

Yves LE MEN

La vision dans le monde animal



www.alterpublishing.com

La vision dans le monde animal

Yves le Men

www.alterpublishing.com

TABLE DES MATIERES

A.	Introduction	3
B.	Revue des appareils visuels de diverses espèces	9
1.	Primates	11
2.	Autres mammifères	20
3.	Autres vertébrés	56
4.	Autres deutérostomiens	109
5.	Arthropodes	113
6.	Mollusques	148
7.	Autres embranchements du règne animal	166
C.	Diverses caractéristiques des appareils visuels	180
1.	Les divers types d'optique oculaire	181
2.	Phototransduction chez les métazoaires	197
3.	Remarques sur la phylogénie des systèmes visuels	205
4.	Revue de quelques paramètres clés de l'appareil visuel	216
D.	Conclusion	232
E.	Bibliographie	236

A. Introduction

De tous nos organes, l'œil est probablement le plus étonnant. Dans une orbite de moins de 3cm³ on trouve une petite boule mobile dont le volume n'atteint pas les 7 millilitres, capable de nous informer de minuscules détails aussi bien que de paysages entiers, d'identifier l'aiguille et dans l'instant qui suit la botte de foin, d'opérer par les lumières les plus vives sur la neige au soleil, et par les plus ténues le soir à la chandelle.

Toutes les couleurs les reflets et les scintillements de la lumière lui sont accessibles, et il parvient à les transférer à notre être intime dans l'instant même qu'elles sont produites ou presque. C'est par lui que nous acquerrons la grande majorité de l'information nécessaire à gouverner notre comportement ; par lui que nous formons la majorité des images intérieures nécessaires à notre entendement.

Comment ne pas s'étonner de la merveille que sont ces deux billes minuscules dont le volume est loin d'atteindre le millième de notre corps mais qui pourrait bien lui fournir la majorité de ses sensations ?

Alors, regardant autour de nous nos congénères animaux, comment encore ne pas se demander comment fonctionnent leurs yeux à eux, ces cousins, ces frères qui cohabitent la terre avec nous depuis si longtemps ?

Que voient-ils, eux ? Voient-ils la même chose que nous ? Voient-ils plus ? Voient-ils moins ? Voient-ils mieux ou moins bien ?

Ces questions difficiles n'ont probablement pas de réponse unique et claire. Au moins pouvons nous tenter de les clarifier, et faute de pouvoir nous mettre à la place des animaux, nous pouvons observer leurs yeux pour tenter de deviner le reste. C'est l'objet de ce livre : un panorama de la vision des animaux.

La variété des animaux est grande. Plusieurs millions d'espèces : Des méduses aux vers de terre, des abeilles aux éponges, des bigorneaux aux léopards, que de formes et que de structures...

Heureusement, l'évolution n'a pas disposé tous ces êtres au hasard, mais selon une arborescence qui permet à la fois de les classer tout en les regroupant tous, et aussi de mieux comprendre les liens de parenté qu'ils ont entre eux. Même si la description de cet arbre n'est pas encore achevée dans tous ses détails on en connaît très bien les grandes lignes et cela permet de mieux situer l'emplacement des êtres dont on parle dans le panorama général de l'ensemble des métazoaires.

L'utilisation de l'arbre phylogénétique des animaux permet des promenades plus rapides au travers de leur monde, évite les retours et les redites, bref permet en examinant l'une après l'autre chaque branche de l'arbre de finir par l'avoir considéré tout entier. L'entreprise qui paraissait si formidable avec les millions d'espèces d'animaux vivants devient ainsi accessible une fois que les rapprochements qui s'imposent ont été faits... A tout le moins, si cette méthode n'est pas sans faille et laisse certainement de côté un nombre important de cas particuliers, c'est la seule qui nous ait semblé applicable pour effectuer une revue raisonnablement exhaustive.

On n'a pas observé d'espèce munie d'yeux dans les fossiles du précambrien. Cependant, on pense généralement que l'œil est apparu avant l'explosion du vivant qui a eu lieu au cambrien, il y a plus de 500 millions d'années. Des dates de l'ordre de – 700 millions d'années ont été avancées... En tout état de cause, certains animaux du Cambrien tels opabinia possédaient des yeux, et l'existence d'yeux n'a pas cessé

la vision dans le monde animal

depuis ces âges anciens où ils ont été inventés sur la terre. On en trouve, depuis, dans les fossiles sans interruption.

A l'heure actuelle des yeux existent dans la plupart des embranchements du monde animal ; parmi les quelques trente cinq identifiés à ce jour (voir note en fin de paragraphe), seuls un tiers environ peuvent être considérés comme complètement privés d'yeux, encore s'agit-il de phyla rares.

L'œil est peut-être apparu plusieurs fois indépendamment, ou une seule fois chez un ancêtre commun aux vertébrés, aux arthropodes, aux mollusques etc..., sa structure s'étant ensuite différenciée au fil de l'évolution. Il est encore difficile de trancher, mais l'hypothèse d'une apparition unique n'est plus exclue.

Au grand jeu de la reconstitution de l'évolution, la morphologie oculaire est l'une des plus notoirement difficiles, et il est tout à fait remarquable que les systèmes visuels mis en œuvre dans le monde animal présentent entre eux des liens très différents de ceux que retrace l'évolution phylogénétique.

Par exemple, certaines classes n'ont pas d'yeux, alors que leurs proches parents en ont. Ainsi en va-t-il par exemple des protoures qui n'ont pas d'yeux, bien qu'ils fassent incontestablement partie des arthropodes qui sont le plus souvent munis d'yeux.

Il faut donc qu'au cours de l'évolution les yeux aient parfois disparu. Ceci ne crée pas de difficulté de principe, et on connaît des espèces cavernicoles privées d'yeux et très proches parentes d'espèces voyantes. De toute façon, si l'évolution a pu amener l'œil à disparaître pour certaines espèces, il s'agit d'exceptions, et la règle est que l'œil s'est bien maintenu au fil des millions d'années de son parcours dans le monde animal.

Il reste pourtant qu'une petite moitié des embranchements ne possèdent jamais d'yeux, que l'absence d'yeux apparaît dans un nombre d'ordres significatif, et surtout que sa distribution ne se déduit pas simplement de la structure phylogénétique générale. C'est ainsi par exemple, que des espèces cavernicoles appartenant à des ordres les plus divers sont anophtalmes : il y a moins de voyants sous-terre et dans les cavernes.

On parle d'adaptation convergente ou de convergence pour désigner des proximités qui ne résultent pas de manière immédiate de la position des espèces dans l'arbre du vivant. En ce sens, le système visuel a fait l'objet fréquemment de convergence.

Outre l'absence d'yeux, les exemples sont très nombreux, mais les plus fameux sont probablement l'existence d'yeux caméculaires à la fois chez les vertébrés et les céphalopodes (convergence de mollusques et de vertébrés), et d'yeux à cristallin sphérique communs aux cétacés et poissons (évolution convergente de mammifères et de poissons), qui font que dans le principe, les baleines et les calmars ont des yeux d'un fonctionnement général assez proche eu égard à leur grand éloignement dans l'arbre des ordres du vivant. In fine, selon la phylogénie, les oursins et les étoiles de mer sont résolument plus proches de la baleine que ne l'est le calmar, mais cela ne ressort pas du tout de l'examen de leurs organes de la vue : par certains traits, l'œil de la baleine est même plus proche de celui du calmar qu'il n'est de l'œil humain, puisque ces deux espèces ont des cristallins sphériques à la différence de nous !!!

la vision dans le monde animal

Autre exemple de convergences possibles : les yeux constitués par de simples cupules tapissées de quelques cellules photosensibles existent dans de multiples ordres différents, mais sous des réalisations aux détails si divers qu'ils pourraient bien avoir été réinventés plusieurs dizaines de fois... La vision n'a peut-être été inventée qu'une seule fois, mais les appareils visuels semblent bien, eux, avoir été revus plusieurs fois, et être repassés par les mêmes chemins dans certaines de ces révisions : La réinvention de systèmes visuels proches dans des ordres éloignés doit souvent être interprétée comme résultat d'un processus de convergence évolutive.

