

L'AUTEUR



Trevor LAMB est neurobiologiste à l'École de recherche médicale John Curtin et au Centre d'excellence en science de la vision de l'ARC, [Conseil australien pour la recherche], à l'Université de Canberra, en Australie.

qui se sont séparées de la nôtre il y a quelque 550 millions d'années, la période qui nous intéresserait pour notre étude. Toutefois, nous avons trouvé des indices dans l'œil d'un animal énigmatique nommé myxine.

Les myxines sont des proches parents des lamproies, ayant également la forme d'une anguille. Elles font partie des chordés (un embranchement d'animaux bilatériens comprenant les vertébrés) sans mâchoires. Elles vivent en général au fond des mers et des océans, où elles se nourrissent de crustacés et de carcasses d'autres organismes marins. En cas de menace, elles secrètent un mucus visqueux, d'où leur surnom d'«anguilles baveuses». Bien que les myxines soient des chordés, leur œil est très différent de l'œil de type caméra. Il est dépourvu de cornée, d'iris,

Nous avons trouvé des indications sur le rôle que l'œil de la myxine a pu jouer en observant la rétine de cet animal. Dans la rétine classique à trois feuillets des vertébrés, les cellules de la couche intermédiaire, nommées cellules bipolaires, traitent les informations provenant des photorécepteurs et transmettent aux neurones de sortie des signaux, qui sont acheminés jusqu'au cerveau pour y être interprétés. La rétine à deux feuillets de la myxine est quant à elle dépourvue de la couche intermédiaire de cellules bipolaires, et ses photorécepteurs sont directement connectés aux neurones de sortie.

À cet égard, l'organisation de la rétine de la myxine ressemble beaucoup à celle de la glande pinéale ou épiphyse du cerveau des vertébrés. Cette petite glande sécrète des hormones qui contrôlent l'alternance de la veille et du sommeil en fonction du jour et de la nuit sur une durée d'environ 24 heures). Chez les vertébrés non mammaliens, elle contient des cellules photoréceptrices directement connectées aux neurones de sortie, sans cellules intermédiaires. Chez les mammifères, ces cellules ne sont plus capables de détecter la lumière.

L'ŒIL DE LA MYXINE

ne participe pas à la vision, mais transmet la lumière à la zone du cerveau qui régule les rythmes circadiens.

de cristallin et de tout muscle de soutien. Sa rétine ne contient que deux couches de cellules au lieu de trois. En outre, chaque œil est enfoui sous une peau translucide. Le comportement des myxines suggère que ces animaux sont pratiquement aveugles, localisant leurs proies grâce à leur odorat très développé.

La myxine partage un ancêtre commun avec la lamproie et cet ancêtre présentait vraisemblablement un œil de type caméra semblable à celui de la lamproie. L'œil de la myxine a sans doute dégénéré à partir de la forme plus élaborée. Le fait qu'il existe encore dans cet état rudimentaire est révélateur. Nous savons, grâce aux poissons aveugles des grottes, que l'œil peut dégénérer et même disparaître en moins de 10 000 ans. L'œil de la myxine, tel qu'il se présente aujourd'hui, a pourtant persisté durant des centaines de millions d'années. C'est donc qu'il est important pour la survie de l'animal, bien qu'il soit inutile dans les profondeurs sombres de l'océan. Cette découverte implique aussi que l'œil de la myxine est inachevé, que son architecture actuelle refléterait un stade plus ancien de l'évolution. L'œil de la myxine peut ainsi aider à comprendre comment le proto-œil (un œil primitif) fonctionnait, avant d'évoluer en un organe élaboré.

Un œil qui ne voit pas

En 2007, nous fondant sur ce parallèle avec la glande pinéale, nous avons proposé que l'œil de la myxine ne participe pas à la vision, mais transmet la lumière à la zone du cerveau qui régule les rythmes circadiens, ainsi que les activités saisonnières, telles l'alimentation et la reproduction. Dès lors, nous avons supposé que l'œil ancestral des protovertébrés, qui ont vécu il y a 550 à 500 millions d'années, fut d'abord un organe non visuel et que, plus tard, il a acquis la capacité de traiter des signaux neuronaux, ainsi que les composants optiques et moteurs nécessaires à la vision.

