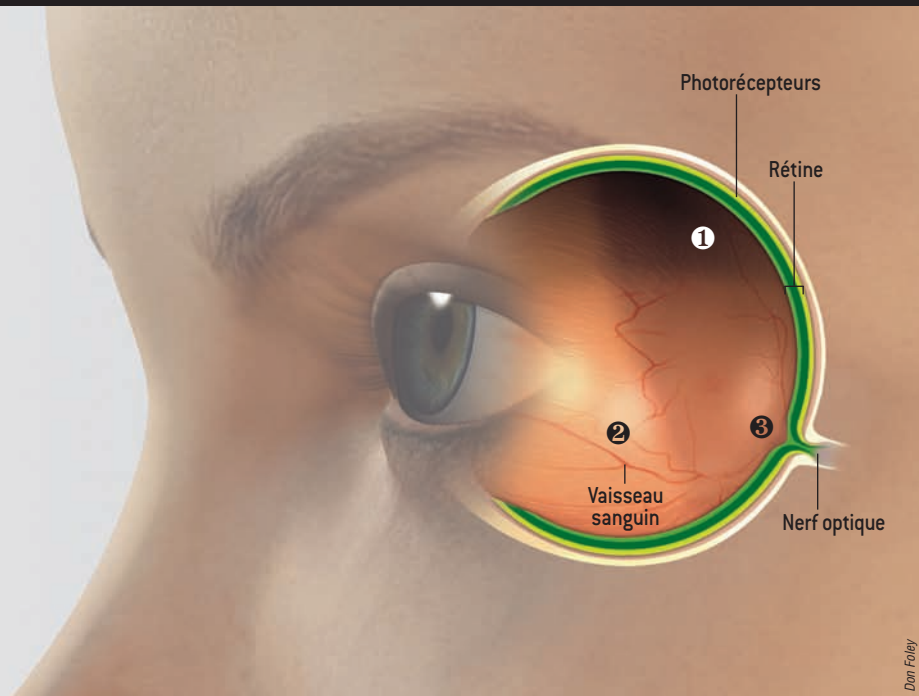


L'œil des vertébrés n'est pas dépourvu de défauts, dont certains dégradent la qualité des images. Ainsi, la configuration de la rétine oblige la lumière à traverser des neurones avant d'atteindre les photorécepteurs, situés sur sa face arrière ❶. En outre, les vaisseaux sanguins qui parcourent la surface 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

s'étaient modifiées de telle sorte que la forme activée par la lumière était devenue plus stable et donc plus efficace. J'ai émis l'hypothèse que ce changement a également bloqué la voie biochimique par laquelle la rhodopsine activée revient à sa forme inactive, voie qui pour les rhodopsines rhabdomériques requiert l'absorption d'un second photon. Il fallait donc une autre réaction biochimique pour que la molécule redevenne activable. Je pense que les photorécepteurs ciliés auraient présenté un autre avantage par rapport aux photorécepteurs rhabdomériques dans des environnements tels que l'océan profond, où l'intensité lumineuse est très faible.

Dès lors, certains chordés primitifs (ancêtres des vertébrés) ont pu coloniser des niches écologiques inaccessibles aux animaux qui n'avaient que des pho-

va devenir l'œil forme un renflement donnant naissance à deux vésicules. Chacune d'elles se replie sur elle-même pour donner une rétine en forme de croissant, qui tapisse l'intérieur de l'œil. L'évolution a probablement suivi la même stratégie. Nous avons postulé qu'un proto-œil de ce type (avec une rétine en forme de croissant, à deux feuillets, composée de photorécepteurs ciliés à l'extérieur et de neurones de sortie issus des photorécepteurs rhabdomériques à l'intérieur) aurait évolué chez un ancêtre des vertébrés entre 550 et 500 millions d'années. Il aurait assuré le réglage de l'horloge interne et peut-être aidé l'animal à détecter les ombres et à s'orienter.

Au stade suivant du développement embryonnaire, la rétine se replie sur elle-même vers l'intérieur, le cristallin se forme à partir d'un épaississement de l'ectoderme

bipolaires de la rétine ressemblent tant aux cônes et aux bâtonnets, même si elles sont dépourvues de rhodopsine et qu'elles reçoivent des informations non pas de la lumière, mais d'une substance chimique – un neurotransmetteur – libérée par les photorécepteurs.

Quelques erreurs...

