

L'évolution de l'œil



Nos lointains ancêtres auraient été dotés d'un proto-œil qui captait la lumière, mais ne permettait pas de voir. Ensuite, l'œil a acquis des caractéristiques qui lui ont conféré la vision. Cette évolution aurait été très rapide : à peine 100 millions d'années.

Trevor Lamb

L'ESSENTIEL

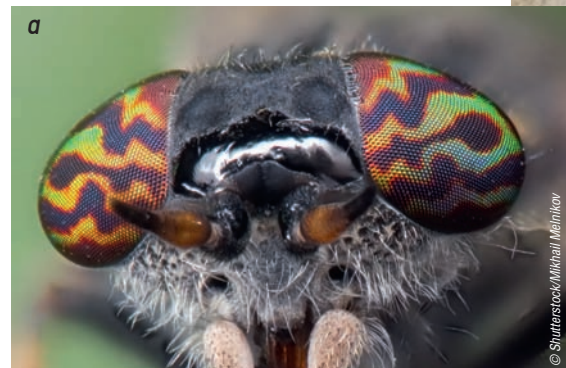
- ✓ Les yeux des vertébrés sont très élaborés : ils captent la lumière et la focalisent sur la rétine, laquelle transmet des signaux qui sont traités et interprétés par le cerveau.
- ✓ L'étude comparative des composants de l'œil et de sa formation chez des poissons primitifs (lamproies et myxines) nous renseigne sur l'origine de cet organe complexe.
- ✓ Avant de devenir un organe visuel, l'œil de nos lointains ancêtres fonctionnait comme un détecteur de lumière qui imposait les rythmes circadiens.

Crédits : © Shutterstock/Andrei Nekrasov

L'œil humain est un appareil photo perfectionné. Il collecte la lumière, la focalise et la convertit en signaux électriques que le cerveau traduit en images. C'est la rétine qui détecte la lumière et traite les signaux reçus au moyen de dizaines de types différents de neurones. L'œil est si élaboré que les créationnistes l'ont utilisé comme exemple du concept de « complexité irréductible », selon lequel un système si perfectionné n'a pu évoluer naturellement à partir d'une forme ancestrale. De fait, Charles Darwin lui-même, le père de la théorie de l'évolution, reconnaissait dans son ouvrage *De l'origine des espèces*, publié en 1859, qu'il pouvait paraître absurde de penser que l'œil s'était formé au gré de processus évolutifs. Toutefois, il était convaincu que l'œil s'était transformé progressivement, et ce malgré l'absence de preuves de l'existence de formes évolutives intermédiaires.

Les preuves directes se sont fait attendre. En effet, si les paléontologues peuvent étudier facilement l'évolution des os grâce aux squelettes fossilisés, c'est beaucoup plus difficile pour les tissus mous,

tels les yeux, dont les fossiles sont rarissimes. Et même quand ils retrouvent des fossiles, cela ne leur permet pas de déterminer comment les structures ont évolué, car il n'y a pas assez de détails. Toutefois, les biologistes ont récemment précisé l'origine de l'œil, en étudiant comment il se développe chez les embryons et en comparant les structures de l'œil de différentes espèces ainsi que les gènes impliqués. Ils ont ainsi reconstitué le moment où sont apparues ses principales caractéristiques. Ainsi, il a fallu moins d'une centaine de millions d'années pour que l'œil des vertébrés s'élabore.



b

© Shutterstock/Waddell Images

© Shutterstock/Mikhail Melnikov



1. DEUX PRINCIPAUX TYPES D'ŒIL existent dans le règne animal : l'œil composé des arthropodes, tels celui d'un taon (*Haemotopoda pluvialis*, a) ou celui d'un crabe (h), ou l'œil de type caméra des mollusques (poulpe, e) et des vertébrés, tels le mouton (b), l'homme (c), le python vert *Morelia viridis* (d), l'iguane (f) ou le chat (g). On comprend mieux aujourd'hui l'évolution de l'œil de type caméra grâce à l'étude de la lamproie, un poisson primitif (page ci-contre en haut)

Il y a environ 600 millions d'années, il aurait évolué à partir d'un simple capteur de lumière qui imposait les rythmes circadiens et saisonniers pour devenir l'organe perfectionné, tant du point de vue optique que neurobiologique, que nous connaissons aujourd'hui. Plus de 150 ans après la publication de la théorie de Darwin, ces découvertes sonnent le glas de la complexité irréductible. Elles expliquent aussi pourquoi l'œil, loin d'être une pièce mécanique parfaite, présente plusieurs défauts importants, qui constituent des « erreurs » de l'évolution. L'évolution ne conduit pas à la perfection. Elle « bricole » avec le matériel disponible, et aboutit parfois à des résultats bizarres.

