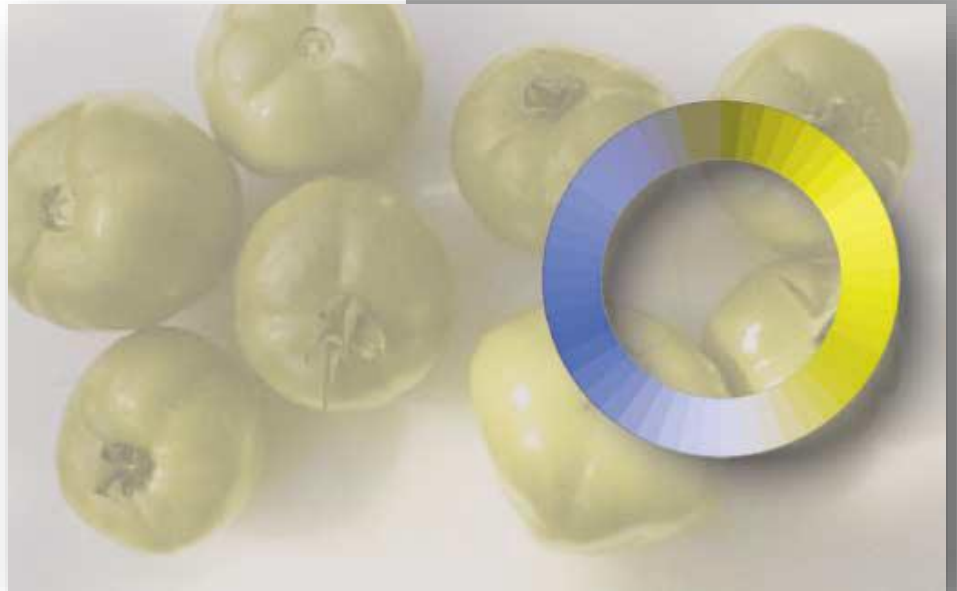


UNIVERSITÉ DE GENÈVE

MONOGRAPHIE DU BACCALAURÉAT UNIVERSITAIRE EN BIOLOGIE

2015 -2016

L'évolution de la vision des couleurs chez les Vertébrés



Par **Laura de Vevey**

Directeur de Travail

Pr. Ivan Rodriguez

Département de Génétique
et Evolution

Section de Biologie

Faculté des Sciences

Table des matières

RÉSUMÉ	2
INTRODUCTION.....	2
LES GÉNÉRALITÉS SUR LA VISION DES COULEURS.....	3
LES PHOTORÉCEPTEURS	3
LES CÔNES ET LES BÂTONNETS	5
LES GOUTTELETTES D’HUILE.....	5
LA VISION DES COULEURS CHEZ L’ANCÊTRE DES VERTÉBRÉS.....	6
LA RECONSTRUCTION DES PIGMENTS VISUELS ANCESTRAUX	6
LES AVANTAGES DE LA VISION DES COULEURS.....	8
LA VISION DES COULEURS CHEZ LES VERTÉBRÉS ACTUELS.....	9
LES POISSONS.....	9
LES ADAPTATIONS AUX DIFFÉRENTS ENVIRONNEMENTS LUMINEUX.....	9
LES OISEAUX ET LES REPTILES	11
LA VISION DES UV.....	11
LES MAMMIFÈRES	13
LES MONOTRÈMES	13
LES MARSUPIAUX	13
LES MAMMIFÈRES EUTHÉRIENS, LA DICHROMATIE	14
<i>Les Mammifères aquatiques ou nocturnes, la monochromatie</i>	<i>14</i>
<i>Les rongeurs et la vision UV.....</i>	<i>15</i>
<i>Les Primates et la vision rouge-vert.....</i>	<i>16</i>
Les singes du Nouveau Monde, le polymorphisme	17
Les singes de l’Ancien Monde, la duplication	18
La « five sites rule »	21
Les avantages de la trichromatie et la dichromatie	22
CONCLUSION.....	23
BIBLIOGRAPHIE	24

Résumé

L'évolution de la vision des couleurs, au travers de l'analyse des opsines, est extrêmement complexe. Les cinq différents pigments visuels retrouvés chez les vertébrés, SWS1, SWS2, Rh1, Rh2 et LWS/MWS, semblent avoir une origine antérieure à l'apparition des vertébrés, mis à part les photopigments Rh1 et Rh2, dont l'origine serait peut-être ultérieure à la séparation des Agnathes.

Les poissons présentent une adaptation de leur vision des couleurs avec leur environnement lumineux, passant de la tétrachromatie pour les espèces vivant dans les eaux peu profondes à la perte de la vision des couleurs pour les espèces des profondeurs.

Les oiseaux, reptiles et amphibiens jouissent pour la plupart d'une vision probablement tétrachromate. La vision des UV de certains oiseaux aurait évolué depuis le photopigment violet, lui-même évoluant à partir du photopigment UV ancestral, par des mutations à quelques sites spécifiques. La vision des UV a donc des origines complètement différentes chez les oiseaux, les poissons et certains rongeurs et amphibiens.

Les mammifères sont pour la plupart dichromates, par la perte des photopigments SWS2 et Rh2, mais la découverte d'un photopigment SWS2 fonctionnel chez les monotrèmes remet en doute la dichromatie des ancêtres des mammifères. Les marsupiaux, quant à eux, semblent avoir acquis une trichromatie par un pigment visuel d'origine encore inconnue. Les euthériens sont aussi bien plus diversifiés qu'on ne le pensait ; les mammifères nocturnes ou aquatiques ayant perdu la vision des couleurs par la perte du photopigment SWS1, certains rongeurs ayant gardé le pigment visuel ancestral sensible aux UV, et finalement, les primates ayant réacquis la trichromatie par différents moyens.

La vision des couleurs chez les vertébrés est donc complexe et dépend du mode de vie des individus, rendant plus difficile l'étude de leur évolution, car celle-ci va dépendre des espèces étudiées.

Introduction

Toutes les couleurs que nous percevons sont le mélange des trois longueurs d'ondes que nous captons par nos photorécepteurs. Mais il n'en est pas ainsi pour tous les vertébrés. Certains sont sensibles à différentes longueurs d'onde, leur conférant, par exemple, la vision des UV, et d'autres se sont spécialisés au point de ne capter plus qu'une fenêtre étroite de longueur d'onde, perdant ainsi la vision des couleurs.

Ces différents systèmes visuels retrouvés chez les vertébrés reflètent l'adaptation à des environnements distincts. Les couleurs sont utilisées comme moyen de protection, de mimétisme, pour les parades sexuelles, et plus encore. Le système visuel, pour répondre à cet environnement, est donc, d'un point de vue évolutif, très important.

La biologie moléculaire a permis de grandes avancées dans la compréhension de l'évolution de la vision des couleurs, par la génétique des opsines ou la comparaison des séquences permettant les phylogénies. La plupart des mutations réalisées in vitro ne sont cependant pas retrouvées dans la nature. Il est donc important d'observer les polymorphismes existant pour fonder les hypothèses sur l'évolution des pigments visuels. De plus, les photopigments sont souvent co-exprimés, et distribués de manière hétérogène dans la rétine. Le seul moyen de vérifier effectivement le niveau de la vision des couleurs est l'expérience comportementale. Celle-ci étant souvent impossible, les conclusions restent hypothétiques.

Les généralités sur la vision des couleurs

Pour posséder une vision en couleur, l'organisme doit pouvoir discriminer des stimuli d'énergie spectrale différente. Pour cela, il nécessite des photorécepteurs, d'au moins deux types spectraux différents et d'éléments neuronaux qui peuvent tirer l'information de ces récepteurs et la comparer. La vision des couleurs est donc un processus d'interprétation des différentes longueurs d'onde du spectre de la lumière captées par les photorécepteurs.

