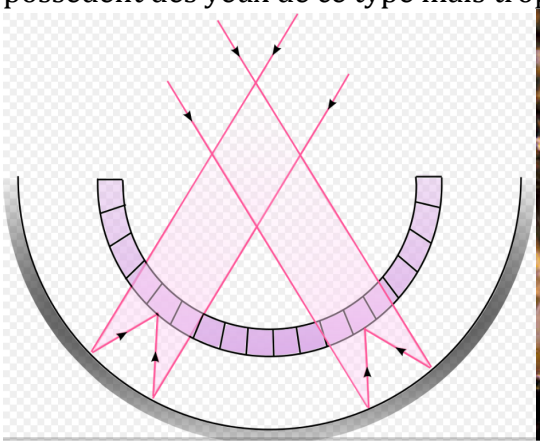
Le nautile est un céphalopode à coquille primitif possédant un type d'œil unique dans le monde animal. Il s'agit d'un œil simple fonctionnant par ombrage qualifié d'œil en trou d'épingle. Il se compose d'une rétine concave entourée par une couche de cellules pigmentaires. Ces dernières bloquent le passage de la lumière pour ne la laisser passer que par un trou de faible diamètre : le « trou d'épingle ». Ainsi, les rayons venant d'une même direction excitent un faible nombre de photorécepteurs permettent à l'animal d'identifier la direction du rayon lumineux et de former une image. Pour le nautile, la seule manière d'augmenter la résolution de l'image est de diminuer le diamètre du trou d'épingle ce qui a pour effet de réduire la quantité de lumière qui pénètre dans l'œil diminuant la sensibilité de l'organe. C'est pourquoi le céphalopode choisi de diminuer ou d'augmenter le diamètre du trou d'épingle selon les conditions d'éclairage, ce diamètre variant de 0,4 à 2,8 millimètres. Cette fonction de diaphragme modulant la quantité de lumière atteignant la rétine rappel l'iris chez les vertébrés ou encore la contraction des ocelles de certains vers évoqués plus haut. Ainsi, pour améliorer les systèmes photosensibles, il ne suffit plus d'augmenter le nombre de photorécepteurs (technique des ocelles) ou de sélectionner une partie des rayons lumineux à l'aide de cellules pigmentaires pour former une image (technique de l'œil). En effet, il faut aussi contrôler la quantité de lumière qui atteint les photorécepteurs pour améliorer la qualité de l'image (pour les yeux) et/ou pour évité l'éblouissement (trop de lumière) ou l'affaiblissement trop important de la sensibilité (trop peu de lumière). D'autre par, l'œil en trou d'épingle fut sans doute une étape de l'évolution de l'œil des vertébré. Cet œil étant dépourvu de cristallin, la vision du nautile est sans doute floue.



^ Schéma de l'œil en trou dépingle d'un nautile (à gauche) : les cellules photoréceptrices sont représentées en violet et les cellules pigmentaires sont en gris. Les rayons lumineux sont représentés en rose. Photo de l'œil d'un nautile (à droite).

* et mots colorés : thermes développés durant les paragraphes suivants rapportés à leur définition par le même marquage et un soulignage. **(!)** : voir document complémentaire

Un autre protostomien possède un mécanisme de formation d'image unique : la coquille Saint-Jacques. Ce bivalve possède des séries d'yeux le long du bord extérieure de sont manteau lui permettant entre autres de refermer sa coquille protectrice en cas de présence d'un prédateur (analogie avec les tuniciers -> voir page 6). L'image est formée par réflexion. En effet, les rayons sont réfléchis par une couche réflective concave placée derrière la rétine. Les rayons provenant d'une même direction sont alors convergés en un point sur la rétine permettant la formation d'une image. Certains vers plats (Plathelminthes), copépodes (petits crustacés) et rotifères (vers à mâchoires) possèdent des yeux de ce type mais trop peu développés pour former une image.





^ Schéma de l'œil d'une coquille Saint-Jacques (à gauche). Les rayons lumineux sont réfléchis par la couche réflective pour être concentrés sur la rétine selon leur direction. Photo du manteau externe d'une coquille Saint-Jacques (à droite). On distingue ces nombreux petits yeux noirs en périphérie de son manteau.



^ Les nombreux yeux-ocelles de l'araignée sauteuse lui procure sans doute une vue panoramique.

L'embranchement des arthropodes a développé plusieurs types d'yeux selon les classes. Ainsi les myriapodes (classe des mille-pattes) et les chélicérates (ou arachnides : regroupant les araignées et les scorpions) sont équipés d'yeux simples assimilables à des ocelles complexe (avec cellules pigmentaires et cornée) à l'image de celles des insectes (voir page 8). Leur nombre varie de 2 chez les myriapodes à 8 chez certaines araignées. Ces dernières sont donc pourvues d'une vue panoramique.

* et mots colorés : thermes développés durant les paragraphes suivants rapportés à leur définition par le même marquage et un soulignage. (!) : voir document complémentaire

Les sous-embranchements pancrustacea (principalement crustacés et insectes), trilobitomorpha (éteint) et lobopodia (éteint) regroupent un grand nombre d'arthropodes équipés d'yeux composés. Les premiers à en développer sont les trilobites (trilobitomorpha) et les Dinocaridida (classe dont fait partie *Anomalocaris* au sein de lobopodia) dès le cambrien il y a 550 millions d'années (voir pages 5 et 6). Les yeux composés peuvent être pédonculés : l'animale peut les déplacer dans l'espace à l'aide de courts appendices sur lesquels les yeux sont fixés. Seule certains crustacés et dinocaridida possèdent des yeux pédonculés. Cependant, les mâles d'une espèce d'insecte unique, la mouche diopside (*Teleopsis dalmanni*), ont développés des sortes de pédoncules proportionnellement gigantesques à fonction reproductive.



^ *Opabinia*, cousin d'*Anomalocaris*, vivait il a environ 520 millions d'années. Cet arthropode primitif possédait 5 yeux composés dont une paire pédonculée, alors que la plus part des arthropodes munis d'yeux composés n'en possèdent que deux. *Anomalocaris* possédant deux yeux pédonculés. Les 3 yeux fixes de *Opabinia* seraient donc apparus secondairement. Tout comme pour son cousin, cette vision perfectionnée lui permettait de chasser.

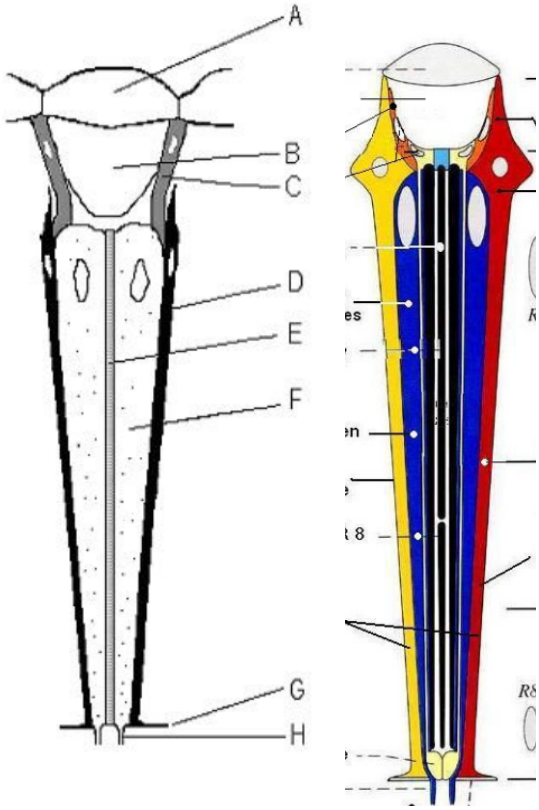


< Une mouche diopside mâle adulte. Ses pédoncules sont gonflés avec de l'air et dégradent la vue de l'insecte. Ils permettent cependant aux mâles de se jauger et d'attirer les femelles (celui qui possède les pédoncules les plus longs évince ses adversaires et garde les brindilles les plus visibles pour attirer les femelles).

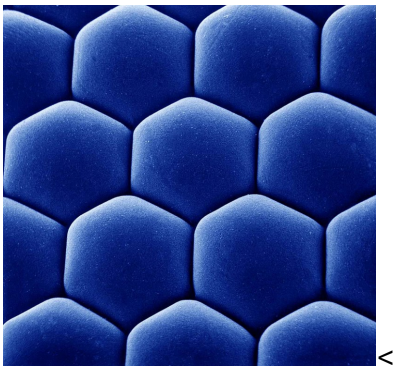
Les yeux composés présentent un nombre variable de sous unités appelées ommatidies de très petite taille (moins d'un millimètre de diamètre). Chaque ommatidie est un œil à elle seule (voir schéma page suivante). Le sommet d'une ommatidie est recouvert par une cornée de forme hexagonale (A). Sous la cornée se trouve le cône cristallin (B). Il s'agit d'un organe transparent analogue au cristallin. Celui-ci est maintenu par des cellules pigmentaires (C) qui ne laissent passer la lumière que vers le bas où se trouvent les cellules photoréceptrices (F). Celles-ci sont longues et minces représentant 90 % de la longueur de l'ommatidie. Leur nombre varie de 6 à 9 par ommatidie chez les insectes.