Des yeux composés et des yeux de type caméra

Avant d'aborder l'histoire de l'œil, rappelons que l'espèce humaine dérive d'une série continue d'ancêtres qui ont évolué depuis l'apparition de la vie sur Terre, il y a presque quatre milliards d'années. Il y a environ un milliard d'années, les animaux pluricellulaires se sont scindés en deux groupes : ceux présentant un plan d'organisation à symétrie radiale et ceux dont la symétrie est bilatérale, c'est-à-dire que leur moitié gauche est symétrique de leur moitié droite par rapport à un plan. C'est le cas de la plupart des animaux. Il y a environ 600 millions d'années, ces derniers organismes, les bilatériens, ont à leur tour divergé en deux branches : l'une qui a donné la plupart des animaux non vertébrés actuels et l'autre d'où sont issus les vertébrés, dont l'homme. Peu après la séparation de ces deux branches, une diversité étonnante de groupes est apparue, constituant l'explosion du Cambrien, il y a 540 à 490 millions d'années. Les fossiles datant de cette période sont très nombreux. Ce puissant élan de l'évolution a préparé l'émergence de l'œil.

L'observation de fossiles montre que pendant l'explosion du Cambrien, deux types d'yeux différents sont apparus. Le premier semble avoir été un œil composé ou œil à facettes, tel celui que l'on observe aujourd'hui chez tous les insectes, araignées et crustacés (un groupe de non-vertébrés nommés arthropodes). Il comprend une série de constituants identiques, nommés ommatidies, dont chacune constitue

une lentille ou un réflecteur, faisant converger la lumière vers des cellules sensibles à la lumière, des photorécepteurs. Les yeux composés sont très efficaces pour les petits animaux, car ils offrent un grand angle de vue et une résolution spatiale correcte pour un petit volume. Au Cambrien, une telle capacité visuelle a pu conférer aux trilobites et à d'autres arthropodes anciens un avantage évolutif par rapport à leurs contemporains dont la vision était moins performante. Toutefois, pour les animaux de grande taille, les yeux composés ne sont guère adaptés, car de tels yeux permettant une vision à haute résolution auraient été immenses. Ainsi, lorsque la taille des animaux a augmenté, des pressions de sélection ont favorisé l'apparition d'un œil différent : l'œil de type caméra.



2. LA LAMPROIE, *Petromyzon marinus* (a), et la myxine, *Myxine glutinosa* (b), sont des animaux à la frontière séparant les vertébrés des non-vertébrés. Elles vivent au fond des mers.

Dans de tels yeux, les photorécepteurs utilisent tous la même lentille qui focalise la lumière et ils sont disposés en une couche mince, la rétine, qui tapisse la paroi interne de l'œil. Le calmar et le poulpe ont un œil de type caméra ressemblant au nôtre, mais leurs photorécepteurs sont proches de ceux des yeux des insectes. Les vertébrés portent d'autres photorécepteurs, qui, chez les vertébrés à mâchoires (dont l'homme), sont soit des cônes pour la vision diurne, soit des bâtonnets pour la vision nocturne.

Il y a plusieurs années, Edward Pugh, de l'Université de Pennsylvanie, Shaun Collin, de l'Université du Queensland en Australie, et moi, avons tenté de trouver

comment ces différents types de photorécepteurs ont évolué. Ce que nous avons découvert allait au-delà de la réponse à cette question, et a fourni un scénario pour l'origine de l'œil des vertébrés.

De nombreuses caractéristiques de l'œil des vertébrés sont identiques parmi tous les représentants actuels de l'une des principales branches de l'arbre des vertébrés : celle des vertébrés à mâchoires. Par conséquent, ces vertébrés ont hérité ces traits d'un ancêtre commun, et notre œil serait apparu il y a environ 420 millions d'années, lorsque les premiers vertébrés à mâchoires (qui ressemblaient probablement aux poissons cartilagineux actuels, tels les requins) parcouraient les océans. Nous en avons déduit que l'œil de type caméra et ses photorécepteurs étaient issus de structures plus anciennes et nous nous sommes intéressés aux vertébrés sans mâchoires, avec lesquels nous partageons un ancêtre commun plus ancien, vieux d'environ 500 millions d'années.