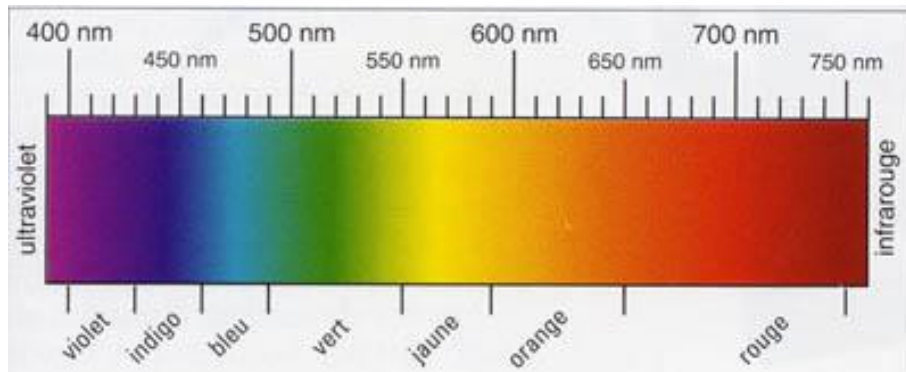


Figure 1 le spectre de la lumière visible

Les photorécepteurs

L'absorption de photons de longueur d'onde spécifique par le chromophore, au cœur du photorécepteur, permet la vision des couleurs. Le changement de conformation de ce chromophore induit la transduction du signal électromagnétique. Sous forme de potentiel d'action, l'information voyage le long du neurone jusqu'au cortex visuel où elle est analysée et comparée aux autres informations provenant des autres photorécepteurs, afin de donner le signal de couleur (Gegenfurtner and Kiper, 2003).

Le chromophore le plus commun chez les vertébrés est le 11-cis-retinal, dérivant de la vitamine A1, absorbant dans un spectre entre 310 et 570 nm. Mais certains poissons, amphibiens et reptiles possèdent le 11-cis-3,4-dehydroretinal, dérivé de la vitamine A2, absorbant jusqu'à 635 nm. Généralement, ces animaux n'ont qu'un seul type de chromophore, mais il peut arriver que certains poissons et amphibiens possèdent les deux (voir le chapitre sur les poissons) (Jacobs and Rowe, 2004; Kelber et al., 2003).

Le photorécepteur est donc un capteur qui permet de filtrer les différentes énergies spectrales donc les différentes couleurs. Ce pigment visuel est constitué de la protéine appelée opsin, composée de 350 acides aminés et contenant sept hélices hydrophobes transmembranaires. L'opsin est liée de façon covalente au chromophore au niveau de la 7^{ème} hélice (la lysine 296) par une base (la Schiff base) (Bowmaker, 2008). La sensibilité à la lumière du photorécepteur va dépendre de l'interaction entre l'opsin et le chromophore et est définie par une longueur d'onde maximale d'absorption spécifique.

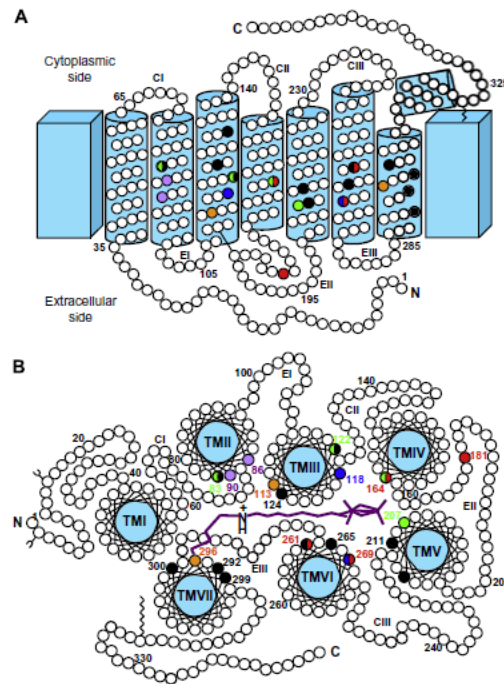


Figure 2 (Bowmaker, 2008) Dessin schématique d'une opsigne (A) montrant la structure avec les sept domaines transmembranaires (B) montrant l'arrangement des sept domaines transmembranaires entourant le chromophore (violet). Les sites majeurs impliqués dans les changements des spectres d'absorption sont montrés en rouge pour l'opsine LWS/MWS, en vert pour Rh2, bleu pour SWS2, violet pour SWS1 et noir pour Rh1.

D'après des études de séquences (Jacobs and Rowe, 2004), il existe cinq groupes d'opsines : celle présente dans les bâtonnets, appelée Rh1 ou rhodopsine, et celles exprimées dans les cônes, impliquées dans la vision des couleurs : SWS1 (short-wavelength sensitive), SWS2, Rh2 (rhodopsine-like) et LWS/MWS (long/middle-wavelength sensitive). En général, chez les vertébrés, le photopigment Rh1 a son pic d'absorption maximal entre 480 et 510 nm, le Rh2 entre 470 et 510 nm, le SWS1 entre 360 et 430 nm, le SWS2 entre 440 et 460 nm et le LWS/MWS entre 510 et 560 nm (Yokoyama, 2002). Chez l'humain par exemple, la rhodopsine permet de voir la lumière de 400 à 650 nm, avec un pic vers 497nm. Les opsines permettant de voir le bleu (420nm) sont de la famille SWS1, le vert (530nm) et le rouge (560nm) de la famille LWS/MWS (L et M).

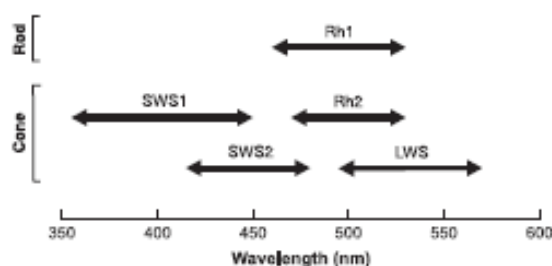


Figure 3 (Jacobs, 2008) les différents photopigments et leur gamme de longueur d'onde maximale d'absorption retrouvée chez les vertébrés.

Des variations dans les séquences de ces gènes des opsines, même d'un seul nucléotide, peuvent induire des déplacements dans le spectre d'absorption, donc dans la perception des couleurs, menant aux différences dans la vision des couleurs retrouvées chez les différents organismes. Étant donné que la plupart des animaux utilisent les opsines comme photorécepteurs, les phylogénies basées sur celles-ci sont très informatives.

Les cônes et les bâtonnets

Le ratio entre les bâtonnets et les cônes reflète le mode de vie des animaux. Les organismes nocturnes ou vivants dans les profondeurs vont de préférence avoir une majorité de bâtonnets, et seront alors sensibles à un faible taux de lumière, au détriment de la distinction des couleurs. Au contraire, les animaux diurnes ou vivants dans les eaux peu profondes ont généralement des rétines dominées par des cônes et auront une meilleure discrimination des couleurs.

Par exemple, le rat nocturne possède 1 % de cônes, alors que l'écureuil, diurne, en possède 86 %. Aucun animal étudié ne semble posséder une rétine constituée uniquement de cônes ou de bâtonnets. Les cônes et bâtonnets permettent, ensemble, de déterminer un grand nombre d'intensités lumineuses différentes. Toutefois, l'effet des bâtonnets sur la vision des couleurs est encore très peu étudié, et probablement sous-estimé. Il semblerait, comme étudié chez les Lémurs catta, que les signaux entre les cônes et les bâtonnets puissent interagir. En effet, celui-ci parvient à discerner les couleurs dans le spectre rouge-vert alors qu'il ne possède qu'un type de pigment visuel LWS/MWS (Jacobs, 2010).

De même, le ratio entre les différents types de cônes peut différer chez un seul individu, comme chez les poissons *Pecilia reticulata*, chez qui une partie de la rétine possède majoritairement des cônes sensibles au vert, ce qui leur permet de voir les objets sombres à contrejour au-dessus d'eux, et une partie sensible aux longueurs d'ondes dans le rouge, le vert et le bleu leur conférant une bonne vision des couleurs. Les comportements de cour vont alors s'adapter à cette particularité, car le mâle va parader devant ou sous la femelle, afin qu'elle puisse admirer ses couleurs (Jacobs, 1993, 2009; Peichl, 2005; Yokoyama, 2000).