Ainsi, tout semble ainsi se passer comme si la configuration des yeux avait été révisée souvent, et était parfois repassée par le même chemin lors de certaines de ces révisions.

Cependant si ces révisions sont fréquentes, il ne faut pas non plus croire que la conception des yeux change systématiquement en quelques générations : l'œil composé avec des ommatidies formées de quatre cellules cristallines disposées en cône, huit cellules photoréceptrices et deux cellules cornéennes, existe probablement depuis plus de 380 millions d'années, et c'est de nos jours encore l'œil de la majorité des insectes et des crustacés, celui des abeilles, scarabées, sauterelles, fourmis, libellules, etc...

Par ailleurs, si l'existence d'yeux est fréquente dans les différents embranchements du règne animal, les « bons yeux » présentant une optique véritable avec formation d'une image claire sont beaucoup plus rares et ne concernent, en gros, que 3 embranchements des métazoaires : les chordés, les arthropodes et les mollusques. Les annélides présentent encore des espèces aux yeux assez sophistiqués, et on trouve même çà et là quelques rares curiosités parmi les cnidaires ou les onychophores.

Evidemment, il ne faut pas perdre de vue que les trois embranchements évoqués sont les plus fournis en espèces diverses, et en rassemblent à eux seuls plus de 95%. On pourrait donc, à l'inverse, interpréter l'équipement d'un appareil visuel comme un grand avantage évolutif du fait qu'il concerne la grande majorité des espèces. Ainsi, l'œil semble avoir joué un rôle important dans la sélection naturelle, à moins que ce ne soit la sélection qui ait facilité l'émergence des yeux.... Qui est l'œuf, qui est la poule ? Eternel dilemme des principes de la sélection naturelle.

Il n'est pas clair qu'il faille privilégier l'une ou l'autre direction ; d'ailleurs, du point de vue de l'évolution, l'appareil visuel se situe résolument entre descendance et convergence : les deux tendances « opposées » du processus d'évolution.

Certains éléments se préservent remarquablement et peuvent être pris comme marqueurs fiables de la descendance, mais il y a aussi beaucoup de systèmes visuels dont le fonctionnement est proche alors qu'on les trouve dans des emplacements lointains de l'arbre phylogénétique : la proximité du fonctionnement résulte pour ces espèces d'un processus d'adaptation à l'environnement.

On notera que la notion d'œil reste plutôt attachée au règne animal, même si certaines dinophytes sont pourvues de sortes d'éléments lminosensibles qui, si on les assimile à des yeux, sont les plus petits sur terre puisque avec des dimensions de l'ordre de 5μ . L'évolution aurait-elle inventé l'œil plusieurs fois ?

la vision dans le monde animal

Les systèmes visuels sont toujours plus ou moins adaptés au mode de vie, et d'ailleurs, en règle presque absolue ils sont très bien adaptés en sorte qu'on peut facilement édicter des règles liant la fonction et l'organe. Dans cet esprit, on pourrait citer la prépondérance des bâtonnets sur les rétines des vertébrés nocturnes, la courbure importante des cornées des espèces diurnes, etc... Les exemples sont nombreux.

Il faut bien comprendre qu'identifier la grande aptitude des systèmes visuels à converger, est strictement équivalent à leur reconnaître la possibilité d'utiliser l'ancien adage « la fonction crée l'organe », même si cette manière de dire reste, bien sûr, une hérésie scientifique. Autrement dit, l'adaptation des yeux aux conditions de vie des êtres qu'ils équipent est un phénomène patent, susceptible d'être objet de lois biologiques.

Cependant, ce type de loi peut presque toujours être mis en défaut par un contre-exemple ou un autre, et il est assez remarquable que, concernant une fonction qui paraît aussi bien définie que la vue, il soit si difficile d'établir des lois constantes au travers du monde biologique.

Par exemple, il est presque vrai que les animaux marins pourvus d'yeux camérulaires ont opté pour une option d'optique à cristallin sphérique d'indice optique variable pour limiter l'aberration géométrique. Pourtant, ce n'est pas le cas de copilia, copepode aquatique aux yeux simples équipés d'un système de lentilles, etc... Mais au fait, ce ne sont pas les exemples qui manquent : il y a au contraire très peu de contre-exemples, et tout se passe comme si le créateur avait voulu s'ingénier à défier le chercheur et avait inventé à dessein des systèmes exotiques pour mettre hors d'état le physiologiste d'édicter quelque loi générale, dont son esprit eût été si satisfait.

Il est si évident que les organes « luminophiles » de tous les animaux partagent l'avantage pour l'être qu'ils équipent de lui permettre de voir. Pour mieux appréhender ce qu'est la vision, on voudrait trouver des dénominateurs communs à toutes ces dispositions ; quelque chose qui soit plus profond que la simple évidence, le constat brut que cet organe sert à voir. On trouvera d'ailleurs au cours de la revue qui suit un certain nombre de tendances qui confirment que les organes de la vue dépendent beaucoup du mode de vie.

Mais, s'il existe des règles passablement fréquentes, les générales sont très rares, et obligés qu'on est d'admettre que les organes en question doivent bien présenter des avantages, on est presque contraint de se demander si nous voyons tous la même chose. Qu'est-ce donc que voir ? Est-ce la même chose pour l'homme que pour le cheval, pour l'aigle et pour la grenouille, pour l'escargot et pour la libellule, pour une méduse, pour un ver solitaire ?

Poser la question, c'est y répondre. Cependant, l'examen de ces différences permettra sans doute de mieux comprendre les spécificités de notre manière de voir.

On s'intéresse aux animaux et à la vision depuis toujours. Aristote en a laissé une description assez copieuse et Pline l'ancien en parlait déjà dans son histoire naturelle il y aura bientôt deux mille ans. Tous les grands naturalistes classiques de Buffon à Darwin en passant par Lamarck, Linné et tant d'autres en ont parlé. Parmi les grands noms qui se sont occupés du sujet plus récemment on pourrait citer Ramon y Cajal (la rétine des vertébrés 1894), ou encore les travaux de George Wald sur la photodétection et la chimie des opsines, ceux de Keffer Hartline sur les yeux de la limule et l'inhibition latérale ou encore ceux de Karl von Frisch sur la vision et le

la vision dans le monde animal

comportement des abeilles, travaux qui ont valu un prix Nobel à chacun de ces savants.