* et mots colorés : thermes développés durant les paragraphes suivants rapportés à leur définition par le même marquage et un soulignage. **(!)** : voir document complémentaire

Ces photorécepteurs sont entourés d'une seconde couche de cellules pigmentaires (D). Un tube transparent positionné sur l'axe optique du cône cristallin permet de diffuser la lumière (E). Appelé rhabdom, il se situe entre les cellules photoréceptrices disposées en cercle autour de lui. La membrana fenestrata (G) sépare la base de chaque ommatidie (formée de cellules basales) du nerf optique (H).

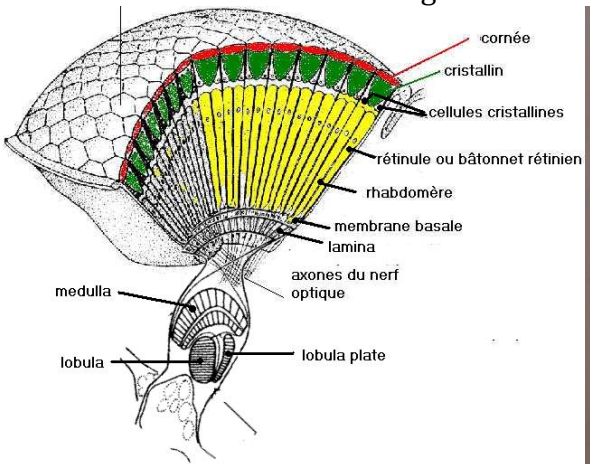


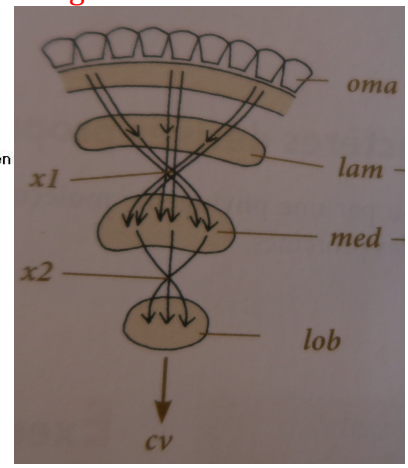
< A gauche : schéma simplifié d'une ommatidie. Le schéma est expliqué dans le texte ci-dessus.
< A droite : schéma de l'ommatidie d'une abeille. En rouge, orange et jaune : cellules pigmentaires. En noire : rhabdom. En bleu : cellules photoréceptrices (parfois qualifiées de rétinules). En blanc en haut : cornée ; en dessous : cône cristallin. En jaune pâle en bas : cellules basales. En blanc en bas : membrana fenestrata.



< Ommatidies d'un krill (crustacé) vues de dessus.

Dans l'œil, les ommatidies sont disposées côtes à côtes et forment vue de dessus des facettes hexagonales (voir photo ci-dessus à droite). Les cellules basales de chacune d'elles forment la membrane basale sous laquelle se trouve la membrana fenestrata. Les nerfs optiques multiples vont se croisés et se relayés vers les ganglions de substance grise (lamina, medulla, et parfois lobula selon les groupes). Enfin, les axones de chaque neurones se regroupent dans le nerf optique commun à l'œil qui vat vers le cerveau. Par ailleurs, les hexapodes (dont les insectes) et les malacostracés (crustacés « supérieurs ») possèdent un double chiasma optique formé par le croisement des nerfs provenant de différentes ommatidies. Il s'agit d'une convergence évolutive entre ces deux groupes.





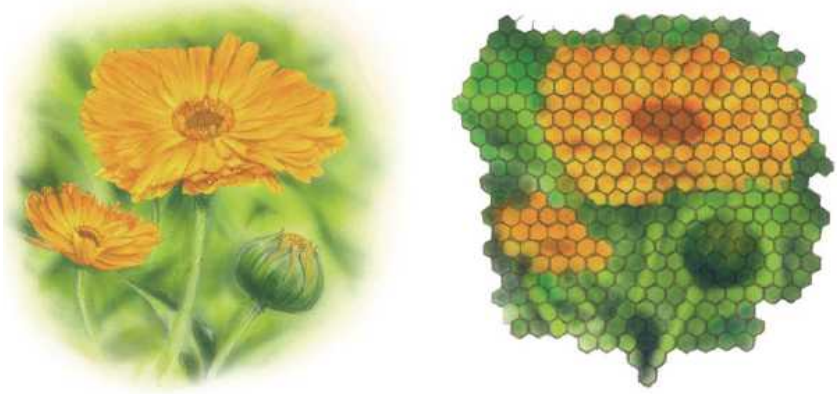
< Œil d'une abeille en coupe (à gauche) ; double chasma optique x1 et x2 (à droite).
oma : ommatidie
lam : lamina
med : medulla
lob : lobula
cv : cerveau

* et mots colorés : thermes développés durant les paragraphes suivants rapportés à leur définition par le même marquage et un soulignage. (!) : voir document complémentaire




^ A gauche : magnifiques yeux composés d'une mouche. A droite : yeux pédonculés d'un crabe vert (*Carcinus maenas*) avec pseudo-pupilles visibles (voir texte) ^

Les ommatidies peuvent être plus ou moins sollicitées selon le point que l'animale vise. Ce point se matérialise sur l'œil par une « pseudo-pupille » chez certains crustacés et insectes. La vue des arthropodes est particulière : leur champ vision est plus ou moins panoramique et les ommatidies y laissent des formes hexagonales (comme des pixels).



fleurs de souci : à gauche vue humaine ; à droite, vue reconstituée de l'abeille



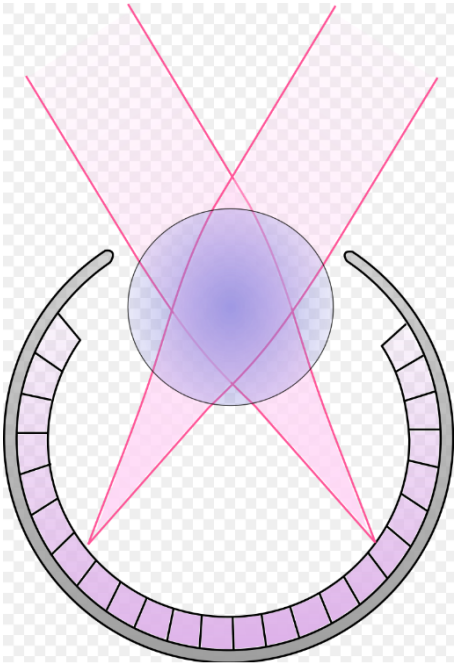
A droite : l'œil gauche de cette mante (insecte) laisse apparaître une pseudo-pupille^

Les yeux hyper-développés des crustacés et des insectes (contenant jusqu'à 30 000 ommatidies chez certains coléoptères) leurs permettent de repérer les prédateurs et de chercher efficacement leur nourriture. Ils permettent aussi de se déplacer à l'image des libellules qui disposent d'une vision panoramique utile lors de leur vol très rapide qui peut devenir dangereux sans cet attirail (brindilles et autres obstacles jalonnant le parcours de l'insecte). Pour remplir pleinement toutes ces fonctions, les yeux composés des pancrustacés permettent de distinguer de nombreuses couleurs dont certaines invisibles pour l'homme (voir page 18).

Le groupe des protostomiens présente un dernier type d'œil qui, par convergence évolutive, ressemble énormément à l'appareil visuel des vertébrés. Outre les yeux à facettes de certains arthropodes dont les ommatidies comportent un cône-cristallin, les

* et mots colorés : thermes développés durant les paragraphes suivants rapportés à leur définition par le même marquage et un soulignage. (!) : voir document complémentaire

céphalopodes modernes (poulpes, seiches et calamars) sont équipés d'un véritable cristallin sphérique. Cette lentille déformable converge les rayons lumineux venant de la même direction en un point sur la rétine permettent la formation d'une image. La rétine est quant à elle placée sur une couche de cellules pigmentaires concave. D'autres similitudes troublantes se retrouves chez ces mollusques. En effet, ils présentent une véritable pupille qu'ils peuvent dilater ou rétrécir selon la luminosité. Cette pupille équipe déjà les céphalopodes primitifs (voir nautile page 10). Mais le cristallin des céphalopodes modernes permet l'élaboration d'images nettes quelque soit la distance avec l'objet observé car cet organe est déplaçable : plus l'objet est loin et plus le cristallin recule déplaçant la convergence des rayons lumineux sur la rétine. En effet, plus un objet est situé loin d'une lentille convergente, plus les rayons serons convergés proches de la lentille et donc ne plus converger sur la rétine. Le cristallin doit alors reculer. Des muscles permettent ce mouvement de la « lentille biologique ». Chez la plus part des vertébrés, c'est la déformation du cristallin qui assure l'accommodation visuelle. Plus l'objet est loin et plus le cristallin est bombé pour converger les rayons plus loin (donc sur la rétine). Là encore, des muscles entrent en jeu appuyant ou étirant la lentille biologique.
Autre différence avec les vertébrés : chez les céphalopodes, les neurones chargés de transmettre l'information via le nerf optique sont « branchés » derrière les cellules photoréceptrices alors que chez les vertébrés, les neurones sont branchés devant ces cellules. Il en résulte chez les vertébrés une tâche aveugle marquant le point où tous ces neurones se rejoignent pour former le nerf optique et traversent le fond de l'œil vers le cerveau. Cette tâche aveugle est aussi présente chez l'homme. Le cerveau permet de ne pas s'en rendre compte par construction déductive (voir page 30). Le fait que les céphalopodes sont branchés dans l'autre sens et ne soient pas concernés par la présence d'une tâche aveugle serait lié à leur système nerveux. En effet, celui-ci étant plus diffus que celui des vertébrés, le nerf optique est moins condensé. Les nerfs peuvent partir indépendamment de derrière l'œil pour venir se rejoindre plus loin alors que le nerf optique très condensé des vertébrés ne le permet pas. Cependant, il s'agit d'une hypothèse et la question n'est toujours pas tranchée sur le sujet.