Les gouttelettes d'huile

Les gouttelettes d'huiles, souvent pigmentées par la présence de caroténoïdes, font office de filtre de sélection spectrale et sont localisées dans le segment interne des cônes de certains vertébrés. Leur rôle est de rendre le spectre d'absorption du photopigment plus étroit, conférant ainsi une vision des couleurs plus précise, ou encore de déplacer le pic d'absorption vers des longueurs d'onde plus longues, ou de diminuer l'efficacité d'absorption de la lumière (Yokoyama, 2000). En effet, les gouttelettes d'huile permettent par exemple de limiter les dommages des UV dans la rétine. Rôle repris, chez les primates n'ayant pas de gouttelettes d'huiles, par des pigments dans les lentilles oculaires, qui permettent de dévier les UV (Jacobs, 1992).

Ces gouttelettes d'huile se retrouvent chez une grande variété d'animaux, comme les Dipneustes, les oiseaux et les tortues, ce qui suggère une invention précoce, peut-être même antérieure aux premiers vertébrés terrestres. Les autres espèces les ont probablement perdus au cours du temps, comme par exemple les mammifères euthériens, vraisemblablement dû à leur mode de vie ancestral nocturne. Certains animaux possèdent des gouttelettes d'huile, mais celles-ci ne sont pas pigmentées, comme chez les Coelacanthes, vivant dans les profondeurs, les monotrèmes, nocturnes, et les marsupiaux (Jacobs and Rowe, 2004).

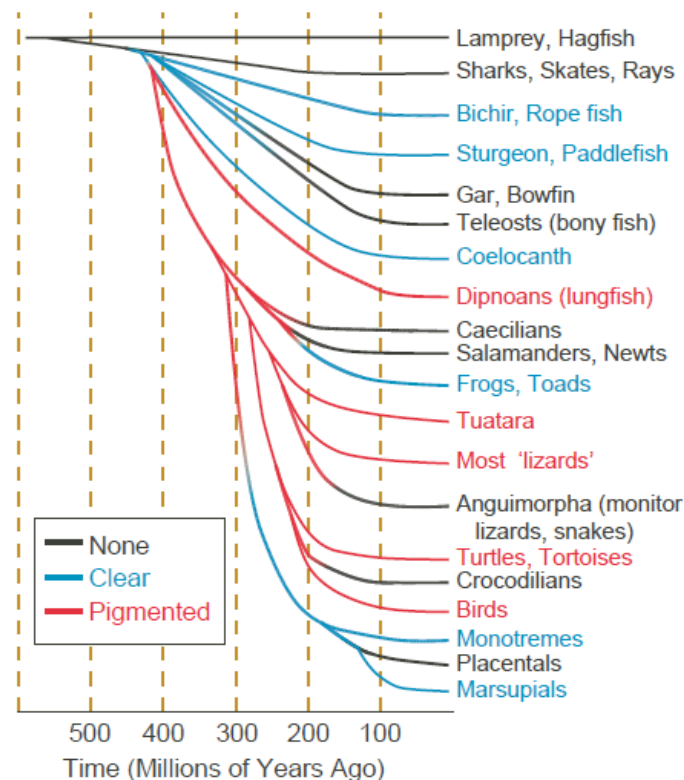


Figure 4 (Jacobs and Rowe, 2004) Phylogénie regroupant différentes espèces étudiées. Les couleurs indiquent la présence de gouttelettes d'huile pigmentées (rouge), non pigmentées (bleu) ou l'absence de gouttelettes d'huile (noir).

La vision des couleurs chez l'ancêtre des vertébrés

La reconstruction des pigments visuels ancestraux

Il existe différentes hypothèses quant à l'origine des opsines (Jacobs and Rowe, 2004). Il y aurait hypothétiquement eu un événement de duplication vers 800 à 1100 millions d'années, menant à la divergence en deux photopigments, dont le maximum d'absorption aurait été différent, un dans les courtes (SWS), l'autre dans les moyennes à longues longueurs d'onde (LWS/MWS). L'ajout d'un second photopigment, même sans les éléments neuronaux associés pour les comparer, serait un avantage, car il permettrait d'étendre la gamme spectrale absorbée (Neitz et al., 2001). Une fois la capacité de comparaison des informations des deux pigments visuels, la vision dichromate est possible.

D'après certaines recherches (Pichaud et al., 1999), la vision primitive des couleurs aurait été réalisée par des photopigments sensibles aux UV et sensibles aux moyennes et longues longueurs d'onde, comme retrouvé chez les arthropodes primitifs. En effet, les insectes et les vertébrés partagent ces mêmes classes de pigments visuels.

Les cinq familles de pigments visuels seraient donc apparues avant la séparation des vertébrés. Une première duplication de gène aurait mené à la séparation entre les opsines LWS/MWS et SWS, dont les photopigments SWS seraient probablement ancestraux. En effet, ces derniers sont anion-insensitive, tout comme les pigments visuels des invertébrés. Ensuite, il y aurait eu deux autres duplications du photopigment SWS, menant à trois classes d'opsines, SWS1, SWS2 et Rh. Finalement, une dernière duplication du gène Rh a mené aux opsines Rh1 et Rh2. En effet, ces deux pigments visuels ont des longueurs d'onde d'absorption très proches et diffèrent principalement au site 122, démontrant leur origine commune probable (voir Figure 2) (Hunt et al., 2009).

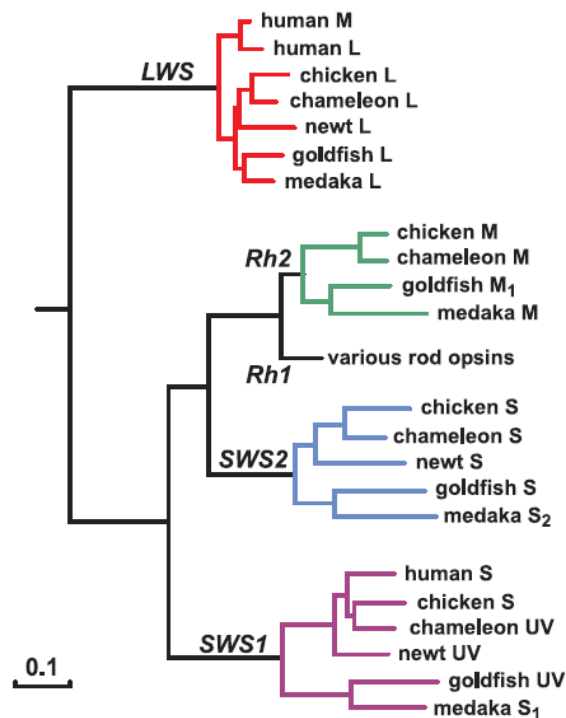


Figure 5 (Jacobs and Rowe, 2004) Phylogénie des différentes opsines chez les différentes espèces étudiées.

D'après les horloges moléculaires, l'apparition de la vision des couleurs chez les vertébrés, représentée par les quatre familles de photorécepteurs actuels, serait apparue il y a 450 à 500 millions d'années, très proche de l'apparition des vertébrés à mâchoire (Bowmaker, 2008; Hart and Hunt, 2007; Jacobs, 2008; Nathans et al., 1986). Les études sur les lamproies *Geotria australis*, représentant des premiers vertébrés du Cambrien, les Agnathes, il y a environ 540 millions d'années, montrent des gènes orthologues des opsines des vertébrés actuels (Collin et al., 2003). L'orthologie entre les gènes LWS/MWS, SWS1 et SWS2 de la lamproie et des vertébrés à mâchoire suggèrent que leur ancêtre commun n'avait qu'un seul type de rhodopsine. Ces analyses contredisent celles de la plupart des autres chercheurs qui pensent que l'ancêtre des vertébrés avait les cinq classes d'opsines LWS/MWS, SWS1, SWS2, Rh1 et Rh2. D'après Collin, la duplication du photopigment Rh ancestral, donnant les opsines Rh1 et Rh2 a pris place chez les Gnathostomes, et indépendamment du lignage des Agnathes. Les Agnathes n'auraient donc pas de réels bâtonnets Rh1, mais plutôt différents types de cônes. Il faut cependant rester critique sur ces généralisations, car la grande diversité des photopigments retrouvés chez les Lamproies semble indiquer, pour certaines, des fondements possibles pour une vision tétrachromate, contredisant les conclusions de Collin.