On pourrait également citer les excellents livres plus récents de l'Anglais Michael F Land, que son collègue R. Dawkins surnomme « le roi Midas de la recherche sur les yeux des animaux »... Il n'y a guère de génération qui ne se soit occupé de cette étude en sorte que les connaissances n'ont cessé de s'accumuler. Il semble même y avoir une accélération du phénomène : Une proportion importante des faits exposés ici était inconnue ou ne pouvait être que devinée il y a une centaine d'années. La vision des animaux est maintenant un sujet très vaste et même presque une spécialité à part entière. Un livre de taille raisonnable ne saurait en faire le tour tant l'accumulation des connaissances est devenue importante. Ce livre portant sur un sujet qui forme une discipline entière est nécessairement loin d'être exhaustif. Aussi bien n'est-ce pas son propos : le spécialiste ne trouvera rien qu'il ne sache déjà et c'est à l'amateur de bonne volonté qu'il s'adresse directement.

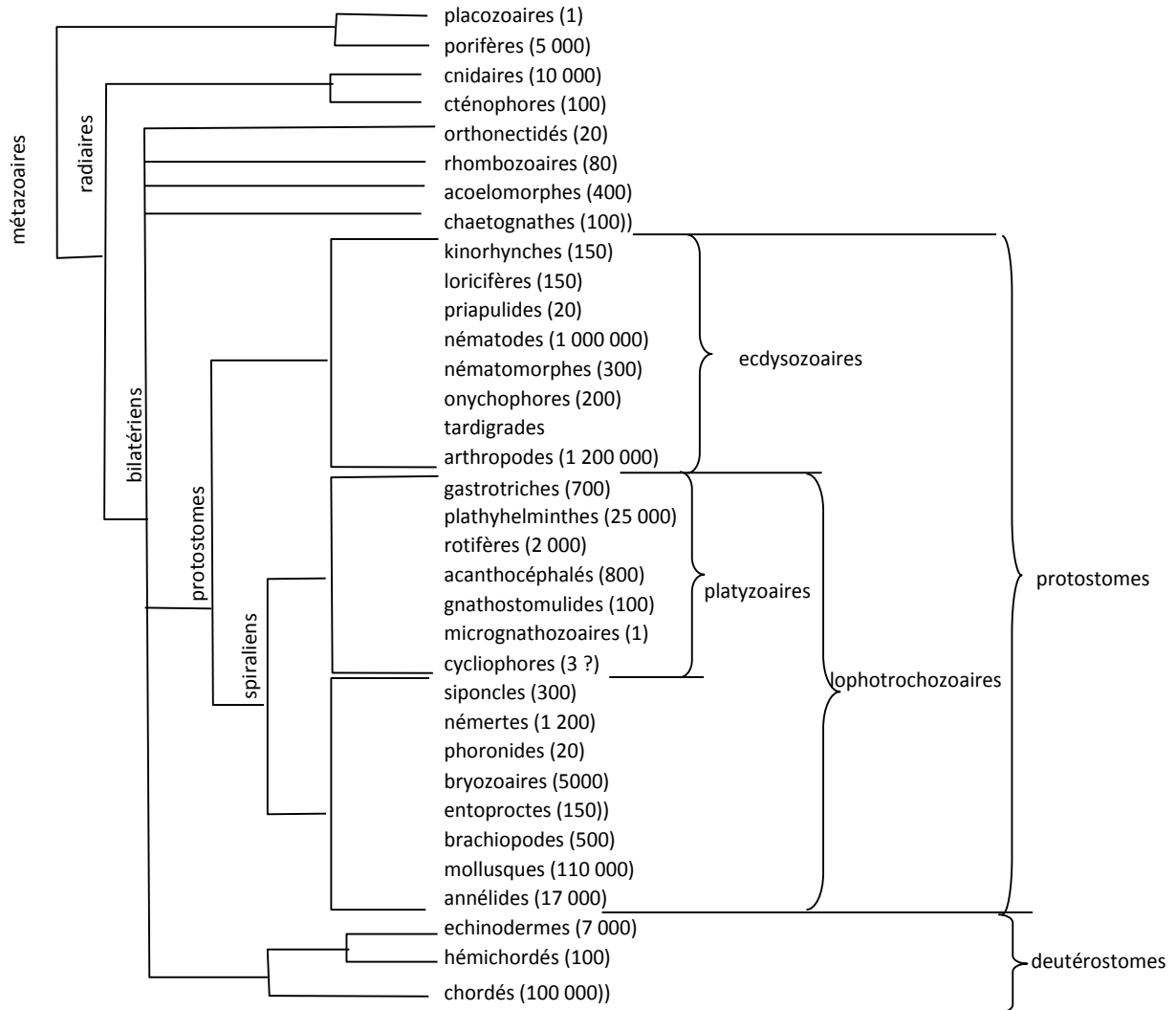
Les informations qui ont été rassemblées dans ce livre ne sont pas de première main, mais résultent d'un travail de compilation effectué sur des sources assez diverses (livres, articles de revue, publications scientifiques, sites internet). Rien ne garantit strictement leur pertinence, et le risque de recopie d'information erronée que l'on est obligé de prendre dans tout travail de compilation n'est pas nul. Néanmoins, les recoupements qui ont pu être effectués dans le fonds d'informations qui a servi de base ne sont pas négligeables, et les éléments dont la véracité semblait peu assurée ont été évidemment écartés, en sorte que l'essentiel du livre peut être tenu comme pratiquement assuré.

On trouvera d'ailleurs à la fin du livre une bibliographie sommaire qui regroupe les plus notables des ouvrages qui m'ont servi de source. On s'étonnera peut-être qu'ils soient tous en Anglais. Il n'y a pas de parti pris en ce sens de ma part ; c'est seulement que je ne connais pas de livre traitant de ces sujets en Français ; je n'en ai pas trouvé non plus sur Internet.

Pour ce qui est des illustrations, il y en a en assez grand nombre, dont la plupart sont seulement des croquis d'animaux destinés uniquement à agrémenter le texte en rompant la monotonie. D'autres images sont plus techniques, et d'ailleurs, à la différence des précédentes, la plupart de ces courbes, schémas ou graphiques ne sont pas originaux : Ils proviennent de sources diverses dont certaines se trouveront dans la bibliographie, d'autres peut-être pas : je n'ai pas gardé trace de ces sources et m'excuse par avance si certains devaient se sentir lésés par un procédé qui m'a fait reproduire leurs œuvres, animé uniquement par l'idée de communiquer l'enthousiasme qu'elles m'avaient transmis.

Au fil de la lecture, j'espère qu'on éprouvera la même fascination que celle que je ressens face à l'étonnante variété des modèles que la nature a retenus comme base du design des yeux.