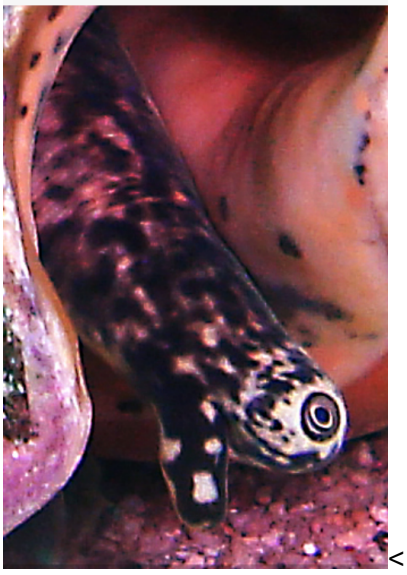


< Le principe d'un œil à lentille sphérique : la lumière provenant d'une même direction est convergée en un même point sur la rétine grâce au cristallin. Celui-ci joue le rôle d'une lentille convergente variable : il se déforme pour devenir plus ou moins convergent selon la distance entre l'œil et l'objet observé. On appel ce phénomène l'accommodation. Cependant, les céphalopodes utilisent un autre moyen pour adapter leur vision car leur cristallin est dur. Pour accommoder leur vision, ils déplacent leur cristallin par rapport à leur rétine.
Légende :
Violet claire: cellules photoréceptrices formant la rétine.
Gris : cellules pigmentaires.
Violet foncé : le cristallin convergent les rayons lumineux représentés en roses.

* et mots colorés : thermes développés durant les paragraphes suivants rapportés à leur définition par le même marquage et un soulignage. (!) : voir document complémentaire

Le principe de convergence évolutive trouve son fondement dans les besoins des différentes espèces. Le poisson comme le poulpe a besoin de voir venir ses prédateurs, d'observer son environnement afin d'en tirer un maximum de profits, et de pouvoir détecter des partenaires sexuels et ses rivaux pour avoir un avantage reproductif. La pression sélective des prédateurs prend une place importante par la course à l'armement (voir page 5) mais celle de l'exploitation des ressources de son environnement est aussi un moteur important de l'évolution au même titre que la compétition reproductive. Des yeux perfectionnés peuvent remplir toutes ces fonctions. Ainsi, poissons et poulpes ont développés des organes qui se ressemblent énormément car ils remplissent les mêmes fonctions, car ces animaux ont les même besoins et, enfin, car ils vivent dans le même milieu avec des prédateurs et des sources de nourriture analogues. En somme, deux espèces éloignées peuvent évoluées dans le même sens et développer des organes anatomiquement similaires parce que ces animaux ont un mode de vie très proche dans des milieux et des niches écologiques quasiment identiques. C'est ça la convergence évolutive : l'acquisition indépendante de caractères proches/homologues chez deux espèces éloignées. Ce phénomène est particulièrement visible entre ces céphalopodes et les vertébrés.

En vérité, les céphalopodes ne sont pas les seuls protostomiens à posséder un œil à lentille sphérique. Certains gastéropodes marins et annélides également marins en possèdent. Cependant, la vision de ces dernier est bien moindre que celle des céphalopodes et celle des poissons. En effet, leur cristallin sphérique est homogène : l'indice de réfraction de leur lentille biologique est uniforme dans tous l'organe. Ainsi, le cristallin dévie les rayons uniformément sur toute sa surface externe et interne produisant une aberration. Leur vision est donc relativement floue sans compter que leur cristallin ne s'accommode pas (voir explication schéma page 15). Par contre, céphalopodes modernes et poissons possèdent un cristallin sphérique à l'indice de réfraction variable permettant la correction de l'aberration produite par le cristallin sphérique.



< Œil à lentille sphérique d'un gastéropode marin à coquille.

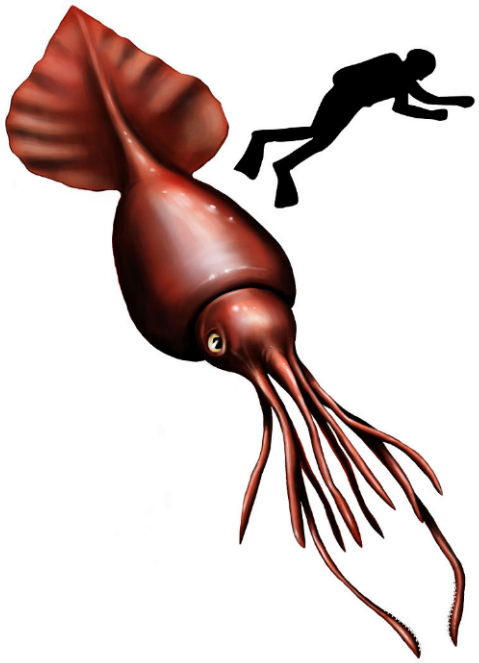
Chez le calamar, le phénomène de correction de l'aberration est assez bien connu. L'indice de réfraction de son cristallin diminue du centre à la périphérie. Cette variation est assurée par des protéines spéciales : les S-cristallines. Elles forment un gèle transparent à l'intérieur du cristallin. Il en existe 53 différentes qui sont réparties hétérogènement dans la lentille biologique. Elles diffèrent d'environ 15 % par les acides

* et mots colorés : thermes développés durant les paragraphes suivants rapportés à leur définition par le même marquage et un soulignage. (!) : voir document complémentaire

aminés qui composent ces protéines (voir page 2) mais aussi par les boucles d'acides aminés plus ou moins longues. La taille des boucle joue un rôle dans l'indice de réfraction : plus on s'éloigne du centre du cristallin et plus les boucles sont longues. De plus, les boucles s'emboîtent empêchant le gel de s'homogénéiser ce qui annulerait les différences d'indice de réfraction. Lors du développement embryonnaire du calamar, ce gèle qualifié de « gel colloïdal » démarre sa formation à partir de 6 protéines qui se lient ensembles pour former le centre du cristallin. Ensuite, au fur et à mesure du développement, le gèle s'étend et se densifie. A la fin de cette embryogenèse, le gèle colloïdal remplie en totalité le cristallin et est composé de nombreux groupes chacuns composés de 6 protéines liées entre elles.



L'œil du calamar géant (*Architeuthis dux*) paraît déjà grand à côté de cette femme sur la photo ci-dessus. Alors imaginez l'œil du calamar colossal qui possède les plus grands yeux du règne animal ! Ce monstre marin (reconstitution de droite) mesure jusqu'à 14 m pour 495 Kg alors que le calamar géant atteint 13 m pour 275 Kg (même si certains spécimens exceptionnels auraient apparemment pu atteindre 20 m).



Chacun des trois groupes de céphalopodes modernes – pieuvres, seiches et calamars – possèdent leurs particularités au niveau de la vision. Le calamar est équipé de protéines S-cristallines afin de corriger l'aberration de son cristallin sphérique (voir texte plus haut). Sa pupille quant à elle apparaît circulaire lorsqu'elle laisse passer un maximum de lumière et prend une forme de croissant lorsqu'elle se contracte. A noter que le plus grand œil de tout le règne animal appartient au calamar colossal (*Mesonychoteuthis hamiltoni*) avec un cristallin d'environ 9 cm de diamètre pour un œil de 27 cm de diamètre. Les poulpes et pieuvres ne possèdent pas de protéines S-cristallines mais semblent toute fois disposer d'une bonne vue. Leur pupille contractée prend la forme d'un rectangle. Enfin, les seiches possèdent une vision très particulière. Elles ne distingues pas les couleurs mais possèdent une bonne perception de la polarisation de la lumière se qui améliore sa vision des contrastes. Elles sont aussi équipées de deux fovéas. Généralement positionnés sur l'axe optique de l'œil chez les vertébrés, cette zone est la plus dense en cellules photoréceptrices. La fovéa est normalement responsable de la plus grande partie de la vision qui est logiquement située en face de l'œil. Cependant, pourvue des ses deux fovéas, la seiche peut voir plus tôt vers l'avant et plus tôt vers l'arrière. Autre particularité : les seiches ne peuvent pas contracter leurs pupilles mais

* et mots colorés : thermes développés durant les paragraphes suivants rapportés à leur définition par le même marquage et un soulignage. **(!)** : voir document complémentaire

possèdent une paupière en forme de fer à cheval qui vient ombragé l'œil en cas de lumière trop intense.



^Œil d'un calamar, pupille dilatée.



^ Œil de seiche équipé d'une paupière.