Nous voulions examiner en détail l'anatomie d'un tel animal et avons décidé d'étudier l'un des rares animaux actuels appartenant à ce groupe : la lamproie. Cet animal du groupe des agnathes a un corps allongé, comme celui d'une anguille, et est doté d'une bouche en forme d'entonnoir, par laquelle il suce le sang de ses proies. Or la lamproie est aussi pourvue d'un œil de type caméra, avec un cristallin, un iris et des muscles oculaires. Sa rétine présente même une structure à trois feuillets, comme la nôtre, et ses photorécepteurs ressemblent beaucoup à nos cônes, bien que l'évolution ne l'ait apparemment pas dotée de bâtonnets, plus sensibles. De surcroît, les gènes qui contrôlent de nombreux aspects de la détection de la lumière, du développement de l'œil et du traitement des signaux lumineux par les neurones sont les mêmes que ceux qui régissent ces processus chez les vertébrés à mâchoires.

Ces similitudes avec l'œil des vertébrés à mâchoires sont bien trop nombreuses pour être apparues indépendamment. Un œil quasi identique au nôtre a dû exister chez l'ancêtre commun aux vertébrés sans mâchoires et à mâchoires, il y a 500 millions d'années. À ce stade, nous nous sommes demandé si nous ne pouvions pas remonter encore davantage le temps vers le « premier œil » et ses photorécepteurs. Malheureusement, il n'y a pas de représentants vivants de lignées