la vision dans le monde animal



les embranchements du monde animal

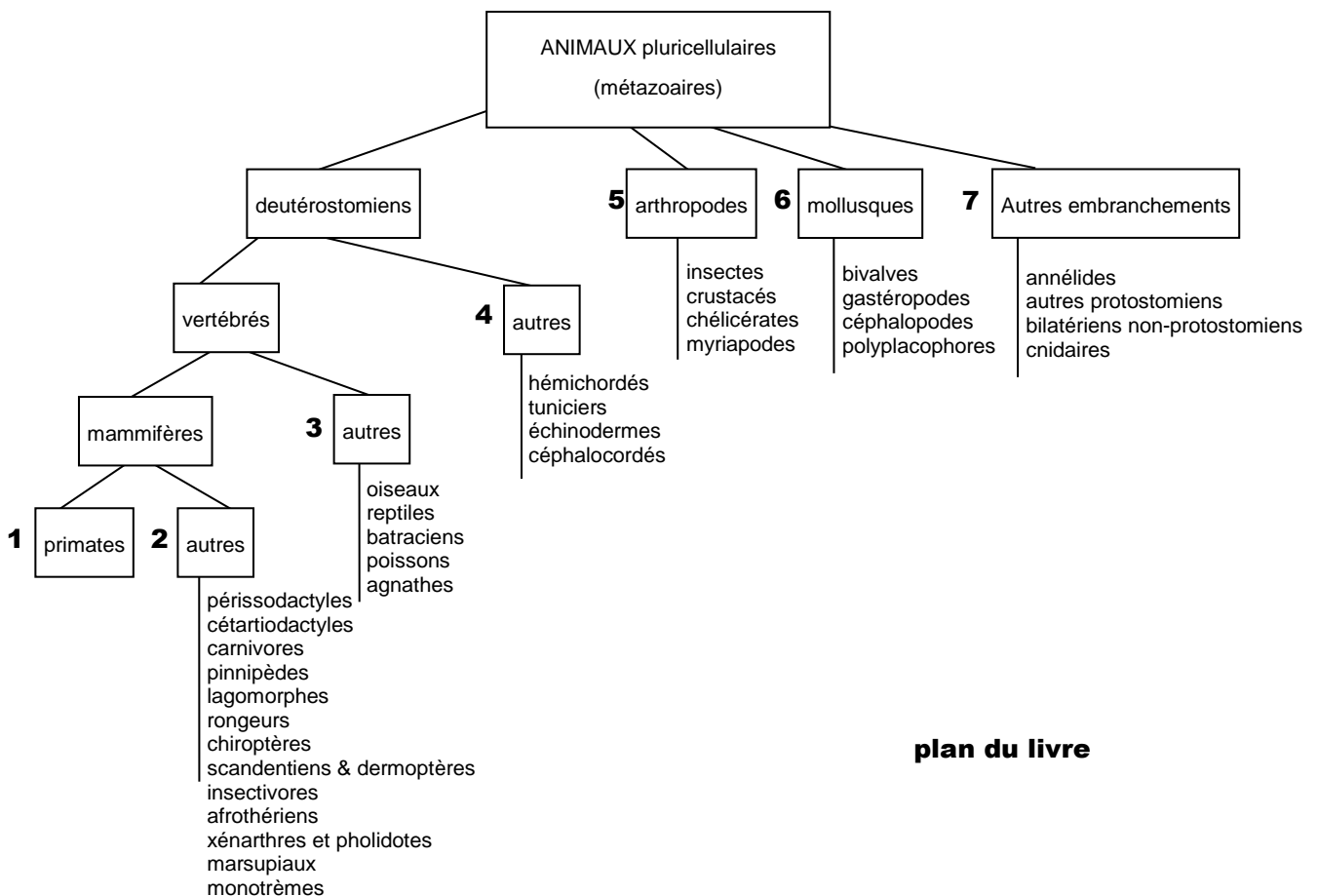
Note : Les 34 embranchements considérés ci-dessus sont les suivants : *Acanthocéphales*, *Acoelomorphes*, *Annélides*, *Arthropodes*, *Brachiopodes*, *Bryozoaires*, *Chaetognathes*, *Chordés*, *Cnidaires*, *Ctenophores*, *Cycliophores*, *Echinodermes*, *Entoproctes*, *Gastrotriches*, *Gnathostomulides*, *Hémichordés*, *Kinorhynches*, *Loricifères*, *Micrognathozoaires*, *Mollusques*, *Nématodes*, *Nématomorphes*, *Némertes*, *Onychophores*, *Orthonectides*, *Phoronides*, *Placozoaires*, *Plathelminthes*, *Porifères*, *Priapulides*, *Rhombozoaires*, *Rotifères*, *Siponcles*, *Tardigrades*. Les principaux regroupements phylogénétiques et une indication des abondances en espèces sont représentés sur le schéma.

La phylogénie complète des métazoaires est encore en chantier. Toutes les filiations n'ont pu être reconstituées avec un plein accord forçant l'adhésion entre les diverses approches (morphologie, biologie moléculaire, génétique etc...), même si un certain optimisme semble licite sur la possibilité de l'achèvement des grandes lignes du classement dans un futur assez proche. Le tableau ci-contre n'est pas le résultat des dernières recherches, mais correspond à une honnête moyenne. Les embranchements utilisés présentent déjà une certaine abondance qui devrait encore s'augmenter de recherches futures, mais cela ne doit pas masquer que l'immense majorité des non-deutérostomiens parmi les bilatères se retrouvent dans les ecdysozoaires, platyzoaires et lophotrochozoaires, avec pour chacun de ces groupes deux embranchements principaux qui sont respectivement les arthropodes et nématodes, les plathelminthes et les rotifères, enfin les mollusques et les annélides. Et d'ailleurs, à tout bien considérer, on peut encore forcer le trait et considérer que les protostomiens étant constitués des ecdysozoaires et des lophotrochozoaires, sont formés des arthropodes et des mollusques, ainsi que de leurs parents respectifs. C'est ce que faisaient à peu près tous les naturalistes il n'y a guère plus d'un siècle et demi.

B. Revue des appareils visuels de diverses espèces

La présente section passe rapidement en revue les appareils visuels des principales branches du règne animal. On y a adopté une approche anthropocentrée : supposant connue la vue humaine, on s'est éloigné petit à petit de notre espèce sur l'arbre phylogénétique. Comme le disait déjà au XVIII^e siècle Buffon dans sa manière de traiter l'histoire naturelle : « *Cet ordre, le plus naturel de tous, est celui que nous avons cru devoir suivre. Notre méthode de distribution n'est pas plus mystérieuse[...] : nous partons des divisions générales, [...] et que personne ne peut contester ensuite nous prenons les objets qui nous intéressent le plus par les rapports qu'ils ont avec nous; de-là nous passons peu à peu jusqu'à ceux qui sont les plus éloignés* »

En commençant par les primates on trouvera donc successivement les mammifères, les vertébrés, puis les invertébrés. Nous nous sommes ainsi décidés pour un plan en sept sections définies selon le schéma ci-dessous (les numéros sont ceux de nos paragraphes).



plan du livre

la vision dans le monde animal

L'arbre phylogénétique utilisé est de type traditionnel avec une structure en embranchements, classes, ordres, etc... Des divisions classiques quoique notoirement non-monophylétiques comme celles des reptiles, des poissons, des crustacés, etc... ont même été conservées. Une approche plus cladistique serait certainement intéressante, mais aurait exigé, non seulement un développement sans rapport, mais aussi des recherches de laboratoire car le détail de la vision n'a pas fait l'objet d'études pour toutes les espèces.

La revue ainsi obtenue a en outre dû être corrigée et on a dû spécialiser la description d'un certain nombre de groupes qui se définissent à partir des précédents, non pas en remontant, mais au contraire en descendant l'arbre phylogénétique. En effet, les divergences qu'on constate sur la vision en s'éloignant de l'homme ne marchent pas assez régulièrement pour qu'un plan purement « anthropofuge » soit intéressant.

Même ainsi reprise, l'approche n'est pas sans défauts : mettre au même niveau la vision des myriapodes et celle des oiseaux est tout à fait douteux à presque tous les points de vue ; traiter dans un même chapitre « autres mammifères » la vision de la taupe et celle du lynx ou du cheval, voire dans un même paragraphe sur les rongeurs le rat taupe et l'écureuil volant est faire insulte à la grande différence des qualités visuelles qui existe entre ces espèces.

La vision varie d'espèce à espèce de manière significative ; elle dépend d'autres facteurs que la simple phylogénie, et en particulier de la taille et des habitudes comportementales. La vision est loin d'être continûment répartie sur l'arbre du vivant, et il n'est pas peu étonnant qu'au nombre des espèces bien voyantes, il faille compter non seulement l'homme ou les oiseaux ainsi que d'autres mammifères et vertébrés, mais même certains mollusques ou arthropodes !