Des études portant sur le développement embryonnaire de l'œil des vertébrés étayaient cette idée. Lorsqu'une lamproie est au stade larvaire, elle vit dans le lit d'un ruisseau et, comme la myxine, elle est aveugle. À ce stade, son œil ressemble à celui de la myxine par sa structure simple et parce qu'il est sous la peau. Lorsque la larve se métamorphose, son œil rudimentaire grossit, et une rétine à trois feuillets apparaît. Un cristallin se forme, ainsi qu'une cornée et des muscles de soutien. L'organe émerge en surface sous la forme d'un œil de type

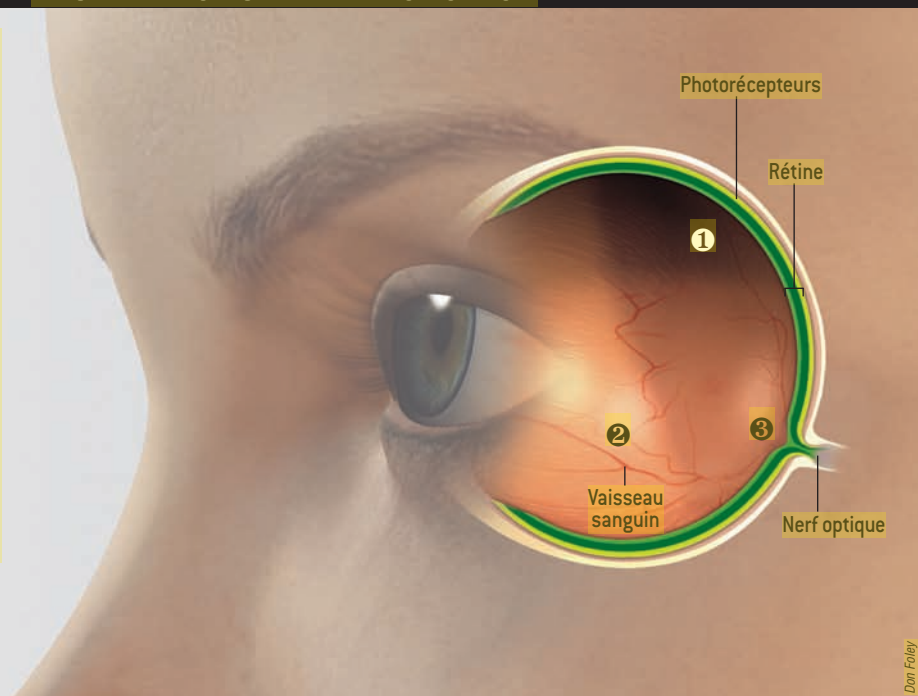
✓ BIBLIOGRAPHIE

T. D. Lamb et al. (éds.), *The evolution of phototransduction and eyes*, *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, vol. 364, n° 1531, pp. 2789-2967, 2009.

The Evolution of Eyes, *Evolution : Education and Outreach*, numéro spécial, vol. 1, n° 4, pp. 351-516, 2008.

T. D. Lamb et al., *Evolution of the vertebrate eye : opsins, photoreceptors, retina and eye cup*, *Nature Reviews Neuroscience*, vol. 8, pp. 960-975, 2007.

L'œil des vertébrés n'est pas dépourvu de défauts, dont certains dégradent la qualité des images. Ainsi, la configuration de la rétine oblige la lumière à traverser des neurones avant d'atteindre les photorécepteurs, situés sur sa face arrière ❶. En outre, les vaisseaux sanguins qui parcourent la surface interne de la rétine projettent des ombres parasites sur la rétine ❷. Enfin, les fibres nerveuses se rassemblent pour former le nerf optique. À l'endroit où ce dernier traverse la rétine, il n'y a pas de photorécepteurs, ce qui crée une tache aveugle ❸.