Ainsi, d'après les analyses de séquences d'opsines, des propriétés biochimiques et spectrales, le pigment visuel ancestral serait un cône, avec les bâtonnets évoluant ensuite, probablement depuis un photopigment Rh absorbant dans le vert (Okano et al., 1992; Pichaud et al., 1999). Ainsi, la vision des couleurs aurait précédé la vision scotopique. Ces duplications étant donc précoces à l'évolution des vertébrés, les différentes tétrachromaties des Téléostéens, des oiseaux et des reptiles ont une origine commune, et n'auraient pas évolué indépendamment (Bowmaker, 1998).

Durant l'évolution des vertébrés, il y a eu perte de ces gènes des opsines, et parfois réacquisition par duplication. La perte de ces gènes semble coïncider avec l'évolution des niches écologiques où la lumière est rare.

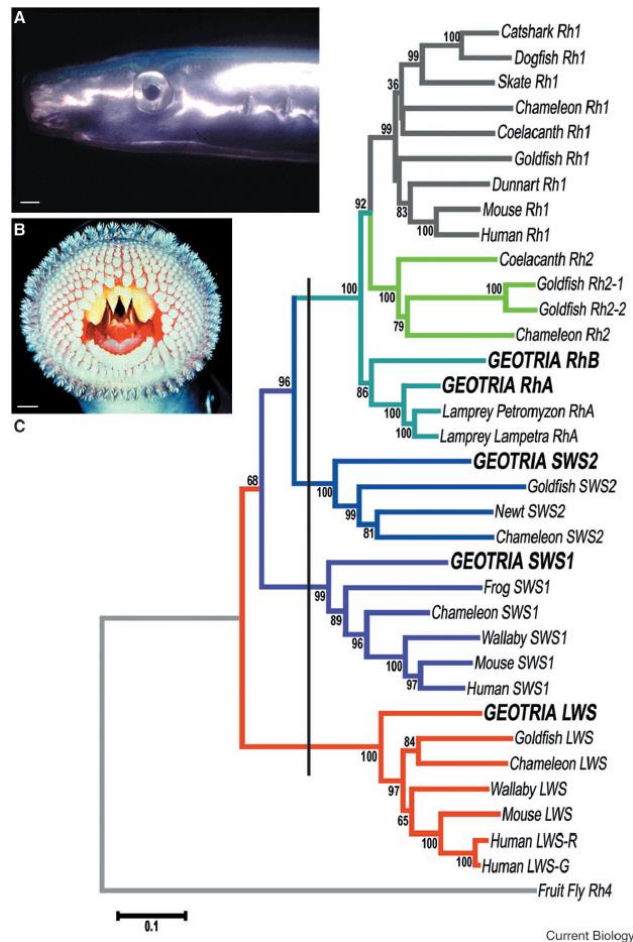


Figure 6 (Collin et al., 2003) la tête (A) et la bouche (B) de la lamproie *Geotria australis*. (C) Phylogénie des opsines de la lamproie *G. australis* et différentes espèces de vertébrés étudiées. La ligne noire indique les opsines présentes chez l'ancêtre commun entre Les Agnathes et les Gnathostomes, il y a environ 540 millions d'années. Phylogénie basée sur l'analyse de séquences par méthode de neighbour joining, le nombre à chaque branche reflète la robustesse de la branche (maximum 100), échelle calibrée en substitution nucléotidique par site.

Les avantages de la vision des couleurs

L'hypothèse soutenue actuellement (Bowmaker, 2008; Maximov, 2000; Vorobyev, 2004) est que l'apparition de la vision des couleurs aurait tout d'abord aidé à discerner les objets chez les premiers vertébrés qui vivaient dans les eaux peu profondes. D'après cette étude, les changements de luminosité et de couleurs de l'environnement, prévenant par exemple l'arrivée d'un prédateur, ne pouvaient pas être distingués en cas de vision achromatique. Discerner les différentes luminosités pourrait permettre de détecter un prédateur. Un seul type de photorécepteur est alors nécessaire. Cependant, la luminosité, dans les eaux peu profondes est très changeante, dû à l'effet de la surface de l'eau, jouant le rôle de lentille, continuellement changeant les contrastes sur le substrat. La détection de l'arrivée d'un prédateur, dans ces conditions de luminosité changeant constamment, est très difficile. Ainsi, discerner les couleurs, par deux différents photorécepteurs, pourrait filtrer ces vacillements de luminosité et détecter les véritables changements de couleur induits par la présence d'un autre organisme. En effet, la chromaticité n'est pas affectée par les vacillements de luminosité, car ceux-ci ne sont pas spécifiques d'une certaine longueur d'onde, et permettrait donc une détection des prédateurs bien plus fiable.

L'apparition de la vision des couleurs aurait ensuite permis d'apporter des informations sur le temps, la saison, l'heure du jour, ou encore la position, l'orientation dans l'espace, la profondeur de l'eau et la qualité des objets, comme par exemple la maturité des fruits ou la cuisson de la viande.

La vision des couleurs chez les vertébrés actuels

Les poissons

Les adaptations aux différents environnements lumineux

Chez les Téléostéens, il existe une grande diversité de pigments visuels, adaptés à l'environnement et au style de vie de l'espèce. Généralement, pour les espèces diurnes vivant dans les eaux peu profondes permettant une large gamme du spectre lumineux d'être disponible, les poissons ont des bâtonnets et au moins 4 classes de cônes : rouge (LWS/MWS), vert (Rh2), bleu (SWS2) et violet ou UV (SWS1). Ces espèces ont donc le potentiel pour être tétrachromates. Les poissons vivants dans les eaux plus profondes ont généralement, les pigments visuels bleu et vert, correspondant aux longueurs d'onde disponibles.

Ces adaptations à l'environnement lumineux peuvent se produire par variation entre les deux types de chromophores (11-cis-retinal et 11-cis-3,4-dehydrorétinal) qui ont des longueurs d'onde d'absorptions différentes. Ainsi, au cours du développement, suivant l'environnement, la sensibilité aux couleurs peut varier. Par exemple, certaines anguilles se reproduisent dans les eaux profondes, mais les jeunes vivent dans les rivières claires. Les chromophores vont alors changer durant leur développement. Une transformation similaire se produit chez certaines espèces de saumon qui migrent des eaux douces aux eaux salées (Yokoyama, 2000).

Beaucoup de poissons sont donc sensibles aux UV, car dans les eaux peu profondes, la lumière UV peut être une source d'information importante. Cependant, cette sensibilité semble souvent décliner durant le développement, et n'est probablement pas utilisée tout le long de leur vie. Ce déclin semble être lié à l'habitat, les jeunes vivant dans les eaux peu profondes, où la lumière UV est disponible, alors que les adultes vivent dans des eaux plus profondes, où les UV sont peu disponibles (Shi and Yokoyama, 2003). Par exemple, la truite *Salmo trutta* détecte les UV à un jeune âge, mais pas à l'âge adulte. Ce changement, lié au développement, peut être réalisé très rapidement, dans une période d'un mois. Les raisons de ce changement restent néanmoins inconnues (Jacobs, 1992).

La grande diversité des poissons permet d'observer les phénomènes d'adaptations de la vision des couleurs à la luminosité disponible. Par exemple, le Cœlacanthe *Latimeria chalumnae* vivant dans les eaux profondes, a perdu les photopigments SWS1, SWS2 et LWS/MWS et ses gouttelettes d'huiles ne sont pas pigmentées. Les pigments visuels restants, Rh1 et Rh2, ont subi un déplacement de spectre à 485 nm et 478 nm respectivement, correspondant aux seules longueurs d'onde disponibles à 200 m de profondeur (la lumière bleue, à environ 480 nm). Le déplacement du spectre d'absorption du photopigment Rh1 peut être expliqué par les mutations E122Q et A292S et celui du photopigment Rh2 par les mutations E122Q et M207L. Ces sites se retrouvent proches du chromophore, dans la structure tridimensionnelle de la protéine, et les mutations E122Q semblent avoir eu lieu indépendamment dans les deux photopigments. Cet organisme s'est donc parfaitement adapté afin de visualiser le spectre entier de couleur qui lui est disponible, il y a eu adaptation des pigments visuels avec l'environnement benthique.

Une adaptation similaire se retrouve chez le dauphin, pour qui les longueurs d'onde disponibles sont aussi dans le bleu.