La vision des couleurs

La vision des couleurs est assurée par des variantes de phytochromes composés du même chromophore rétinoïde que la rhodopsine mais d'opsines différentes (voir page 3). Ces phytochromes de la vision colorée sont appelés « iodopsines ». Ces opsines permettent une détection différente de la lumière. Ainsi, chez les vertébrés, les cellules possédant de la rhodopsine sont appelées « bâtonnets » et permettent une vision périphérique, floue et en noir et blanc. Ils s'activent à un niveau de luminosité bas (nuit sans lune pour l'homme) et sont saturés à partir d'un éclairage correspondant à une petite ampoule électrique pour l'homme. A l'inverse, les cônes (cellules photoréceptrices portant des iodopsines) sont responsables de la vision centrale, nette et colorée. Il s'active au niveau d'une nuit de pleine lune chez l'homme et ne se saturent pas mais s'abîment en cas de lumière trop intense (comme la lumière du soleil prise de face). On parle alors de brûlures de la rétine, phénomène qui peut entraîner la cécité. Chaque cône est sensible à des longueurs d'ondes différentes. Chez l'homme qui est trichromate, il existe 3 types de cônes : ceux qui s'activent autour des longueurs d'onde du rouges (avec l'opsine L), ceux qui sont sensibles aux longueurs d'onde situées autour du vert (avec l'opsine M) et enfin ceux qui captent la couleur bleu (avec l'opsine S). Selon le niveau d'excitation de chaque cône, le cerveau conclu qu'il est en présence de telle ou telle couleur (synthèse additive des trois lumières colorées primaires rouge, vert et bleu).

Les animaux peuvent être achromates (ne distinguant pas les couleurs : vision en noir et blanc), monochromates (ne distinguant qu'une seule couleur), dichromates (deux iodopsines différentes), trichromates (trois iodopsines différentes) ou encore tétrachromates (percevant 4 couleurs différentes). Il existe un grand nombre d'animaux tétrachromates chez les arthropodes. En effet, les arachnides et un grand nombre d'insectes ainsi que certains crustacés possèdent des cellules photoréceptrices sensibles aux ultraviolets en plus des couleurs bleu, vert et rouge. L'acquisition de cette vision relève de facteurs divers. Par exemple, chez les abeilles, papillons et autres insectes polinisateurs, c'est la lumière située dans les longueurs d'ondes des l'ultra violets que les fleures reflètent qui a poussé ces insectes à percevoir ces couleurs pour repérer plus facilement les fleurs. De leur côté, les fleures se sont mises à refléter de plus en plus de nuances de couleurs dans l'ultra violet pour attirer plus facilement les insectes pollinisateurs. On appel ce phénomène la coévolution : l'interaction entre plusieurs espèces les poussent à développer des caractéristiques issue de leur influence réciproque.

* et mots colorés : thermes développés durant les paragraphes suivants rapportés à leur définition par le même marquage et un soulignage. **(!)** : voir document complémentaire

Un crustacé particulier a développé la vision la plus large en terme de longueurs d'ondes et de champ de vision du règne animale. Il s'agit de la squille multicolore ou crevette-mante paon (*Odontodactylus scyllarus*). Cet arthropode proche des crabes et langoustes possède les yeux les plus complexes du règne animal. Ces yeux proéminents, globuleux et pédonculés sont orientables indépendamment. Chaque œil est composé de milliers de facettes réparties sur trois bandes possédant chacune sa pseudo-pupille (voir pages 13-14). Seule la bande centrale est sensible aux couleurs mais avec ses 12 pigments rétiniens différents (phytochromes), elle perçoit les rayonnement ultra violet à infra rouge en passant par la lumière visible. Le reste de l'œil est très sensible à la polarisation de lumière conférant à la squille une bonne vision des contrastes. Elle peut ainsi voire arriver plusieurs proies ou prédateurs différents à 6 endroits différents tout en évaluant leur distance, leur vitesse, leur direction et même leur température corporelle pour deux endroits (correspondant aux bandes centrales : vision infra rouge).



^ Squille multicolore femelle reconnaissable par sa livrée rouge. Ces crustacés sont surnommés crevettes-mantes car leur morphologie rappelle celle de la crevette et leurs pinces rappellent celles des mantes religieuses (insectes). Ces pinces sont très rapides et peuvent briser la carapace d'un crabe. Elles servent à l'attaque, à la défense et au transport de sable lorsqu'elles creusent un terrier.

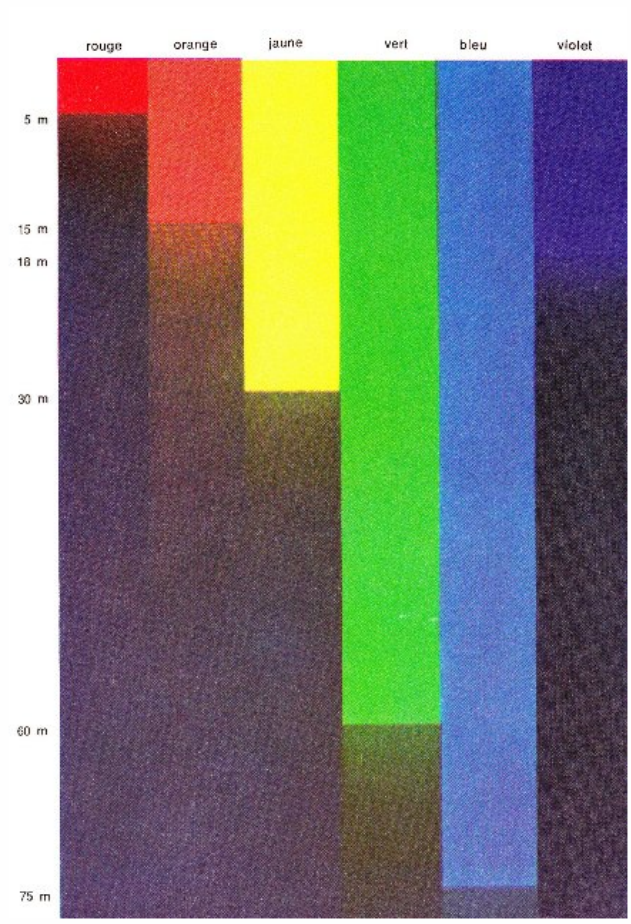


^ Détails des yeux extraordinaires de la scille multicolore. On peut apercevoir les trois pseudo-pupilles sur la photo de gauche.

* et mots colorés : thermes développés durant les paragraphes suivants rapportés à leur définition par le même marquage et un soulignage. **(!)** : voir document complémentaire

Chez les vertébrés

Les vertébrés sont équipés d'yeux à lentille. La forme de la lentille biologique diverge selon le milieu et la classe de vertébré. Ainsi, la plus part des vertébrés marins tel les poissons possèdent un cristallin sphérique présentant un indice de réfraction variable pour supprimer l'aberration provoquée par celui-ci (voir page 16), alors que les vertébrés terrestres tel l'homme possèdent généralement un cristallin ovale. Le cristallin ovale possède un indice de réfraction moindre que celui sphérique des poissons. La cornée joue alors un rôle en ajoutant son indice de réfraction. Chez les vertébrés, l'accommodation se fait par déformation du cristallin (voir page 15). Cependant, les poissons possèdent un système d'accommodation par déplacement du cristallin à l'image des céphalopodes. Leur vision d'objets loin serait ainsi mauvaise.



^ Disparition progressive des couleurs en fonction de la profondeur. A partir de 75 m, le bleu prédomine car l'eau a absorbée les autres longueurs d'ondes. Les poissons de profondeur sont donc monochromates car la vision des autres couleurs leur est inutile **(!)**.

Chez les poissons, la vision des couleurs diffère selon le milieu de vie de celui-ci. Ainsi, un poisson vivant dans les profondeurs abyssales et sombre possède une vision monochromatique (avec des nuances de bleu, la couleur qui prédomine dans les profondeurs océaniques) alors qu'un poisson de surface pourra être tétrachromate (avec vision de l'ultras violet). Par exemple, les poissons marins carnassiers à nage rapide tel la le thon (genre *Thunnus*) serait dichromates : ils ont des cônes sensibles au bleu et au vert. Les carnassiers d'eau douce tel la truite (famille des salmonidés) ou le brochet (genre *Esox*) possèdent eux une vision trichromate. Cependant, la vision des couleurs chez les poissons est moindre que chez les vertébrés terrestres diurnes (qui s'activent le jour) au même chromatisme. En effet, un brochet trichromate voit moins bien les couleurs que l'homme trichromate car les poissons possèdent peu de cônes mais plus de bâtonnets leur conférant une vision nocturne ou par faible luminosité accrue (avantage dans un milieu qui absorbe rapidement la lumière et les couleurs).

La vision en eau trouble est accrue chez certains poissons comme le sandre d'eau douce par la présence d'une membrane réfléchissante tapissant le fond de l'œil : le tapetum lucidum. Un grand nombre de requins et de poissons abyssaux en sont également pourvu. D'autres poissons vivant en milieu sombre possèdent des yeux atrophiés ou carrément recouverts de peau. Ce sens se dégrade au profit d'autres sens

* et mots colorés : thermes développés durant les paragraphes suivants rapportés à leur définition par le même marquage et un soulignage. **(!)** : voir document complémentaire

tel le toucher (ex : barbillons sensibles). La disparition de l'œil s'observe surtout chez des poissons cavernicoles : la grotte dans laquelle ils vivent est plongée dans les ténèbres et ils ne possèdent pas de prédateurs rendant la vision totalement inutile.





Sur la photo du haut, la lumière du flash éclaire la membrane réfléchissante ou tapetum lucidum de ce sandre (genre *Sander*). Le poissons zèbre (*Danio rerio*) est quant à lui tétrachromate : ce poissons de surface perçoit les ultra-violets en plus des couleurs perçues par l'homme (photo ci-contre).