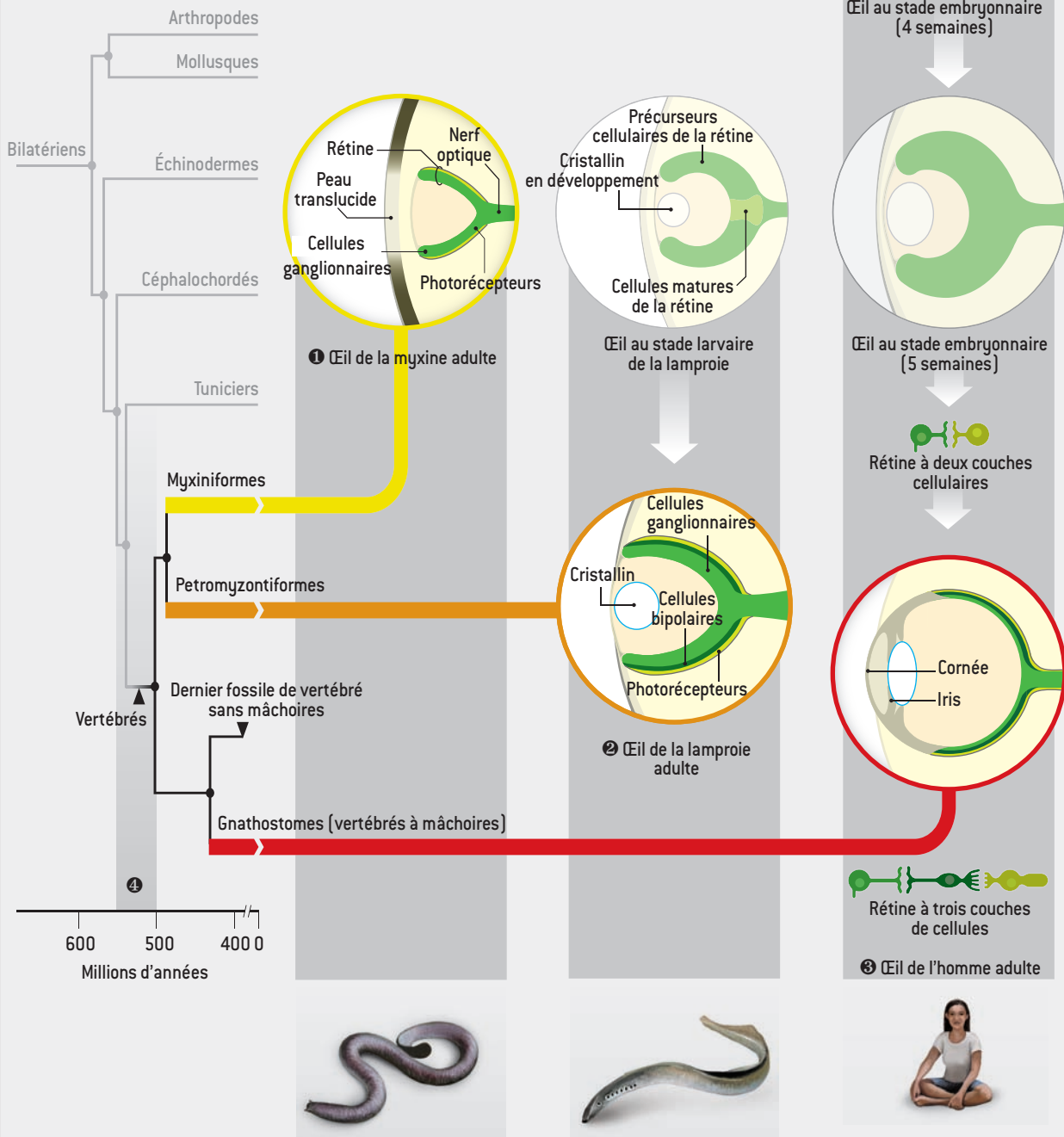
LES ÉCHOS DE L'ÉVOLUTION

Certains aspects du développement embryonnaire d'un animal reflètent des événements survenus au cours de l'évolution de sa lignée. La structure de l'œil et le développement embryonnaire chez la myxine et la lamproie révèlent comment l'œil humain de type caméra a évolué et comment il fonctionnait à ses premiers stades. La myxine possède un œil dégénéré, qui ne permet pas de voir, mais qui servait probablement à détecter la lumière pour moduler les rythmes circadiens ❶.

Au cours du développement larvaire, l'œil de la lamproie a une structure simple ressemblant à celui de la myxine, avant de se métamorphoser en un œil complexe, de type caméra ❷.

L'œil humain rappelle lui aussi celui de la myxine au cours de son développement, en passant par un stade auquel la rétine n'est constituée que de deux feuillets, avant l'apparition d'une troisième couche de cellules ❸.

Un proto-œil qui n'était pas un organe de vision, mais pourvu d'une rétine à deux feuillets, a évolué chez un ancêtre des vertébrés, il y a entre 550 et 500 millions d'années environ ❹. Ce précurseur de l'œil de type caméra détectait la lumière pour réguler l'horloge interne de l'organisme.



Jen Christiansen



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

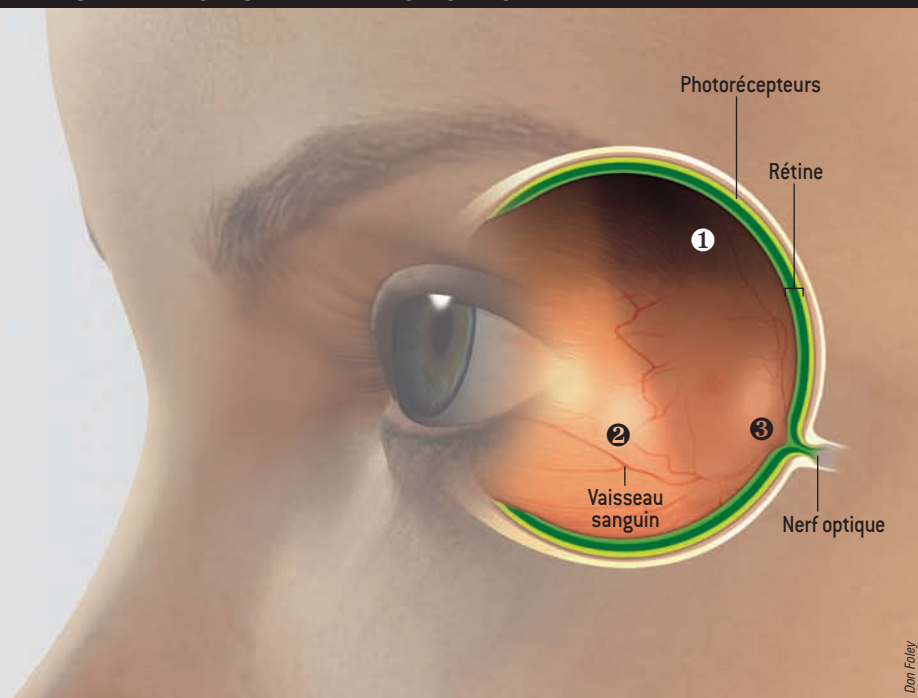
✓ BIBLIOGRAPHIE

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

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 redevienne 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