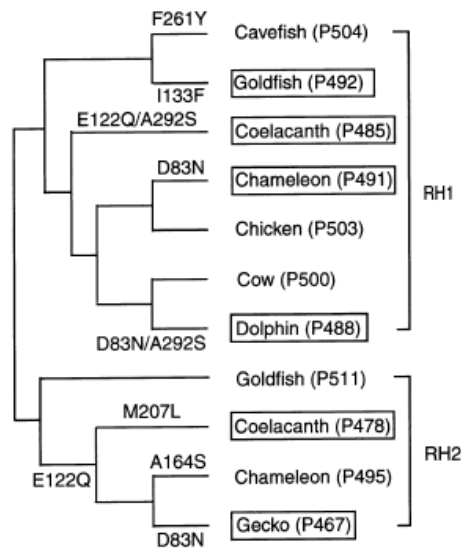


Figure 7 (Yokoyama, 2002) Phylogénie des photopigments Rh1 et Rh2 avec les différentes substitutions le long des branches, déterminée par méthode probabiliste bayésienne. Entre parenthèses la longueur d'onde maximale d'absorption du pigment visuel. Les photopigments ayant subi un décalage vers le bleu sont encadrés.

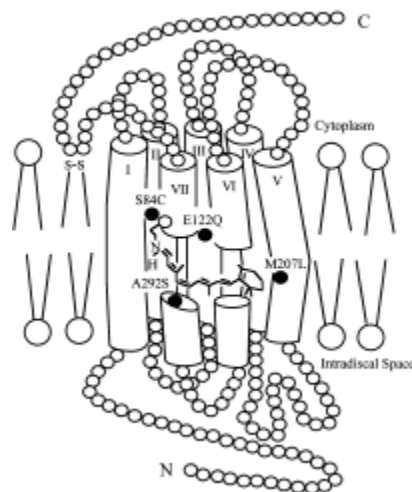


Figure 8 (Yokoyama, 2000) Location des acides aminés impliqués dans le décalage du spectre d'absorption du photopigment Rh1 et Rh2 vers le bleu.

Dans la famille des Cichlidés, par exemple, des duplications de gènes Rh2 ont mené à des pigments visuels de spectre d'absorption différents. Les longueurs d'onde maximales d'absorption varient entre espèces, en relation avec la clarté des eaux dans lesquelles ils vivent. Certaines espèces possèdent jusqu'à 7 différents types de cônes exprimés dans la rétine, contenant trois différents photopigments Rh2. Deux événements de duplication ont eu lieu, probablement entre 260 et 150 millions d'années et vers 10 millions d'années.

On observe aussi d'autres événements de duplications indépendants dans d'autres familles, comme chez le poisson-zèbre, dont les multiples copies du gène Rh2 de spectre d'absorption distincts sont exprimées dans des contextes temporels et spatiaux différents. Dans certaines espèces d'Acanthoptérygiens, indépendamment, on observe la duplication du gène LWS/MWS. Par exemple, chez *Astyanax*, on retrouve un phénomène d'évolution convergente avec les primates, car ce sont les mêmes nucléotides qui ont été mutés, menant aux pigments visuels L et M (Bowmaker, 1998, 2008, Yokoyama, 1999, 2000).

Les oiseaux et les reptiles

La plupart des oiseaux diurnes ont des bâtonnets, une classe de cône double LWS/MWS et au moins 4 classes de cônes simples, rouge, vert, bleu et violet ou UV, chacun caractérisé par une gouttelette d'huile spécifique. Ceci leur confère donc probablement une vision tétrachromate. Il semblerait que les cônes doubles seraient surtout utilisés pour des fonctions ne concernant pas la vision des couleurs, mais plutôt pour la détection des mouvements et des formes.

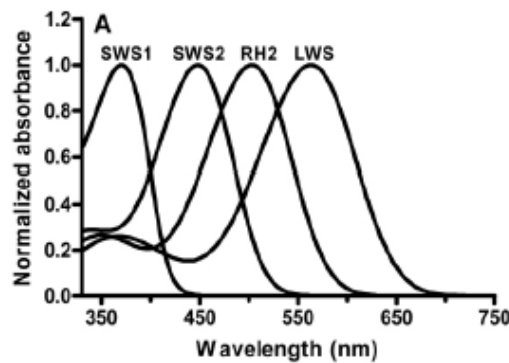


Figure 9 (Hart and Hunt, 2007) Absorptions spectrales des différents photopigments retrouvés chez les oiseaux

Les reptiles sont très diversifiés en ce qui concerne la vision des couleurs, et montrent aussi généralement les 4 classes de cône. Les tortues, très étudiées, ont un système similaire aux oiseaux. D'autres espèces nocturnes comme les serpents primitifs (boas et pythons) ont une rétine dominée à 90 % de bâtonnets, et uniquement les photopigments LWS/MWS et SWS1, ce dernier absorbant dans les UV.

Toutefois, les connaissances actuelles ne sont basées que sur les quelques espèces étudiées, et sous-estiment probablement grandement la diversité de la vision des couleurs chez les reptiles, les amphibiens et les oiseaux (Bowmaker, 1998, 2008).

La vision des UV

Les UV sont utilisés par une grande variété d'animaux, en passant par les poissons, les amphibiens, les reptiles, les oiseaux et même certains mammifères, pour différents rôles, comme la sélection sexuelle, la communication ou la reconnaissance. Pouvoir détecter les UV pourrait notamment étendre la fenêtre du spectre de lumière détecté, et donc acquérir plus d'informations, comme la localisation des planctons pour les poissons, ou la détection des motifs sur les plumes des oiseaux. Finalement, la vision des UV pourrait aider à discerner la lumière polarisée, ce qui aurait un rôle dans la migration des poissons et des oiseaux.

La vision des UV est permise par le photopigment SWS1 dont la longueur d'onde d'absorption maximale est de 360 à 370 nm, détectant donc les UVA (320 à 400 nm).

Les photopigments violets et UV actuels auraient donc évolué à partir de l'opsine SWS1 détectant les UV chez l'ancêtre des vertébrés. Chez les oiseaux, le spectre d'absorption de ce pigment a été déplacé vers le violet et certains lignages ont ensuite réacquis la sensibilité aux UV. Ainsi, certaines espèces nocturnes comme les chouettes, ou certaines espèces diurnes comme le poulet ne sont pas sensibles aux UV, alors que d'autres, comme le canari, y sont sensibles (Jacobs, 1992; Shi and Yokoyama, 2003).

Différentes études (Carvalho et al., 2007; Jacobs and Rowe, 2004; Shi and Yokoyama, 2003) ont permis la découverte que le déplacement du spectre d'absorption de 360nm (UV) à 390 nm (violet)

chez les oiseaux, est la conséquence des mutations de quatre sites clés dans le gène de l'opsine SWS1 : F49V, F86S, V116L et S118A.

Être sensible aux UV peut être un avantage si la lumière UV est disponible. Dans le cas contraire, déplacer le spectre dans le violet serait plus adaptatif. Mais alors pourquoi ce changement de sensibilité des UV au violet, chez les oiseaux, alors que les UV sont abondants ? Il est suggéré que les UV pourraient endommager les tissus de la rétine (Hart and Hunt, 2007; Shi and Yokoyama, 2003). Pour dévier les UV, beaucoup d'espèces, dont les humains, ont développé des pigments jaunes dans la lentille ou la cornée, et ces changements de structures pourraient être responsables du changement de spectre du photopigment. D'autres hypothèses font aussi débat, comme le potentiel de la vision du violet, qui permettrait d'augmenter la résolution de la vision des couleurs et les contrastes.

Certains oiseaux ont restauré leur sensibilité aux UV, par la mutation unique S90C (Yokoyama, 2000, 2002), localisée dans l'hélice transmembranaire II, proche du chromophore. Cette substitution semble suffisante pour expliquer le changement de spectre d'absorption dans la majorité des espèces étudiées.

L'explication de Shi et Yokoyama (2003) pour cette restauration de la sensibilité aux UV est que ces derniers seraient nécessaires pour l'orientation lors des migrations. En effet, certains gènes d'opsine, comme celui des UV, sont exprimés dans l'épiphyse chez le caméléon *Anolis carolinensis*, ces glandes sont utilisées pour réguler les hormones dans la période précédant la migration chez les oiseaux. Les photopigments UV ne seraient donc pas limités à la fonction visuelle, mais ce champ de recherche est encore très incomplet et inexploité.