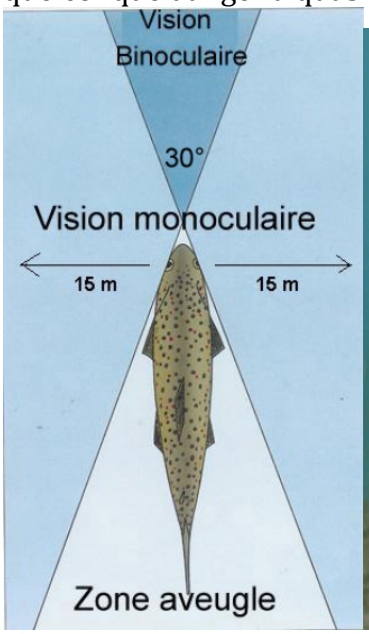
La plus part des poissons possèdent également des yeux mobiles leur permettant de suivre une proie ou un prédateur du regard sans déplacer le corps, leur cou étant généralement immobile par rapport au reste de l'animal. Cela leur permet ainsi de surveiller les environs car cette mouvance de l'appareil photosensible leur confère un champ de vision très large. Mais il y a toujours des exceptions. Par exemple, le poisson salamandre (*Lepidogalaxias salamandroides*) est un petit poisson d'étang australien. Il possède des yeux fixes mais a développé un cou souple pour compenser ce handicap.



^ Le poissons salamandre possède un cou flexible pour compenser l'immobilité de ses yeux. Il ne possède en effet aucun muscle capables de bouger ses yeux.

* et mots colorés : thermes développés durant les paragraphes suivants rapportés à leur définition par le même marquage et un soulignage. **(!)** : voir document complémentaire

Les poissons prédateurs actifs ont généralement, par le positionnement de leurs yeux, un champ de vision concentré vers l'avant et les côtés pour jouir d'une vue binoculaire (permettant d'appréhender les distances). A l'inverse, une proie comme un petit poisson vulnérable présente un champ de vision allant jusqu'à l'arrière pour voir arriver un quelconque danger à quasiment 360° autour de lui.





^ La truite (a gauche) comme le brochet (a droite) sont des carnassiers d'eau douce équipés d'un champ de vision en partie binoculaire pour une chasse plus efficace. Ils ne voient cependant pas derrière eux. A l'inverse, leurs proies présentent une vision exclusivement monoculaire mais qui vat loin en arrière pour surveiller les alentours.

Certains poissons ont développés des adaptations visuelles par rapport à leur mode de vie. Ainsi, certains poissons de mer se déplaçant très vite et utilisant la vue lors de la chasse (marlins, espadons, …), ont développés des yeux particuliers. Ils sont grands avec une cornée résistante aux pressions de l'eau (lors de la nage rapide) et possèdent un système qui réchauffe l'œil de plusieurs degrés ainsi que la partie du cerveau qui reçoit le nerf optique pour plus d'efficacité. En effet, les poissons étant des animaux à sang « froid », leur température corporelle est seulement très légèrement supérieure à celle de l'eau qui les entoure. Le fait de réchauffer certains organes améliore considérablement leurs performances. D'autres poissons qui entreprennent des migrations verticales (remontée et descentes entre les profondeurs et la surface) ont dut s'adapter aux changements de pressions qui malmènent leurs yeux.





^ Les marlins (famille des istiophoridés) sont pourvus de grands yeux adaptés à leur mode de vie impliquant des déplacements rapides (contraintes sur l'œil) et une chasse à la vue (efficacité de l'œil).

* et mots colorés : thermes développés durant les paragraphes suivants rapportés à leur définition par le même marquage et un soulignage. **(!)** : voir document complémentaire

< Paupière d'un requin.

Vivant dans un milieu aquatique, les poissons n'ont pas besoin de paupières pour humidifier leurs yeux. Seule certains requins sont équipés de paupières qui protègent l'œil lors d'attaques violentes. Par contre, lorsque la lignée des amphibiens est apparue, un nouveau défi leur fut soumis : l'assèchement des yeux par l'aire. Afin de palier à ce problème, les premiers vertébrés terrestres se sont mis à développer des paupières qui déposent un liquide hydratant sur la cornée. Par extension, le dispositif permet de protéger l'œil de toutes sortes d'agressions (poussières, microbes etc.). Ainsi, dans sa phase larvaire aquatique, l'amphibien ne possède pas de paupière. C'est seulement parvenu au stade adulte que la plus part d'entre eux (salamandres, grenouilles) se dotent de paupières. Certains tritons et autres amphibiens exclusivement aquatiques ne développent jamais de paupières. Les yeux chez les amphibiens actuels ne distinguent pas les couleurs. Leur rétine est tapissée de bâtonnets sensibles à une large gamme de longueurs d'ondes. De plus, certains amphibiens comme le protée (cavernicole) et les cécilies possèdent des yeux atrophiés. Les yeux des amphibiens sont mobiles.



^ Les grenouilles (ordre des anoures) possèdent des paupières qui ont pour but d'humidifié, de désinfecter et de protéger leurs yeux.



^ Le protée anguillard (*Proteus anguinus*) est une espèce d'amphibien cavernicole exclusivement aquatique qui possède des yeux atrophiés dépourvus de paupières.

Chez les reptiles, la vision est un sens relativement important. Il existe peu voir aucuns reptiles avec des yeux atrophiés. Le fait est que ces animaux au sang « froid » doivent utiliser l'énergie solaire pour réchauffer leurs muscles pour chasser/brouter et digérer efficacement. Ainsi, ils sont contraint de rester dans un environnement exposer à la lumière avec une multitudes d'animaux prédateurs ou proies qui eux sont équipés d'yeux. Ainsi, peu de reptiles ont perdus une vision développée car la plus part n'y ont jamais trouvé d'avantage évolutif. Ils ont donc des yeux bien adaptés à une vision

* et mots colorés : thermes développés durant les paragraphes suivants rapportés à leur définition par le même marquage et un soulignage. **(!)** : voir document complémentaire

terrestre avec un cristallin ovales déformable ainsi que des paupières hydratantes et protectrices (sauf chez les serpents). Les reptiles sont généralement tétrachromates, voyant en plus des couleurs visibles dans l'ultra violet pour la plus part (avantage pour la reproduction, la communication ou encore la reconnaissance) ou dans l'infra rouge pour les serpents (avantage pour la chasse d'animaux à sang « chaud » comme les mammifères). Les caméléons ont quant à eux développés des yeux qui peuvent bouger indépendamment.



^A gauche : le caméléon possède des yeux mobiles indépendants. A droite : ce serpent a capturer un rongeure grâce à sa vision des infra rouges invisibles pour l'homme (longueurs d'ondes ici représentés en couleurs) correspondant aux variations de températures. Le mammifère apparaît orangé sur l'image car il dégage beaucoup d'infra rouges du à sa température corporelle élevée (animale à sang « chaud »).

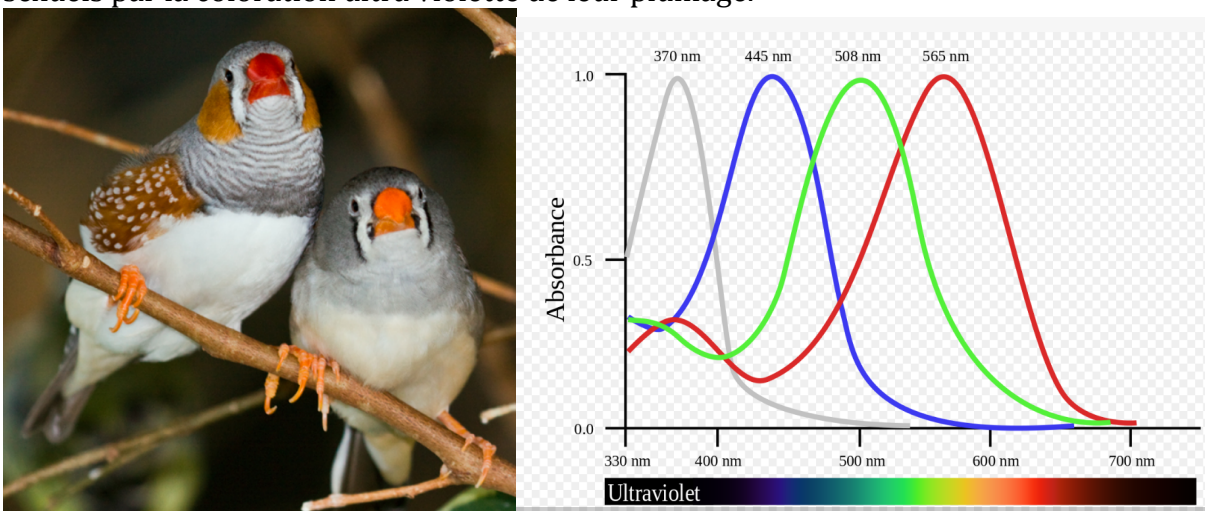


^ *Captorhinus aguti* est un membre de la famille des captorhinidés, la famille qui serait à l'origine du développement de l'œil des amniotes il y a 300 millions d'années.
A gauche : fossile de deux *Captorhinus*. A droite : reconstitution de l'animal.