Bien que les yeux de type caméra fournissent un vaste champ de vision (de l'ordre de 180 degrés), notre cerveau ne peut analyser qu'une fraction des informations disponibles à un instant donné, en raison du nombre limité de fibres nerveuses reliant l'œil au cerveau. Les premiers yeux de type caméra comprenaient vraisemblablement encore moins de fibres nerveuses. Ainsi, une pression de sélection considérable a probablement favorisé l'apparition de muscles permettant aux yeux de bouger. Ces muscles devaient sans doute exister il y a 500 millions d'années, car ils sont présents chez la lamproie, dont la lignée a divergé à cette époque, et arrangés à peu près comme chez les vertébrés à mâchoires, dont nous faisons partie.

À côté des caractéristiques qui rendent l'œil des vertébrés si performant, certaines sont moins adaptées. Par exemple, l'agencement des couches de cellules constituant la rétine : il faut que les rayons lumineux traversent toute l'épaisseur de la rétine, si bien que les prolongements et les corps cellulaires des neurones de sortie dispersent la lumière et dégradent la qualité de l'image. C'est seulement après avoir traversé cet amas de neurones que la lumière atteint les photorécepteurs. De surcroît, les vaisseaux sanguins recouvrant la surface interne de la rétine projettent des ombres parasites sur la couche des photorécepteurs. Enfin, la rétine présente un point aveugle, l'endroit où les fibres nerveuses se rassemblent pour former le nerf optique, traversent la rétine et ressortent à l'arrière (voir l'encadré page 37).

Ces défauts ne sont pourtant pas inévitables. En effet, l'œil de type caméra des poulpes et des calmars, apparu indépendamment, ne les présente pas. En considérant l'œil des vertébrés dans le contexte de l'évolution, ces défauts apparaissent comme des conséquences d'une séquence d'étapes évolutives, chacune ayant conféré un bénéfice à nos ancêtres vertébrés, avant même qu'ils aient pu voir. ■

L'ŒIL DES VERTÉBRÉS, si performant soit-il, présente des défauts : l'évolution ne conduit pas forcément à la perfection.

torécepteurs rhabdomériques. Non pas parce que la rhodopsine des photorécepteurs ciliés leur conférait une meilleure vision (les autres composants essentiels de l'œil de type caméra n'étaient pas encore apparus), mais parce qu'elle permettait de mieux capter la lumière et de synchroniser les horloges circadiennes et saisonnières.

Pour ces anciens chordés des grandes profondeurs, les photorécepteurs rhabdomériques peu sensibles, qui coexistaient avec les photorécepteurs ciliés, étaient quasi inutiles et, par conséquent, libres de remplir un nouveau rôle, celui de neurones transmettant des signaux au cerveau. La rhodopsine n'était plus nécessaire et aurait été éliminée par sélection naturelle de ces cellules.

Un œil est né

Ayant formulé une hypothèse plausible sur la façon dont les composants de la rétine des vertébrés étaient apparus, nous avons voulu comprendre comment, il y a environ 500 millions d'années, l'œil a évolué d'un organe captant la lumière, mais non destiné à la vision, en un organe formant des images. Là encore, nous avons trouvé des indices chez des embryons en cours de développement. À un stade précoce du développement, la structure neuronale qui

(les cellules de la surface externe de l'embryon), qui bourgeonne dans le creux du croissant rétinien. Ce bourgeon se sépare ensuite du reste de l'ectoderme pour devenir un élément flottant librement. Une séquence similaire de modifications se serait produite au cours de l'évolution. Nous ignorons quand cette modification a eu lieu, mais dans les années 1990, Dan-Eric Nilsson, de l'Université de Lund en Suède, a montré que les composants optiques de l'œil ont pu évoluer en un million d'années seulement. Si tel est le cas, l'œil formant des images serait apparu à partir du proto-œil en... un clin d'œil à l'échelle des temps géologiques.

Avec l'apparition du cristallin focalisant la lumière, la capacité de l'œil à collecter des informations a notablement augmenté. Des pressions de sélection auraient alors favorisé l'émergence d'un meilleur traitement des signaux dans la rétine, au-delà de ce que permettait la simple connexion des photorécepteurs à des neurones de sortie. Le processus de maturation des cellules de la rétine se serait alors modifié, de sorte que certaines cellules en cours de développement, au lieu de former des photorécepteurs ciliés, seraient devenues des cellules rétinienues bipolaires s'insérant entre le feuillet de photorécepteurs et le feuillet de neurones de sortie. C'est pourquoi les cellules