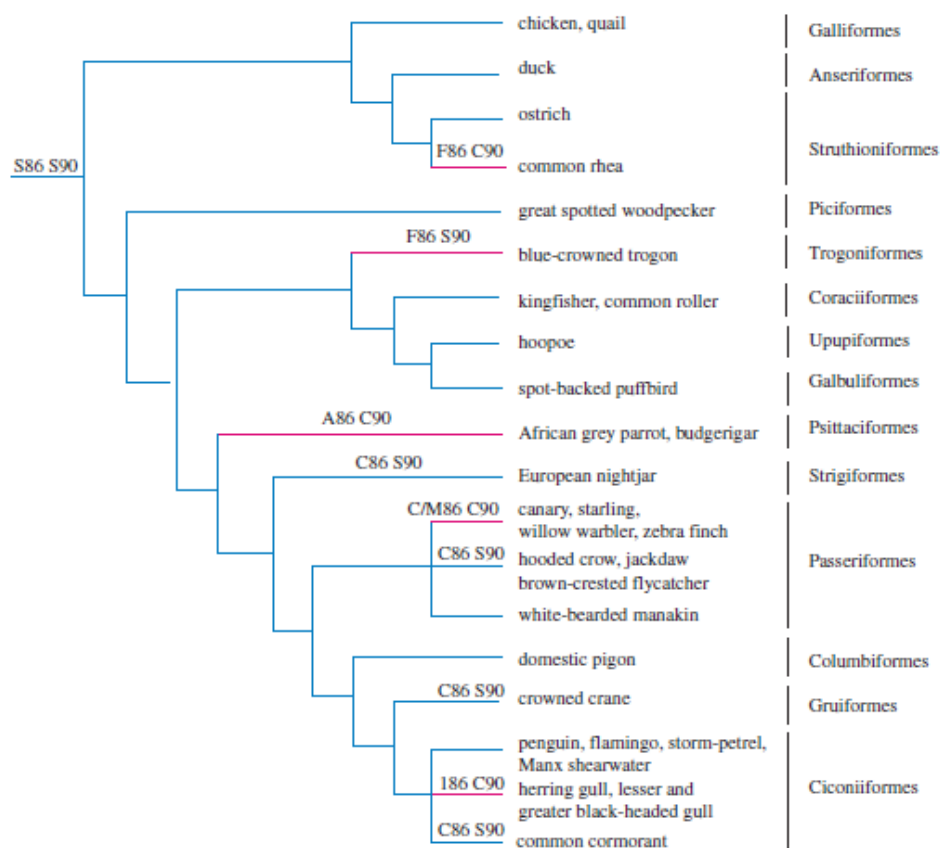


Figure 10 (Hunt et al., 2009) Relations phylogénétiques exposant la présence du photopigment SWS1 absorbant dans les UV (branches violettes) ou le violet (branches bleues) dans les espèces d'oiseaux étudiées, et les substitutions qui ont eu lieu aux sites clés 86 et 90.

Les Mammifères

Les premiers mammifères se sont séparés des autres vertébrés il y a environ 300 millions d'années et étaient, selon toute vraisemblance, petits et nocturnes. Ces connaissances ont mené au courant de pensée affirmant que les mammifères, à part les primates, n'ont pas de vision des couleurs. Cependant, la généralité est à la dichromatie, et les recherches effectuées chez les monotrèmes et les marsupiaux contredisent ces dires.

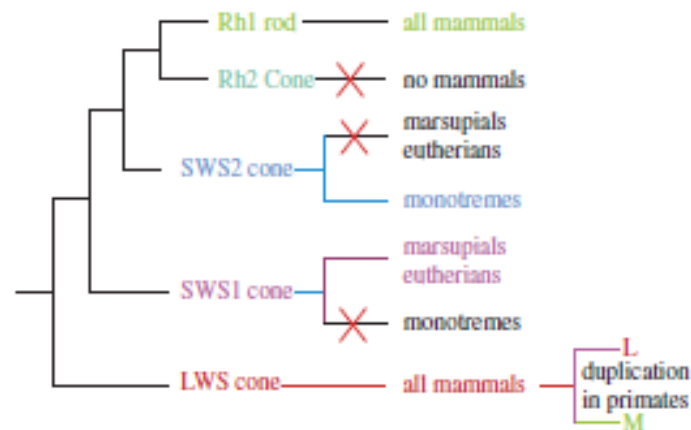


Figure 11 (Hunt et al., 2009) Résumé des différentes découvertes sur les photopigments des mammifères

Les Monotrèmes

Représentés par l'ornithorynque, les monotrèmes se sont séparés des autres mammifères vers 160 à 200 millions d'années. L'analyse de leur génome montre uniquement deux types de photopigments fonctionnels, orthologues au LWS/MWS et SWS2, absorbant vers 550 nm et 451 nm respectivement, et des gouttelettes d'huile non pigmentées. Ainsi, ils présentent une potentielle dichromatie. On retrouve aussi un exon du gène SWS1, le gène complet aurait été perdu lors de l'évolution des monotrèmes depuis leur séparation avec les autres mammifères.

Cette découverte remet en doute la dichromatie de l'ancêtre des mammifères. Celui-ci avait probablement trois types de cônes, LWS/MWS, SWS1 et SWS2, donc était potentiellement trichromate (Bowmaker, 2008; Hunt et al., 2009; Jacobs, 2009).

Les Marsupiaux

Les marsupiaux, séparés des mammifères placentaires vers 125 à 150 millions d'années, semblent posséder, pour certains, en plus de gouttelettes d'huiles non colorées, le photopigment SWS1 dans le violet ou les UV, le photopigment LWS/MWS et un photopigment absorbant vers 505 à 510 nm. Celui-ci correspondrait à un photopigment Rh2, qui semble cependant absent des études par microspectrophotométrie (Jacobs, 2009), ou un autre photopigment LWS/MWS dupliqué et modifié, comme chez certains Primates, ou encore un photopigment Rh1 exprimé dans un cône. La découverte d'un gène supplémentaire Rh1 serait en faveur d'un cône exprimant la rhodopsine. Le manque d'étude sur la question ne permet toutefois pas de conclure.

Les marsupiaux auraient donc la base de la vision trichromate. Le gène SWS2 était donc probablement présent chez l'ancêtre des mammifères, et a ensuite disparu chez l'ancêtre des marsupiaux et des euthériens (Arrese et al., 2002; Bowmaker, 2008; Hunt et al., 2009; Jacobs, 2009; Jacobs and Rowe, 2004).

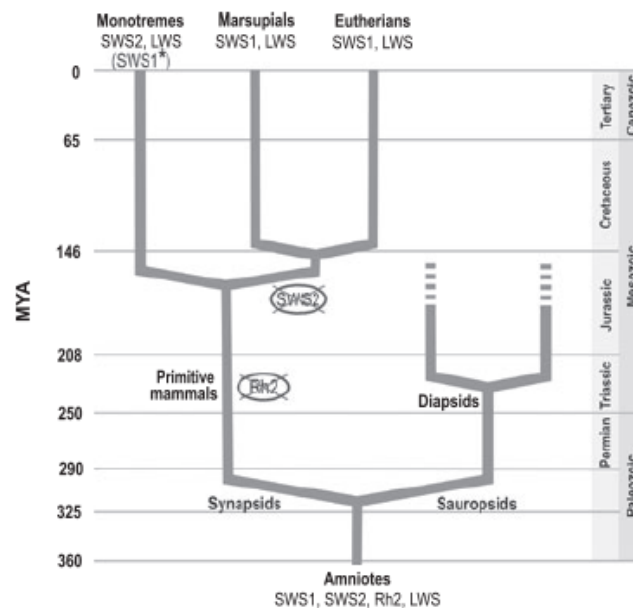


Figure 12 (Jacobs, 2009) Résumé de la phylogénie des mammifères avec les différentes pertes des photopigments

Les Mammifères euthériens, la dichromatie

Le mode de vie nocturne des premiers mammifères euthériens expliquerait la dominance des photopigments rhodopsines dans la rétine, ceci au détriment du potentiel de vision des couleurs : la perte des gouttelettes d'huiles et des opsines SWS2 et Rh2. Cette évolution a mené à une vision des couleurs très simple, la dichromatie permise par les opsines LWS/MWS et SWS1. En effet, alors que la sensibilité à la lumière faible augmente grâce au nombre élevé de bâtonnets, l'acuité visuelle des couleurs diminue. Dans ce sens, on observe chez certaines espèces nocturnes que ce système est réduit à l'extrême, menant à la monochromatie, l'absence de vision des couleurs.