L'œil ancestral des amniotes proviendrait d'un groupe éteint qui vécut il a 300 millions d'années : les captorhinidés. Cet œil a ensuite évolué chez les oiseaux pour se perfectionner. La plus part des oiseaux sont tétrachromates avec une vision des ultra violets. Cette vision peu les aider à trouver de la nourriture comme c'est le cas pour les colibris qui repèrent les fleurs par leurs émissions ultra violettes (voire page 18), fleurs

* et mots colorés : thermes développés durant les paragraphes suivants rapportés à leur définition par le même marquage et un soulignage. **(!)** : voir document complémentaire

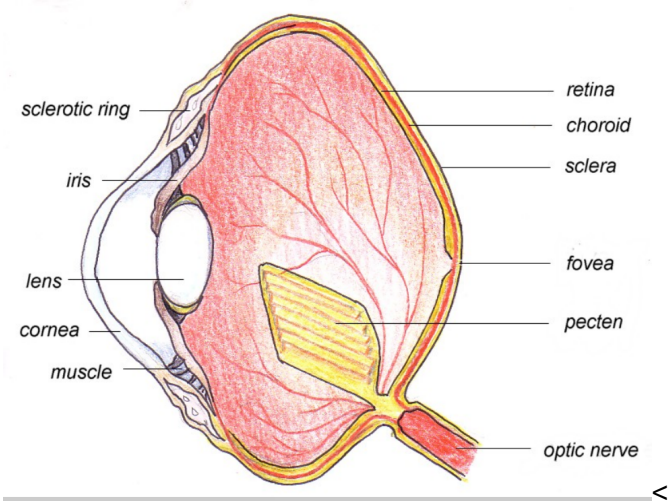
qui renferment le nectar dont ils se nourrices. Cette vision peu aussi avoir des fonctions reproductrices. En effet, certains oiseaux comme les diamants mandarins ou les colombidés (famille des pigeons, tourterelles et colombes) attirent les partenaires sexuels par la coloration ultra violette de leur plumage.



^ A gauche : diamants mandarins, oiseaux au plumage coloré en ultra violet. A droite : sensibilité des cônes d'un colombidé. En gris, les cônes sensibles aux ultra violets.

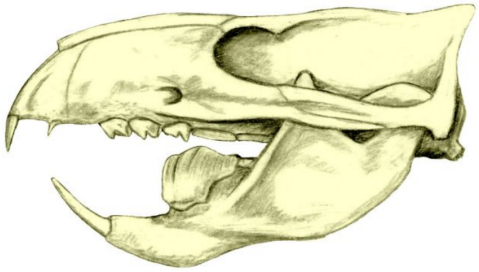
La vision est très développée chez les oiseaux carnivores. Les rapaces diurnes et nocturnes peuvent voir une proie à une très grande distance et avec un champ de vision plus large que celui de l'homme. Leurs yeux sont déformés et positionnés de façon à leur procurer une vision binoculaire. Les rapaces nocturnes sont aussi capables de voir dans la nuit. L'œil des oiseaux est humidifié par la membrane nictitante, une membrane transparente qui vient momentanément recouvrir l'œil. Certains sont aussi équipés de paupières à l'image des chouettes et hiboux qui possèdent jusqu'à trois membranes et paupières. D'autres oiseaux possèdent des cônes doubles.


< Membrane nictitante en action.



< Œil déformé d'un rapace.

* et mots colorés : thermes développés durant les paragraphes suivants rapportés à leur définition par le même marquage et un soulignage. (!) : voir document complémentaire







A gauche : l'étrange crâne de *Ptilodus*, un mammifère archaïque qui vécut il y a environ 55 millions d'années. A droite : reconstitution de *Yanoconodon allini*, mammifère disparut il y a 125 millions d'années. Ci-contre : fossile d'*Eomaia scansoria*, l'un des premiers mammifères placentaires. Cet animal vieux de 125 millions d'années développait un placenta pour permettre à sa progéniture de se développer dans le corps de la femelle tout comme actuellement l'homme.

Les ancêtres des mammifères nommés thérapsides possédaient sans doute une vision tétrachromatique avec un type de cône supplémentaire pour l'ultra violet à l'image des reptiles actuels. Cependant, la lignée des mammifères est apparue dans un contexte défavorable. En effet, les premiers mammifères apparaissent au cours du Trias il y a environ 250 millions d'années. Or, c'est à cette époque que le groupe de reptile des archosauriens se diversifie. Il en résulte l'apparition des nombreux prédateurs terrestres et aquatiques tel les crocodiliens et les dinosaures. Les premiers mammifères ne sont alors que de modestes animaux ressemblant à des rongeures et se nourrissant d'insectes. Le groupe des dinosaures vat exercer sur eux une pression importante durant 150 millions d'années jusqu'à l'extinction de ces reptiles voilà 66,5 millions d'années avant notre ère. Durant cet intervalle de temps, les modestes mammifères soumis à la prédation dinosaurienne vont opter pour un mode de vie nocturne. La vision des couleurs leur était donc inutile, ayant d'avantage intérêt à développer des bâtonnets nombreux et performants sous une faible luminosité. C'est pourquoi les mammifères sont devenus dichromates ne possédant plus que 2 types de cônes : certains sensibles au rouge et d'autres au bleu. Le groupe des monotrèmes est le groupe de mammifère actuel le plus primitif. Comportant des mammifères pondeurs d'œufs (échidnés et ornithorynques, voir images page suivante), ils possèdent une vision dichromate à base de rouge et de bleu. La plus part des autres mammifères ont conservés ce dichromatisme.

* et mots colorés : thermes développés durant les paragraphes suivants rapportés à leur définition par le même marquage et un soulignage. **(!)** : voir document complémentaire



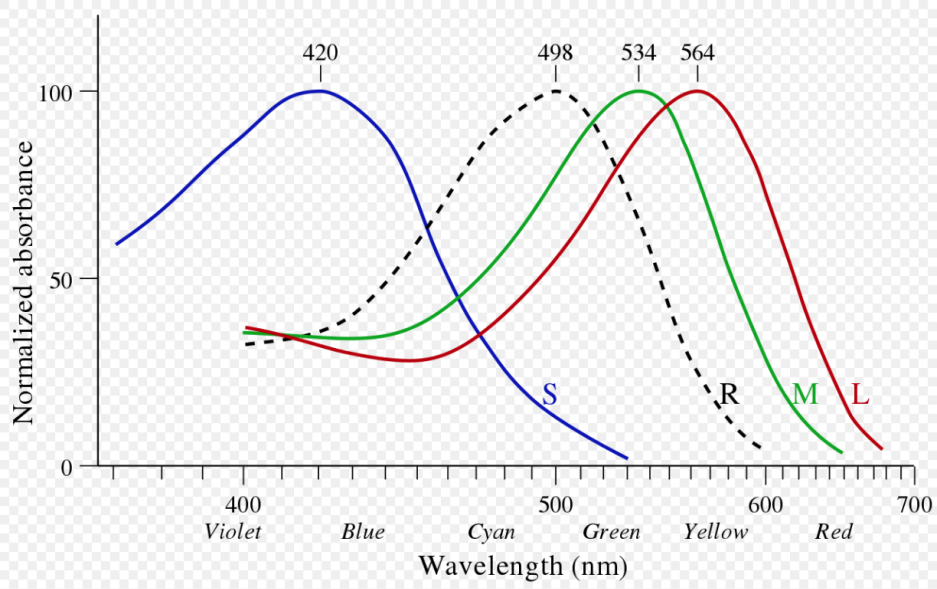




A gauche : reconstitution de *Pseudotribos robustus*, un monotrème fossile datant d'il y a 165 millions d'années. A droite : un échidné (famille des tachyglossidés). Il existe aujourd'hui 4 espèces de ces monotrèmes modernes vivant en Australie et en Nouvelle-Guinée. Ci-contre : l'ornithorynque (*Ornithorhychus anatinus*). Seule survivant d'un groupe de monotrèmes aquatiques fossiles, l'ornithorynque vit dans les cours d'eau australiens. Tous ces monotrèmes sont des mammifères primitifs pondeurs d'œufs.

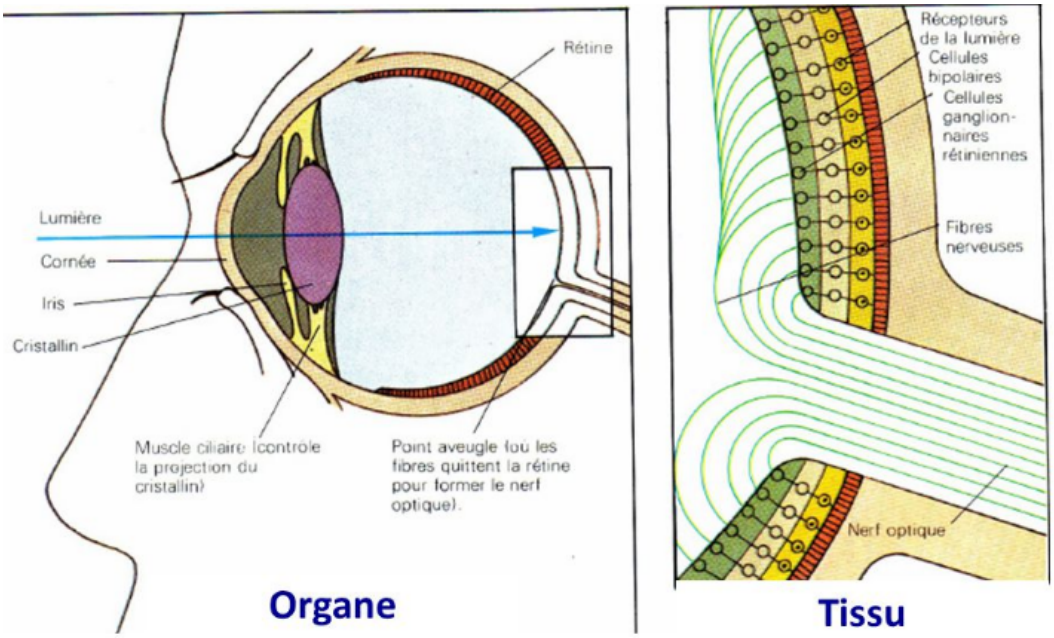
Les mammifères marsupiaux (comme les kangourou) et placentaires (la plus part des mammifères actuels) ont conservés une vision nocturne dichromate. A la base de l'arbre des primates, les singes possèdent des cônes sensibles au bleu et des cônes sensibles au vert. La différentiation de la troisième iodopsine chez les primates remonte à la séparation entre la branche des singes du nouveau monde et ceux de l'ancien monde qui a eu lieu il y a 40 millions d'années. Des primates originaires d'Afrique ont alors traversés l'océan atlantique, tout comme les rongeurs, pour coloniser l'Amérique du sud. Les branches des primates de l'ancien monde et du nouveau monde se sont alors séparées. Les singes d'Amérique du sud (nouveau monde) conservent une vision du bleu et du vert alors que ceux de l'Afrique et d'Asie (ancien monde) voient aussi le rouge. Le fait est que l'opsine sensible au vert (M) qui était originellement présente sur le chromosome 7, tout comme le gène codant pour l'opsine sensible au bleu (S), a subit une transposition pour se retrouver sur le chromosome X. Le gène a ensuite fait l'objet d'une duplication sur ce chromosome. Puis, la copie a divergée par mutations successives pour donner l'opsine sensible au rouge (L) conférant une vision trichromatique aux singes de l'ancien monde. Le fait de percevoir le rouge aurait permis aux primates de reconnaître plus facilement les fruits mûrs rouges dans l'environnement arboricole majoritairement vert. L'homme faisant partie du groupe des singes de l'ancien monde, il possède ces trois opsines des couleurs. Ainsi, l'homme est équipé d'un gène pour la rhodopsine (vision nocturne) sur le chromosome 3, d'un gène codant l'opsine S (bleu) sur le chromosome 7, d'un gène codant pour l'opsine L (rouge) sur le chromosome X et, sur le même chromosome, un nombre variables de gènes dupliqués de l'opsine M (vert).