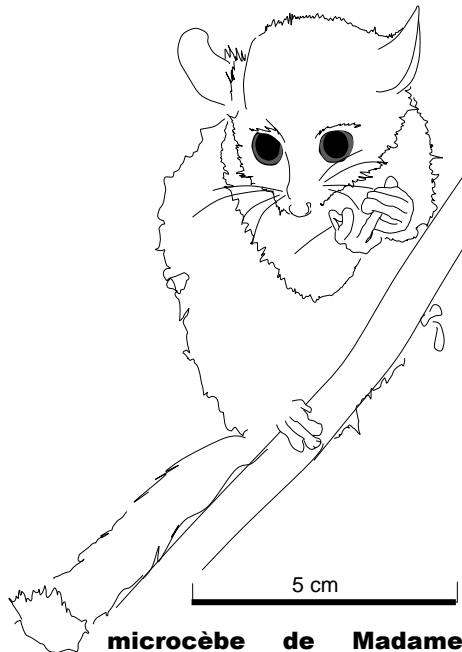
Le propos a été également limité sur tout ce qui concerne les voies visuelles amont, c'est-à-dire au-delà du nerf optique vers le cerveau chez les mammifères, et les fonctions analogues chez les autres animaux. Ces questions du plus haut intérêt manquent encore de maturité et le sujet aurait requis un traitement disproportionné.

Les aspects expérimentaux et comportementaux n'ont eux-aussi été évoqués qu'en passant, et le thème principal concerne donc la configuration des yeux, même si des considérations générales sur la vision sont bien sûr présentées çà et là.

1. Primates

A tout seigneur tout honneur, et comme nous appartenons à cette catégorie relativement homogène d'animaux que sont les primates, commençons par en identifier les principales caractéristiques des organes de la vision.

Il convient de noter d'entrée de jeu un point très significatif : chez tous les primates, comme pour nous-mêmes, la vision est un sens très important, plus important que chez la plupart des autres mammifères. Nous et nos cousins sommes des « mammifères visuels ». Ceci se note en particulier de l'ampleur des zones visuelles sur le cortex cérébral.



microcèbe de Madame Berthe (*microcebus Berthae*)

Tous les primates sans exception, ont des yeux complètement développés.

Par ailleurs, l'œil des primates est toujours très proche de celui de l'homme. Il n'en diffère pour ainsi dire que par quelques particularités qui sont surtout la taille, la présence ou non d'une fovée et celle d'un tapis clair (tapetum lucidum), ainsi que par la courbure de la cornée, le filtrage des UVs par le cristallin, et le nombre des différentes nuances de cônes.

Ce sont ces différences dont nous nous proposons de revoir les grandes lignes.

Sans trahir les descriptions qui viennent on peut déjà dire que mis à part, peut-être, l'absence de tapetum, l'œil humain nous semble être « le meilleur des yeux des primates », à tout le moins pour ce qui est de la vision de jour. Faut-il voir dans cette affirmation le retour de l'anthropocentrisme ? Certainement pas dans la mesure où les méthodes utilisées semblent présenter les meilleures garanties possibles d'objectivité. Le fait reste donc assez étrange. Notre humanité nous imprènerait-elle plus profondément que nous ne sommes prêts à l'admettre ?

a) Généralités

L'ordre des primates est divisé en strepsirrhiniens et haplorrhiniens. Les premiers possèdent une truffe et des cils vibratiles (lémurs, loris, aye-aye) les seconds un nez véritable (tarsiers, singes, et homme).

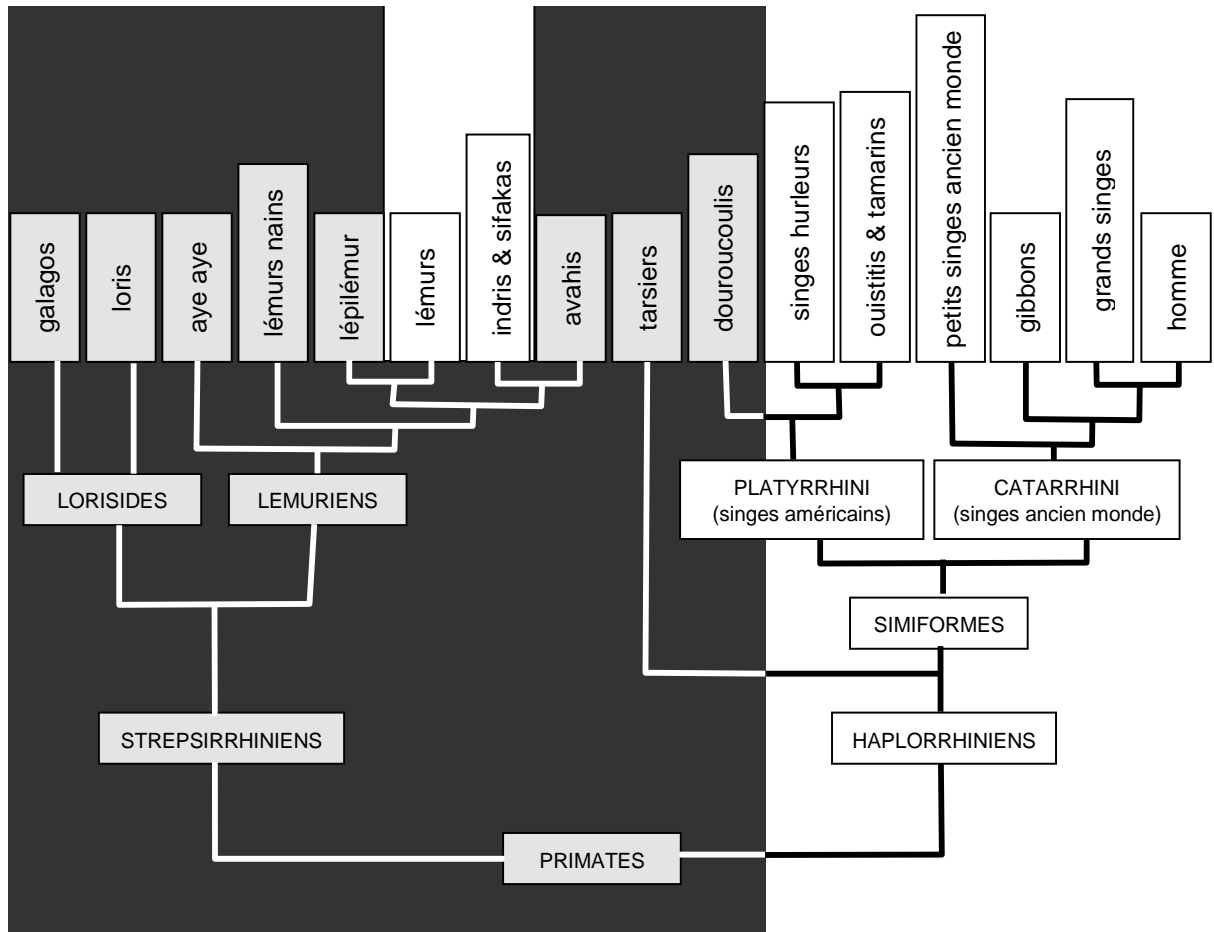
Ce sont des animaux de taille moyenne, dont le plus petit, le microcèbe de Mme Berthe, pèse dans les 30 grammes et le plus gros, le gorille des montagnes (*gorilla beringei*) atteint les 200 kg.