Cependant, les pigments visuels SWS1 et LWS/MWS restants sont dispersés sur une gamme spectrale très large, permettant à la vision des couleurs de varier énormément parmi les différentes espèces de mammifères. En effet, le maximum d'absorption du photopigment LWS/MWS peut se trouver entre 500 et 560 nm et celui du photopigment SWS1 entre 360 et 450 nm, donc du bleu-violet aux UV. De plus, on retrouve de grandes différences dans la densité des cônes et leur distribution sans la rétine, influençant la finesse de la vision des couleurs (Bowmaker, 1998; Jacobs and Rowe, 2004).

Les Mammifères aquatiques ou nocturnes, la monochromatie

Les Cétacés et les Pinnipèdes, bien que séparés phylogénétiquement, ont tous perdu le gène SWS1, donc sont monochromates, car ils ont uniquement le photopigment LWS/MWS. L'opsine SWS1, se retrouvant sous forme de pseudogène dans leur génome, a subi des substitutions et des délétions menant à sa perte de fonction. S'il y a une pression sélective menant à cette pseudogénéisation, elle n'est pas encore connue de nos jours (Bowmaker, 2008).

La transformation en pseudogène se passerait lorsque le gène n'est plus indispensable dans l'interaction de l'organisme avec son environnement, comme observé avec les gènes codants pour les récepteurs olfactifs. On observe alors une corrélation entre cette perte de la fonction de gènes visuels et un mode de vie dans des environnements pauvre en lumière (nocturne, aquatique, sous terrain, etc.) par « relâchement » de la sélection. La perte de SWS1 chez ces différents mammifères serait des « accidents » génomiques, n'ayant pas subi de sélection purificatrice, car cette perte n'était pas une atteinte à leur survie.

Ainsi, on retrouve cette même perte du gène SWS1 chez des animaux nocturnes, comme l'Aotus ou le Galago, dont l'évènement de pseudogénéisation a eu lieu indépendamment chez les deux lignages. Cependant, l'explication du mode de vie nocturne ne semble pas la seule raison de la perte du pigment visuel, car beaucoup d'autres mammifères nocturnes l'ont conservé (Jacobs, 2009). De plus, pendant la longue période d'évolution nocturne des premiers mammifères, cette perte n'a pas eu lieu.

Perdre la vision des couleurs ne semble en aucun cas sous sélection, étant donné que voir les couleurs pendant le crépuscule, ou lorsqu'il faut fuir la journée serait avantageux. L'explication serait-elle énergétique ? La question est toujours d'actualité (Hunt et al., 2009; Jacobs, 2010; Zhao et al., 2009).

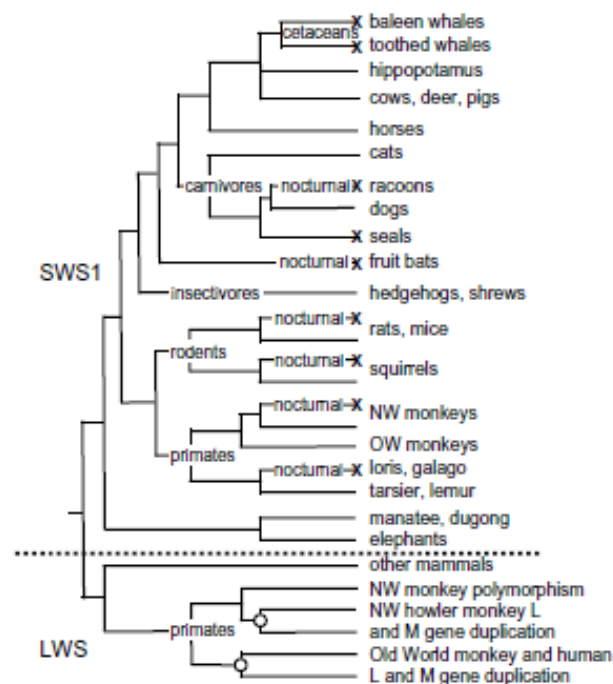


Figure 13 (Bowmaker, 2008) Arbre phylogénétique regroupant différentes espèces de mammifères étudiées pour les photopigments SWS1 et LWS/MWS. Les croix indiquent la perte fonctionnelle du photopigment SWS1 chez les espèces aquatiques ou nocturnes.

Les rongeurs et la vision UV

La sensibilité aux UV de certains rongeurs est très importante et s'avère même être parfois plus élevée qu'aux longueurs d'onde du spectre visible. Cependant, il n'existe aujourd'hui aucune preuve que la vision des UV est utilisée à des fins de choix de partenaire sexuel comme vraisemblablement chez les oiseaux. Une autre suggestion serait que l'urine de certains rongeurs possède une grande réflectance des UV. La perception des UV pourrait alors être un moyen de communication par l'urine. Mais ce mécanisme n'est pas retrouvé chez tous les rongeurs dotés de la vision UV, donc ce ne pourrait en aucun cas être une explication générale. D'autres hypothèses, comme un rôle dans le cycle circadien sont encore débattues (Jacobs, 2010).

Le changement de spectre de SWS1 entre les UV et le bleu ou le violet retrouvé chez différentes espèces de vertébrés serait dû potentiellement aux mutations de 9 acides aminés aux sites 46,49, 52,86, 90,93, 114,116 et 118 (Shi and Yokoyama, 2003). D'après différentes études moléculaires (Shi et al., 2001; Yokoyama, 2002), le changement de 7 de ces acides aminés potentiels déplace le spectre de la souris des UV à 411 nm, proche du photopigment bleu humain, par les substitutions F46T, F49L,

T52F, F86L, T93P, A114G et S118T. De même, la mutation inverse de ces 7 acides aminés chez le photopigment humain déplace le spectre à 360nm, identique au photopigment UV de la souris. Cependant, ces expériences sont effectuées in vitro et peuvent ne pas dévoiler l'entière complexité présente in vivo.

Le pigment visuel ancestral était sensible aux UV, avec la séquence FFTFSTALS aux sites clés, et les espèces ayant conservé ces 9 acides aminés ancestraux ont gardé la sensibilité aux UV, comme la souris, le rat, ou encore le caméléon. La vision UV chez les rongeurs et les oiseaux aurait donc pris place indépendamment.

Pour acquérir la sensibilité au bleu ou au violet à partir du photopigment sensible aux UV, il faut au moins deux substitutions dans les neuf acides aminés précédemment cités. En effet, ces acides aminés seraient impliqués dans la disponibilité d'une molécule d'eau nécessaire à la protonation du chromophore. Ceci nécessite au moins deux acides aminés hydrophiles pour la création de la liaison hydrogène. Par contre, comme vu précédemment, une seule substitution S90C est suffisante chez les oiseaux (Shi et al., 2001).

Ainsi, la vision des UV chez certains rongeurs, marsupiaux et chauves-souris mène à penser qu'il existe encore d'autres mammifères, pas encore étudiés, capables de voir les UV.