Don Foley

caméra, comme celui des vertébrés. On sait que de nombreux stades du développement d'un animal reflètent les événements qui se sont produits au cours de l'évolution de ses ancêtres : l'ontogenèse récapitule la phylogenèse. Et en observant la formation de l'œil de la lamproie au cours de son développement, on peut tirer des informations permettant de reconstituer la façon dont l'œil a évolué.

Le développement embryonnaire de l'œil des mammifères apporte lui aussi des indices sur son origine évolutive. Benjamin Reese et ses collègues de l'Université de Californie à Santa Barbara, aux États-Unis, ont découvert que la rétine de l'embryon se forme en passant par un stade semblable à la rétine de la myxine, avec des photorécepteurs directement connectés aux neurones de sortie. Il faut ensuite plusieurs semaines pour que les cellules bipolaires se développent et s'insèrent entre les photorécepteurs et les neurones de sortie. Cette séquence correspond au schéma de développement auquel on pourrait s'attendre si la rétine des vertébrés avait évolué à partir d'un organe à deux feuillets contrôlant le rythme circadien, après acquisition d'une puissance supplémentaire de traitement des données et de composants permettant de former des images. Ce stade précoce de développement représenterait alors une rémi-

niscence d'une période de l'évolution se situant avant l'invention du système à cellules bipolaires dans la rétine et avant l'invention du cristallin, de la cornée et des muscles de soutien.

La naissance des photorécepteurs

En étudiant le développement de la rétine à trois feuillets, nous nous sommes demandé quelles ont été les pressions de sélection qui avaient agi sur l'évolution de l'œil. Les cellules photoréceptrices dans le règne animal se répartissent en deux catégories : rhabdomériques et ciliées. Jusqu'à présent, de nombreux biologistes pensaient que les non-vertébrés utilisaient des photorécepteurs rhabdomériques et les vertébrés des photorécepteurs ciliés. En fait, la situation est plus complexe. Chez la majorité des organismes, les photorécepteurs ciliés captent la lumière, mais pas pour la vision (pour les rythmes circadiens, par exemple). Au contraire, les photorécepteurs rhabdomériques captent la lumière pour la vision. L'œil composé des arthropodes et l'œil de type caméra des mollusques (apparu indépendamment de celui des vertébrés) utilisent des photorécepteurs rhabdomériques. Toutefois, les photorécepteurs ciliés des vertébrés captent la lumière pour la vision.

En 2003, Detlev Arendt, du Laboratoire européen de biologie moléculaire à Heidelberg, en Allemagne, a montré que notre œil conserve encore des traces des photorécepteurs rhabdomériques, qui se sont modifiés pour former les neurones de sortie transmettant les informations de la rétine au cerveau. Cela signifie que notre rétine contient des cellules issues des deux catégories de photorécepteurs : les photorécepteurs ciliés, qui continuent à engendrer des photorécepteurs, et les photorécepteurs rhabdomériques, qui se sont transformés en neurones de sortie. Au cours de l'évolution, une structure ancestrale s'est donc modifiée pour devenir un élément adapté à une nouvelle fonction. Quelles sont les pressions de sélection qui ont pu agir sur ces composants de l'œil ?

Nous avons essayé de comprendre pourquoi les photorécepteurs ciliés se sont transformés en capteurs de lumière dans la rétine des vertébrés, alors que les photorécepteurs rhabdomériques ont évolué en neurones ganglionnaires de sortie. Les photorécepteurs contiennent des pigments photosensibles (des molécules activées par la lumière) nommés rhodopsines, dont les propriétés diffèrent suivant la catégorie. En 2004, Yoshinori Shichida et ses collègues, de l'Université de Kyoto au Japon, ont montré qu'à un stade précoce de l'évolution, les rhodopsines des vertébrés