Pour ce qui concerne la vision, il faut d'abord distinguer les primates diurnes et les nocturnes.

la vision dans le monde animal

La plupart des strepsirrhiniens sont nocturnes, alors que les haplorrhiniens sont essentiellement diurnes. On notera que quelques lémurs (eulemur et hapalemur) vivent indifféremment de jour ou de nuit (comportement cathéméral).

Le tableau ci-après détaille un peu mieux la situation.



mode de vie des principaux primates

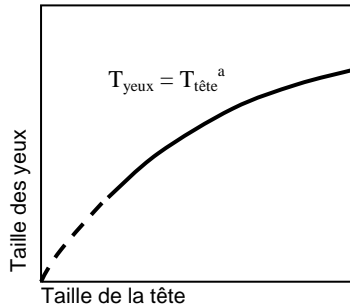
sur fond clair les espèces diurnes sur fond sombre les espèces nocturnes

NOTE : En France, les lémurs vrais (*lemuridae*) s'appellent également makis, comme à Madagascar. Le terme lémur étant Anglais a tendance à être plus utilisé de nos jours.

Cependant, quoique de nos jours le style de vie des primates soit sensiblement diversifié, les caractéristiques de l'appareil visuel, et notamment le grand nombre de bâtonnets et la présence fréquente d'un tapetum lucidum, laissent à penser à un comportement nocturne pour « l'ancêtre commun » au sens de Darwin.

b) Taille des yeux

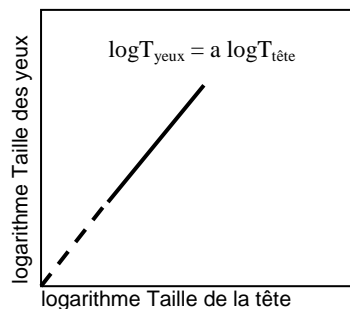
Bien entendu, la taille des yeux croît en fonction de la taille de l'animal : les gros primates ont de plus gros yeux que les petits. Cependant, cette décroissance n'est pas proportionnelle.



loi de Haller

En effet, si la taille des yeux croît avec la taille, la proportion entre ces deux quantités décroît, elle, avec la taille de l'individu : c'est la loi de l'allométrie positive ou loi de Haller (Note) qui fait que les yeux des tout petits tarsiens leur « mangent la tête », tant ils semblent grands en proportion.

Elle peut s'écrire : $T_{\text{yeux}} = T_{\text{tête}}^a$ où a est un exposant caractéristique, T_{yeux} la taille des yeux, et $T_{\text{tête}}$ la taille de la tête.



Cette loi, qui est bien sûr essentiellement une loi statistique, s'exprime plus simplement si au lieu de comparer directement la valeur de la taille de la tête à celle des yeux, on compare entre eux les logarithmes de ces valeurs. On obtient en effet entre ces dernières une relation de proportionnalité bien plus facile à mettre en évidence.

Le principe de la loi est illustré sur la figure.

La loi de Haller ne fait qu'affirmer l'existence d'une régression linéaire entre les logarithmes de la taille des yeux et de la tête, ce qui n'est pas grand-chose. Pour ce qui concerne les yeux, on peut, préciser un peu la règle à utiliser : le coefficient ci-dessus, c'est-à-dire la pente de la droite de corrélation entre le logarithme du diamètre des yeux et celui de la profondeur de la tête est de l'ordre de 0,7. Autrement dit :

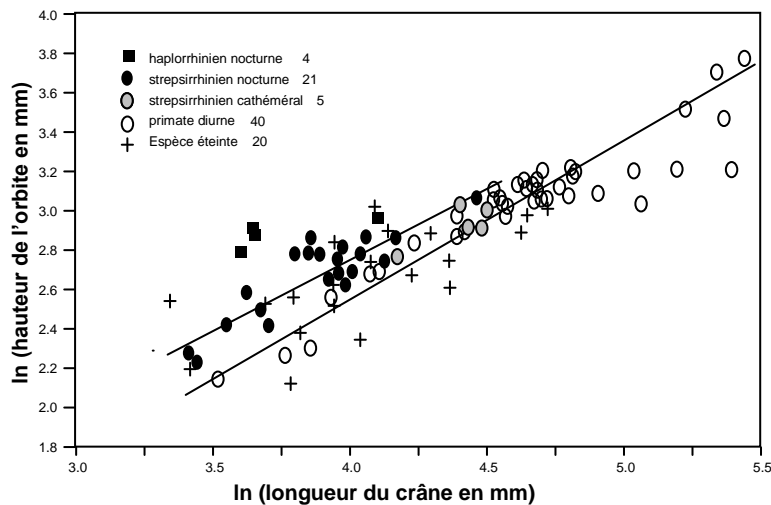
$$T_{\text{yeux}} \# T_{\text{tête}}^{0.7}$$

La loi, en puissance et non en proportion, n'est d'ailleurs pas spécifique aux primates, et s'applique plus ou moins à l'ensemble du règne animal, en sorte qu'on trouve des corrélations « taille des yeux-taille de l'organisme » dans la plupart des familles d'animaux. Bien évidemment, l'étude de ces corrélations est intéressante en ce qu'elle permet de dégager une sorte de signification plus absolue à la notion de taille des yeux. Il en résulte que l'homme appartient aux primates à grands yeux, déduction faite de l'impact de la taille, pourrait-on dire.

Par ailleurs, ces relations logarithmiques s'appliquent également assez bien à certains sous-groupes.

Note : Cette loi, qui a d'ailleurs d'abord été énoncée pour le système nerveux humain, doit son nom au savant Suisse Albrecht von Haller qui l'a publiée en 1762 dans ses *elementa physiologiae corporis humani*.

Ainsi, si on distingue les primates diurnes des primates nocturnes, on trouve, en coordonnées log-log, deux droites légèrement décalées quoique sensiblement parallèles (voir figure) : Les primates nocturnes ont tendance à avoir de plus grands yeux.



D'ailleurs ceci n'est pas spécifique aux primates et c'est une orientation générale : les animaux nocturnes ont tendance à avoir de plus grands yeux que leurs parents proches diurnes.

La taille du nerf optique, que l'on peut assimiler à celle du trou optique, varie également nettement entre les primates diurnes et les nocturnes : elle est sensiblement plus grosse pour les premiers, et ceci s'explique par l'effet de sommation qui est observé par ailleurs sur les bâtonnets (il faut plusieurs bâtonnets pour alimenter une cellule ganglionnaire, alors que le nombre de ganglionnaires et celui des cônes qui leur sont connectés est sensiblement équivalent). Cet état de fait est bien connu des paléontologues qui peuvent aisément mesurer la taille du trou optique des ossements qu'ils étudient.



On verra plus bas que les primates forment également un ordre à grands yeux parmi les mammifères. En revanche, quoiqu'ils aient des yeux de taille raisonnable, les mammifères ne forment pas une classe exceptionnelle à cet

égard : Les oiseaux nous sont supérieurs, ainsi d'ailleurs que certains céphalopodes.