* et mots colorés : thermes développés durant les paragraphes suivants rapportés à leur définition par le même marquage et un soulignage. **(!)** : voir document complémentaire



^ Graphique montrant la sensibilité des opsines chez l'homme. En abscisse : la longueur d'onde absorbée par la protéine. En ordonnée : l'absorbance selon la longueur d'onde. On remarque que les longueurs d'ondes optimales correspondent au bleu (420 nm) pour l'opsine S, au vert (534 nm) pour l'opsine M, au rouge (564) pour l'opsine L et que la rhodopsine est plus sensible au lumières situées entre le bleu et le vert (498 nm : représenté en pointillé).

Neurones et cerveau : transmettre et analyser les informations visuelles.

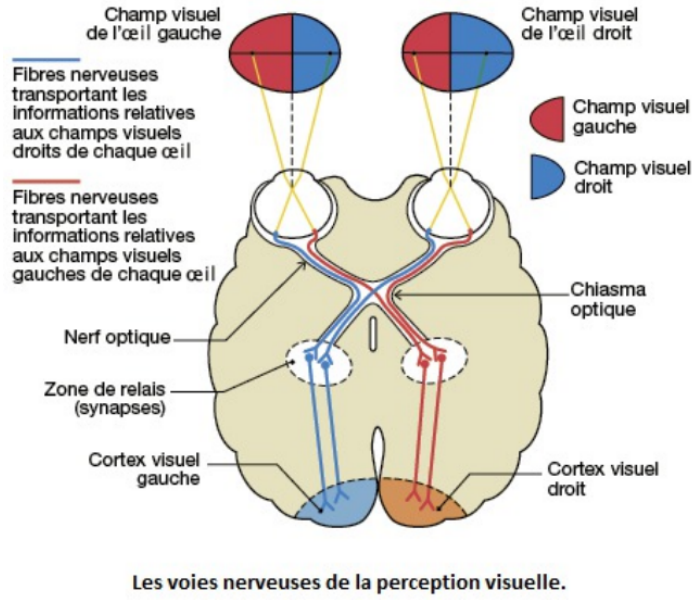


^ Schéma d'un œil humain (à gauche). La tache aveugle est le point de départ du nerf optique. Schéma de l'organisation de sa rétine près de la tache aveugle (à droite). Les neurones bipolaires (en beige) captent les informations des cellules photoréceptrices (en jaune) pour les transmettent aux neurones du nerf optique (cellules ganglionnaires rétiniennes : en vert) dont les axones (« bras » des neurones) forment le nerf optique.

Les cellules photoréceptrices élaborent des messages nerveux suite à la détection de lumière. Dans l'œil humain, elles sont associées à des neurones bipolaires transmettant

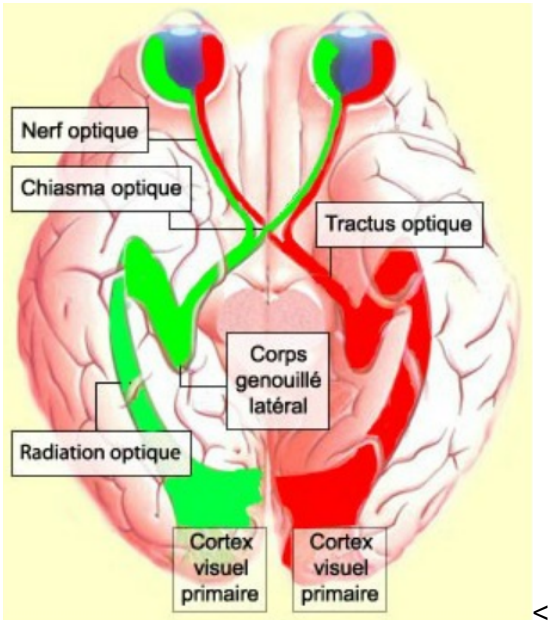
* et mots colorés : thermes développés durant les paragraphes suivants rapportés à leur définition par le même marquage et un soulignage. **(!)** : voir document complémentaire

l'information visuelle aux neurones « A » (ou cellules ganglionnaires rétiniennes) dont les axones (« bras ») forment le nerf optique. Afin de traiter les informations provenant de l'œil, le cerveau c'est adapté et des aires cérébrales dédiées à la vision sont apparues notamment chez les vertébrés. En effet, chez la plus part des autres animaux, le cerveau est simple ou comme chez les céphalopodes, le système nerveux est plus diffus. Chez l'homme, les fibres nerveuses des nerfs optiques des deux yeux se répartissent dans les cortex visuels primaires droit et gauche situés à l'arrière du cerveau (lobe occipital). Les neurones occupant la moitié droite de chacun des yeux (en bleu sur le schéma ci-dessous) desservent le cortex visuel primaire droit, et la moitié se chargeant du côté gauches des yeux (en rouge) sont connectés au cortex visuel primaire gauche.



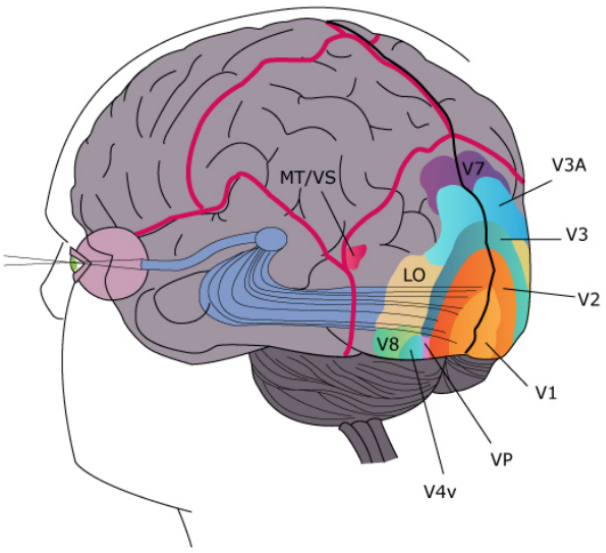
Les voies nerveuses de la perception visuelle.

< Le point de convergence des nerfs vers le côté gauche ou droit se fait au niveau du chiasma optique. Les axones des neurones « A » provenant des yeux sont ensuite relayés par des neurones « B » au niveau des corps genouillés latéraux. Le relais se fait par des connections synaptiques (synapses reliant les neurones entre eux) où les messages nerveux des neurones « A » sont transformés en messages chimiques puis reconvertis en messages nerveux dans les neurones « B ». Ces derniers transmettent ensuite l'information visuelle aux cortex visuels primaires gauche ou droit.

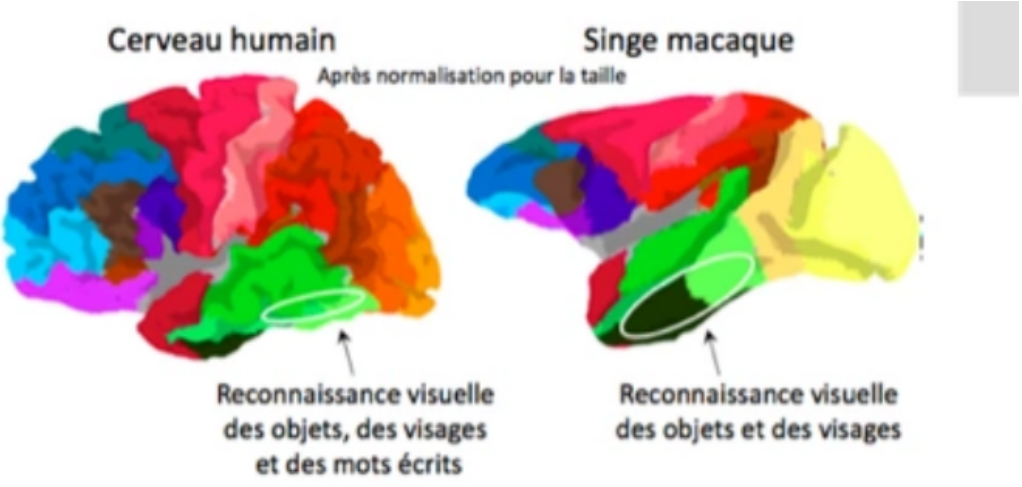


< Schéma du parcours des neurones « A » et « B » confondus entre les yeux et les cortex visuels primaires. Les neurones provenant de la moitié droite des yeux sont en rouge et ceux provenant de la moitié gauche sont en vert.