Enfin, la décussation partielle au droit du chiasme optique est également spécifique des primates. Chez les autres mammifères, le croisement est total pour au moins une catégorie de fibres optiques.

c) *Optique et fonctionnement général*

L'optique des yeux des primates est assez uniforme. On y trouve cependant trois points importants de variations, qui sont :

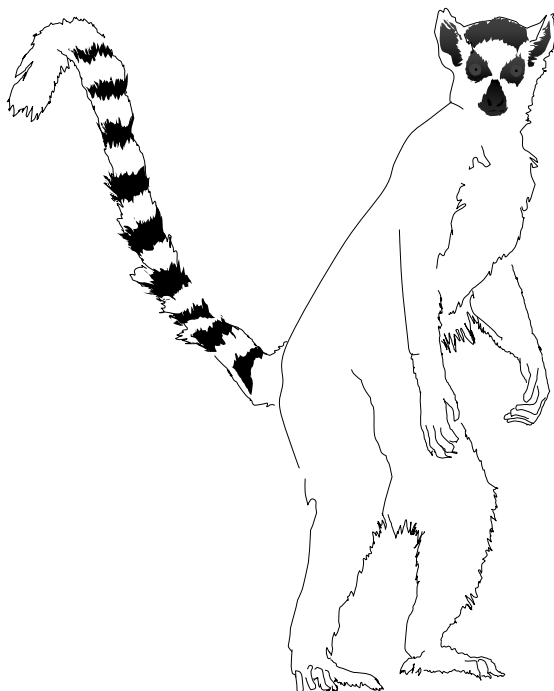
- Le mode de contraction de la pupille, plus ou moins associé au gradient d'indice optique du cristallin
- L'opacité du cristallin aux rayons Ultra-violets
- La courbure de la cornée.

La majorité des primates, et l'homme bien sûr, utilise la contraction circulaire de la pupille et une optique monofocale (voir la section optique du paragraphe sur les autres mammifères). Cependant, certains galagos et certains loris ont des yeux à optique multifocale, et des pupilles qui se contractent sous forme de fentes verticales. Nous verrons plus loin que ces différences ne sont pas propres aux primates, mais existent à travers tout le monde des vertébrés.

Le cristallin des haplorrhiniens, sauf les douroucoulis (aotus), filtre les UVs de manière particulièrement sévère, et pour tout dire unique chez les vertébrés.

Typiquement, le cristallin des tarsiers, singes et homme est pratiquement opaque dès les $0,36\mu$, alors que les yeux de la plupart des autres mammifères ne le sont pas avant $0,34\mu$ et souvent assez au-delà. Cette absorption des courtes longueurs d'ondes par le cristallin est encore renforcée par l'action des pigments de la tache jaune, et on pense qu'elle contribue à améliorer l'acuité visuelle en limitant l'aberration chromatique.

Une dernière caractéristique distingue l'optique des yeux des primates diurnes de celle des autres mammifères ; c'est l'importance de la courbure de la cornée, ou si on préfère, celle du rapport entre le rayon cornéen et le diamètre oculaire. Dit autrement : le grossissement optique de la cornée est particulièrement important chez les haplorrhiniens diurnes, y compris les hommes, bien évidemment.



un lémur ou maki
lemur catta

Pour fixer les idées, chez les primates nocturnes et cathéméraux, le diamètre de la cornée sera de l'ordre de $3/5$ ou $4/5$ de celui de l'œil. Ce rapport tombe vers $1/2$ chez les primates diurnes.

Ces trois caractéristiques (contraction circulaire, filtrage des UV et courbure prononcée de la cornée) vont dans le même sens : amélioration de l'acuité, quitte à amoindrir la sensibilité. (cette question est encore discutée au paragraphe suivant sur les mammifères).

Pour ce qui est des muscles oculomoteurs et des mouvements de l'œil, les singes semblent, là encore, très proches de nous.

la vision dans le monde animal

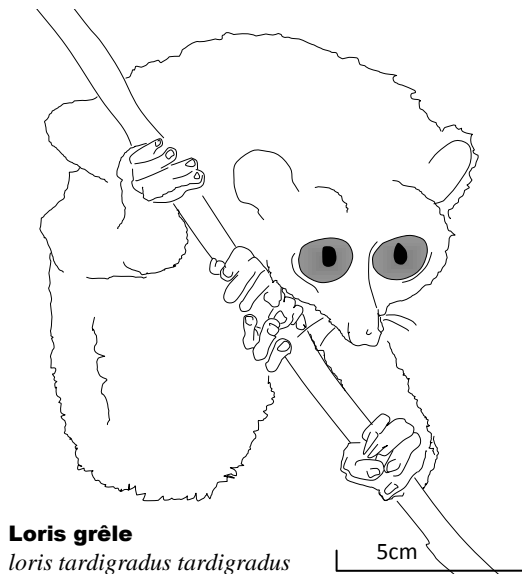
En particulier, on retrouve chez eux le microtremblement, la dérive et les microsaccades, avec des amplitudes et fréquences similaires aux nôtres.

Cependant, les yeux du tarsier sont fixés dans ses orbites, et il compense ce handicap par les mouvements de son cou qui est très mobile et peut tourner quasi complètement à 180°, comme celui de la chouette.

A un titre qui paraît moins essentiel pour ce qui concerne le pur fonctionnement de la vision, on remarquera que, sauf l'homme, les primates ont une choroïde teintée, en sorte que l'iris ne ressort pas sur un fond blanc, comme elle le fait chez les humains. Il est de ce fait moins facile d'identifier la direction du regard :

Le fort contraste qui existe chez l'homme entre l'iris et la sclérotique, et qui fait qu'on sait vers où regarde son interlocuteur, a bien sûr un rôle très important dans la communication visuelle humaine, alors que cette communication est vraisemblablement plus précaire chez nos cousins.

d) Densité des cônes - acuité



Loris grêle
loris tardigradus tardigradus

On a pu estimer l'acuité visuelle de certains primates en tenant compte à la fois de la densité de leurs cônes sur la rétine, des propriétés optiques de leurs yeux, ainsi que de tests psychophysiques divers.

Le tableau suivant présente un certain nombre de résultats. Même si ces chiffres doivent être interprétés avec une certaine réserve due à la nature du sujet, la variabilité des sources, les méthodes utilisées, etc..., il reste bien sûr frappant que la résolution de l'œil humain paraisse la meilleure de notre ordre, mais il est vrai que nous sommes également parmi les plus grands des primates.

	densité cônes ($10^3 / \text{mm}^2$)	résolution théorique (cycles/degré)
microcebus murinus (lémurs)	8	4
galago	8,5	8
aotus	16,3	14
tarsier	50	18
macaca fascicularis (macaque de Java)	100	36
cebus apella (sapajou de Guyane)	169	44
callithrix jacchus (ouistiti commun)	190	30
homme	199	67

la vision dans le monde animal



macaque rhésus
macaca mulatta

La division entre strepsirrhiniens (lémurs, loris) et haplorrhiniens (singes) est encore visible dans ce que les premiers ne possèdent en général pas de fovée à la différence des seconds. Ils possèdent cependant une area centralis, comme la plupart des mammifères, mais celle-ci ne forme pas de dépression sur la rétine en accord avec le fait qu'elle est moins densément pavée de photorécepteurs.

On notera que la présence d'une fovée, qui, rappelons le, concerne tous les haplorrhiniens sauf les douroucoulis, est un phénomène unique chez les mammifères, alors qu'il est normal chez les oiseaux, fréquent chez les reptiles et qu'on l'observe aussi chez les poissons.

e) *Vision des couleurs*

Les catarrhiniens et nous-mêmes bien sûr, sommes trichromates.