* et mots colorés : thermes développés durant les paragraphes suivants rapportés à leur définition par le même marquage et un soulignage. **(!)** : voir document complémentaire

	Dans le cerveau humain, les cortex visuels primaires sont organisés en différentes zones traitant différentes composantes de la vision. Les plus importantes sont les zones V1 à V5. Les zones V1, V2 et V3 sont chargées de distribuer les informations visuelles aux autres zones. La V4 analyse les couleurs et les formes, et enfin, la V5 traite le mouvement. Les actions d'analyses de l'information visuelle de ces zones sont complétées par différentes aires du cerveau comme celle de la mémoire ou encore l'aire de la reconnaissance faciale et des objets.

Située dans le lobe temporal du cerveau, l'aire cérébrale de la reconnaissance visuelle des objets et des visages est commune à tous les primates. Cependant, lors de la petite enfance, les humains apprennent à lire. Or, cela nécessite une reconnaissance des mots écrits pour y parvenir. C'est pourquoi la plasticité cérébrale (capacité du cerveau à modifier les connections entre les neurones afin de répondre à une variante de l'environnement) permet de créer une zone sur mesure pour ce type de reconnaissance dans l'aire en question.



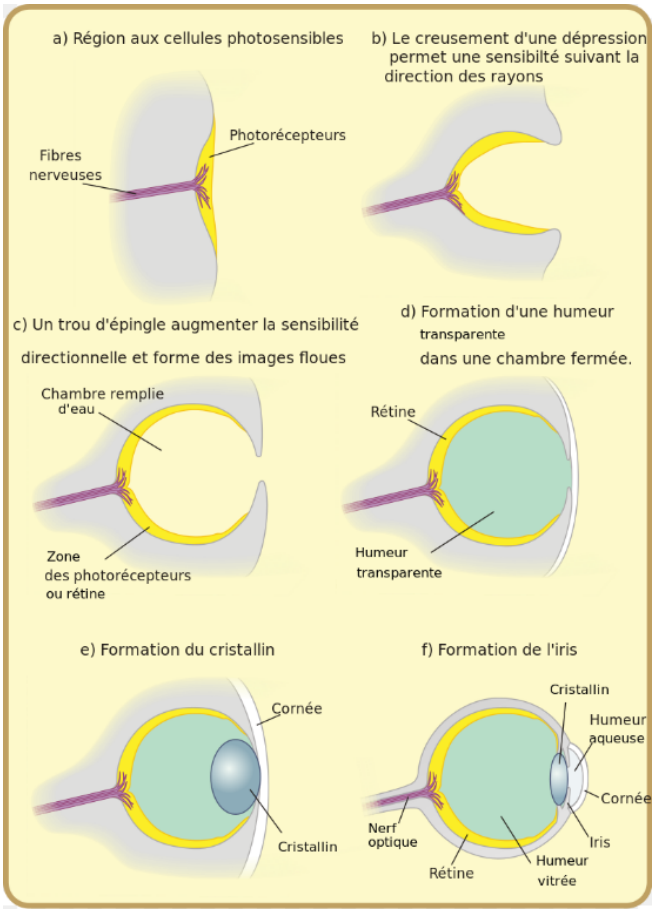
^ Schéma montrant l'emplacement de l'aire cérébrale de la reconnaissance visuelle des objets et des visages chez un macaque (à droite) et l'aire analogue de la reconnaissance visuelle des objets, des visages et des mots écrits dans un cerveau humains adulte (à gauches).

La plasticité cérébrale permet aussi au cerveau de corriger le défaut de la tache aveugle. En effet, le point de départ du nerf optique est une zone dépourvue de photorécepteurs car les fibres nerveuses qui partent du côté interne de l'œil doivent traverser la rétine pour sortir de l'organe. Ainsi, notre champ de vision est perturbé par une tâche aveugle. Cependant, nous ne la voyons pas directement car le cerveau « invente » une perception visuelle en ce point afin de nous donner un champ de vision continu sans zone « sombre ». C'est ce qu'on appel la construction déductive.

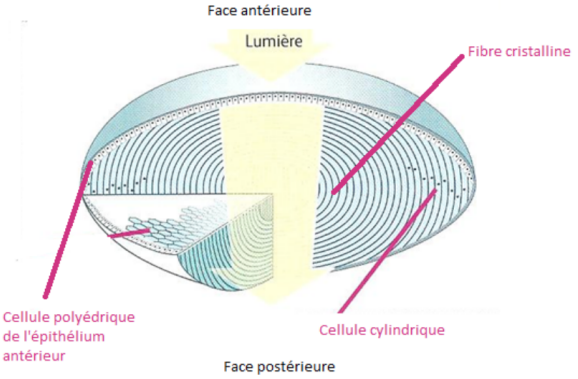
* et mots colorés : thermes développés durant les paragraphes suivants rapportés à leur définition par le même marquage et un soulignage. (!) : voir document complémentaire

Pour conclure …

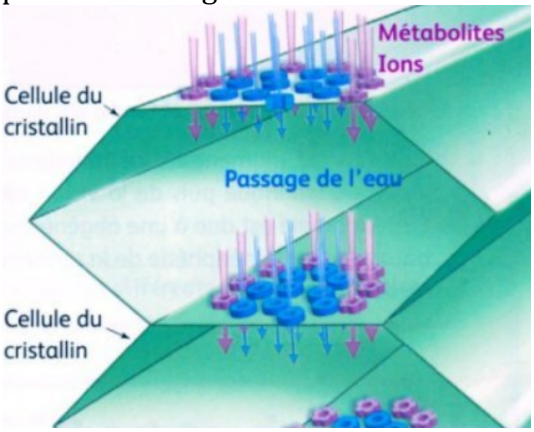
Au cours de l'évolution, les organismes vivants se sont dotés de divers types de photorécepteurs intracellulaires, unicellulaires ou pluricellulaires. De plus en plus sophistiqués dans la lignée des animaux, ils sont vitaux pour une partie d'entre eux afin d'explorer l'environnement et d'y tirer un maximum de profit tout en repérant prédateurs et partenaires potentiels. Partis de formes simples chez les méduses, les yeux se sont complexifiés chez les bilatériens notamment dans la lignée des vertébrés.



L'image ci-contre résume l'histoire de l'évolution des yeux chez les vertébrés jusqu'aux mammifères. Outre les organes de protection (cornée, paupières …) et optiques (cornée, cristallin …), la zone la plus importante de l'œil est la rétine porteuse des cellules photoréceptrices aux capacités de détection de lumière différente selon les pigments protéiques et non protéiques qu'elles synthétises et assemblent. Les messages nerveux qu'elles élaborent sont ensuite analysés par le cerveau via un réseau complexe de neurones. Les incroyables capacités des organismes vivant à élaborer une mécanique aussi précise et complexe que nécessite la vision sont permises par l'évolution à coup de mutations aléatoires et de pression sélective. Par exemple, le cristallin humain, qui doit rester transparent, possède des réseaux de tube (aquaporines et métabolites) entre les cellules afin de les alimenter en évitant un flux de sang qui occulterait la lumière. De plus, les cellules situées au centre du cristallin sont dépourvues de noyaux. Autant de preuves de l'ingénierie de la nature.



^ Vue en coupe d'un cristallin humain avec les cellules pourvues d'un noyaux réparties en périphérie. A droite : schéma de cellules du cristallin montrant les aquaporines permettant le passage de l'eau, et les métabolites permettant le passage des nutriments. >



* et mots colorés : thermes développés durant les paragraphes suivants rapportés à leur définition par le même marquage et un soulignage. (!) : voir document complémentaire

Sources :

- Wikipédia (notamment pour les images et l'étude d'yeux de mollusques)
- Autres sites internet (notamment pour les images et sur les ommatidies des abeilles)
- cours de 1er S cursus 2018-2019 au Lycée Marie Reynouard, Villard-Bonnot
- manuel scolaire d'SVT édition NATHAN de 2011
- Classification phylogénétique du vivant (édition Belin) de 2017
- Numéros du magazine Science et Vie Junior de janvier 2019 et de mars 2019
- connaissances personnelles pour mises en relation des sources et certaines déductions évolutionnistes

Par PETEX A. Jérémy, décembre 2018/janvier 2019 (+ améliorations jusqu'à juin 2019).

Remerciements : Mme BILLARD, ma professeur d'SVT, pour ses réponses à mes questions sur le sujet ; mes parents pour m'avoir offert les ouvrages nécessaires et m'avoir soutenu le long de l'écriture.

* et mots colorés : thermes développés durant les paragraphes suivants rapportés à leur définition par le même marquage et un soulignage. **(!)** : voir document complémentaire