Ceci représente encore une singularité non seulement par rapport au reste des primates et notamment les platyrrhiniens (singes Américains) qui ne sont que dichromates, mais même par rapport à tout le reste des mammifères, dont certains n'ont pas même de cônes et qui ne sont pour ainsi dire jamais mieux que dichromates. Encore une fois, l'œil de ces primates particuliers dont nous faisons partie à convergé vers celui des oiseaux et des reptiles.



aye aye
(daubentonia madagascariensis)

Du point de vue de l'évolution, c'est là encore un cas de convergence car on peut penser que l'ancêtre commun aux vertébrés était vraisemblablement polychromate, au moins tri- et même probablement tétra-chromate, comme la majorité des oiseaux, des reptiles et des poissons téléostéens. D'un autre côté, il semble à peu près clair que l'ancêtre commun des mammifères était, lui, seulement bi-chromate, à l'instar de l'immense majorité de sa descendance.

Il faut donc que les primates catarrhiniens aient effectué une convergence évolutive vers des cousins éloignés pour se retrouver plus proches d'eux que les autres mammifères...

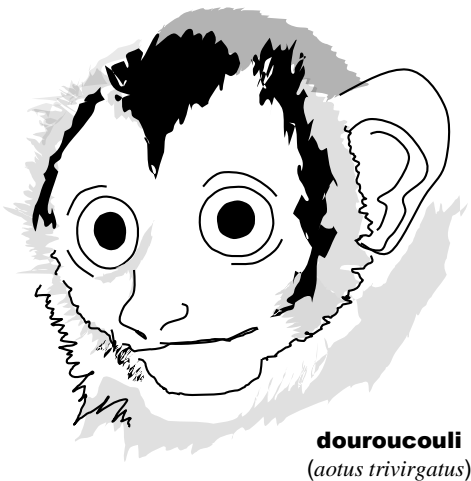
On peut également signaler que le dichromatisme des platyrrhiniens (singes américains) est de fait un peu particulier, car un gène rouge/vert polymorphe est présent sur le chromosome X, en sorte que tous les mâles sont dichromates ainsi que les femelles homozygotes, alors que les femelles hétérozygotes sont trichromates.

f) *Tapetum lucidum*

Comme beaucoup d'espèces nocturnes, les strepsirrhiniens, sauf les genres eulemur et varecia, possèdent un tapetum lucidum. Ce tapis clair est composé de pigments réfléchissants situés derrière la rétine, sur la choroïde. C'est lui qui est cause que les yeux paraissent comme phosphorescents la nuit lorsqu'ils sont éclairés.

Le rôle du tapis clair semble assez nettement établi : il permet à la lumière de passer deux fois au travers de la rétine, et augmente donc la sensibilité de l'œil. Le handicap du tapis clair est que la lumière doit passer deux fois au travers de la rétine en deux points légèrement distincts si peu soient-ils, et se retrouve, de surcroît, partiellement diffractée dans l'œil : La récupération de lumière se fait au détriment de la qualité de l'image. Autrement dit le tapis clair augmente la sensibilité à la lumière au détriment de l'acuité.

Cette explication simple trouve une manière de confirmation dans le fait que les tapis clairs se trouvent de manière préférentielle chez les espèces nocturnes, auxquelles la sensibilité à la lumière est évidemment d'une grande utilité. Pourtant, cela n'explique pas pourquoi certaines espèces diurnes comme propithecus ou lemur ont des tapis clairs, alors que les tarsiers nocturnes n'en n'ont pas...



douroucoulis
(*Aotus trivirgatus*)

Le tapetum lucidum des primates nocturnes est qualifié de *cellulosum*, car il est à base de cristaux de riboflavine. Quoique propre aux primates, ce type de tapis clair ne leur est cependant pas entièrement spécifique et on le rencontre chez quelques autres mammifères.

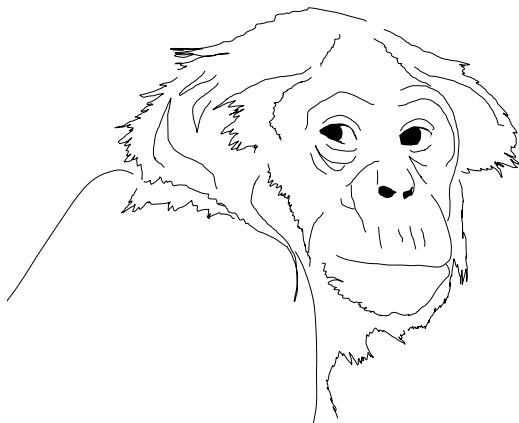
Parmi les primates nocturnes, tarsiers (tarsier) et aotus (douroucoulis) compensent l'absence de tapetum par l'immensité de leurs yeux. Ainsi le Tarsier des Philippines dont la taille n'excède guère 15cm a-t-il des yeux de 16mm de diamètre ; plus gros que son cerveau !! (Pour plus d'information sur les tapis clairs, voir plus bas au paragraphe sur les mammifères.)

g) Conclusions et innovations

La diversité des yeux des primates est grande. Elle touche la plupart des paramètres de base de l'œil caméculaire :

- Taille des yeux
- Forme de la pupille
- Grossissement de la cornée
- Densité et typologie des photorécepteurs

Cette diversité se reflète aussi bien dans l'acuité que dans la vision des couleurs ou la vision de nuit.



bonobo
(*pan paniscus*)

Il reste, à l'issue de cette revue un goût de triomphe pour les hommes et les grands singes proches de nous comme les chimpanzés et les bonobos : La vision des primates plus éloignés est peu innovante par rapport à la nôtre et il est vraisemblable que nous voyions mieux qu'eux, le jour à tout le moins.

Pourtant, notre vision nocturne pourrait bien n'être que moyenne : chez nos cousins mieux équipés pour la vision de nuit, apparaît une innovation dont nous ne pouvons que deviner les mérites : le tapetum.

© 2015 AlterPublishing Books

Chez AlterPublishing SAS, édition équitable alternative à l'édition traditionnelle, nous faisons pleinement confiance à nos internautes et à nos lecteurs. Nous attendons donc d'eux que le téléchargement soit, conformément à la législation, utilisé uniquement à titre personnel. Nous avons volontairement exclu toute protection ayant pour but d'empêcher la transmission de nos livres numériques à d'autres lecteurs que nos acheteurs directs ; nous préférons utiliser ce budget lourd et récurrent à des fins plus utiles à tous. Les fichiers numériques commandés, leur contenu, ainsi que tous les éléments reproduits sur le site de téléchargement d'œuvres numériques au titre de ce service (notamment textes, commentaires, illustrations et documents iconographiques) sont protégés par le Code de la Propriété Intellectuelle en France et par les législations étrangères régissant les droits d'auteur et droits voisins, le droit des marques, le droit des dessins et modèles, le droit des brevets. À ce titre, les œuvres de l'esprit, qui sont ainsi présentées et proposées pour le téléchargement et la lecture sont uniquement destinées à un usage strictement personnel, privé et gratuit. Toute reproduction, adaptation ou représentation sous quelque forme et par quelque moyen que ce soit, et notamment la revente, l'échange, le louage ou le transfert à un tiers, sont absolument interdits. Toute utilisation hors de ce cadre serait assimilable à un acte de contrefaçon, qui vous expose à des poursuites judiciaires, civiles ou pénales dans le cadre des dispositifs législatifs et réglementaires en vigueur. Nous comptons donc sur votre éthique qui nous permet de garantir les prix de vente les plus bas du marché et la rémunération des auteurs la plus attractive, maintenant et à l'avenir.