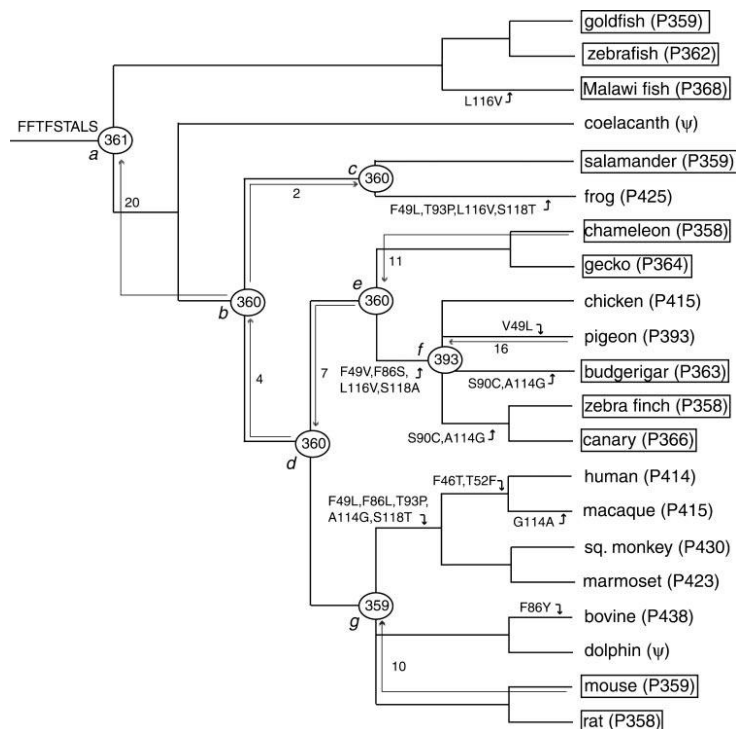


Figure 14 (Shi and Yokoyama, 2003) Arbre phylogénétique du photopigment SWS1 chez différentes espèces de vertébrés. FFTFSTALS se réfère aux acides aminés aux sites 46, 49, 52, 86, 90, 93, 114, 116, et 118 du photopigment ancestral. Les photopigments absorbants dans les UV sont encadrés. La longueur d'onde maximale d'absorption est entre parenthèses.

Les Primates et la vision rouge-vert

Les premiers primates, apparaissant vers 80 à 90 millions d'années, étaient, selon toute vraisemblance, nocturnes, comme suggéré par les observations fossiles et la comparaison avec les autres mammifères. Ils ne possédaient qu'un seul type de cône SWS1 et LWS/MWS, comme la plupart des mammifères euthériens. Ils étaient donc probablement dichromates. Ce n'est qu'ensuite que seraient apparus les primates diurnes et la trichromatie.

Chez les Strepsirrhiniens, peu étudiés, leur vision des couleurs est généralement dichromatique, comme chez le Lémur catta, ou absente, par perte de fonction du photopigment SWS1, comme chez le Galago. Quelques formes diurnes semblent tout de même avoir un polymorphisme sur le gène de l'opsine LWS/MWS lié au X, similaire aux Platyrrhiniens (voir plus loin), permettant aux femelles hétérozygotes d'avoir une potentielle trichromatie, comme chez le Propithèque (Jacobs et al., 2002). Cette découverte repousse l'apparition de la trichromatie chez les primates bien plus tôt qu'on ne le pensait. Finalement, le Aye aye fait exception, avec des expériences qui démontreraient que le maximum d'absorption du photopigment SWS1 serait dans les UV. La vision des couleurs chez les Strepsirrhiniens est donc extrêmement variée, et les connaissances acquises aujourd'hui dépendent des espèces étudiées (Heesy and Ross, 2001; Jacobs, 2008, 2009; Jacobs and Rowe, 2004; Tan and Li, 1999).

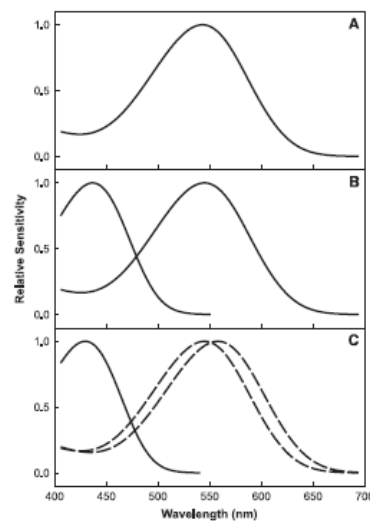


Figure 15 (Jacobs, 2008) Absorbances spectrales observées chez différents Strepsirrhiniens. (A) monochromatie, un seul photopigment LWS/MWS, (B) dichromatie, un photopigment SWS1 et un photopigment LWS/MWS et (C) potentielle trichromatie par polymorphisme du photopigment LWS/MWS (traitsillés).

Les singes du Nouveau Monde, le polymorphisme

Les Platyrrhiniens, ou singes du Nouveau Monde sont considérés majoritairement comme dichromates. Ils ont ainsi un photopigment LWS/MWS et un photopigment SWS1, comme la plupart des mammifères euthériens. Cependant, le gène LWS/MWS étant polymorphique, une femelle ayant différents allèles sur ses deux chromosomes X peut être trichromate. En effet, le gène de l'opsine LWS/MWS se trouvant sur le chromosome X, et existant sous la forme d'un locus tri-allélique, les femelles Platyrrhiniens peuvent acquérir les bases de la trichromatie si elles sont hétérozygotes. Ce polymorphisme est communément considéré comme ancien, avec une origine commune il y a plus de 20 millions d'années. Cependant, l'hypothèse d'origines multiples indépendantes est encore débattue (Boissinot et al., 1998). L'inactivation au hasard du chromosome X dans chaque cellule va ensuite mener à des classes de cônes différents. Six différents phénotypes sont donc possibles, menant à trois types de femelles hétérozygotes. Des expériences comportementales ont été menées et confirment la dichromatie des femelles homozygotes et la trichromatie des femelles hétérozygotes (Bowmaker, 1998; Jacobs, 2007, 2008, 2009; Jacobs and Rowe, 2004; Jacobs et al., 1996; Mollon et al., 1984).

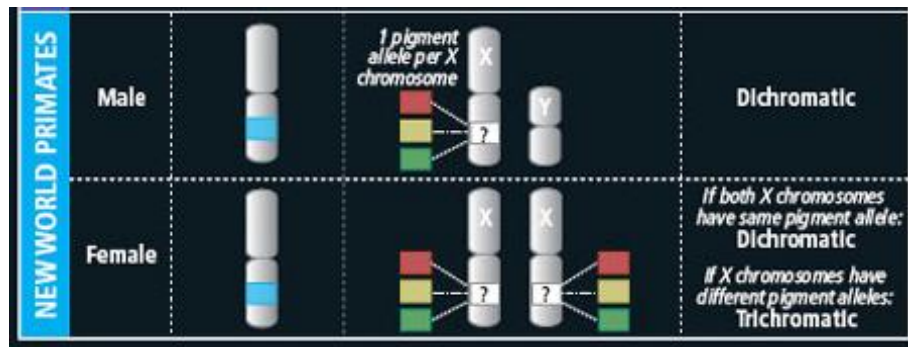


Figure 16 (Jacobs and Nathans, 2009)

Les différentes espèces ont des allèles différents, donc des photopigments LWS/MWS de sensibilités spectrales différentes. Généralement, deux différents profils émergent : trois différents types de photopigments LWS/MWS chez les Cébidiés (535, 550 et 562 nm) et chez les Callitrichidiés (543, 556 et 562 nm). Cependant, les profils sont très variables, pouvant atteindre 5 variantes, comme chez les Callicèbes.

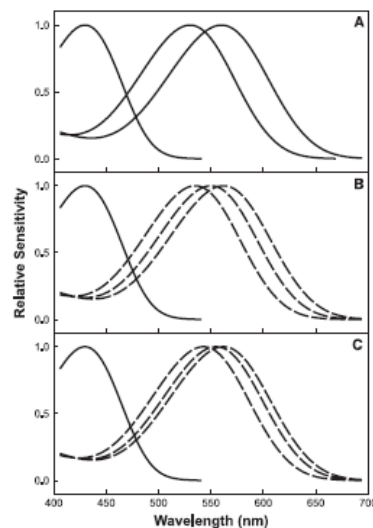


Figure 17 (Jacobs, 2008) Absorbances spectrales des photopigments retrouvés chez les Primates. (A) Trichromatie retrouvée chez les Catarrhiniens, (B) Polymorphisme des photopigments LWS/MWS des Platyrrhiniens de la famille des Cébidiés (C) et de la famille des Callitrichidiés.

Deux genres de Platyrrhiniens font cependant exception. Le genre *Aotus*, seul anthropoïde considéré comme nocturne, ne semble pas avoir les capacités de vision des couleurs en raison de la perte du gène SWS1 et l'absence de polymorphisme LWS/MWS. Le deuxième genre est l'*Alouatta*, ou singe hurleur, chez lequel les gènes des opsines sont très similaires aux Catarrhiniens, c'est-à-dire qu'il possède deux gènes LWS et MWS séparés sur le chromosome X, provenant d'un évènement de duplication probablement vers 15 millions d'années, et possède donc les bases de la trichromatie (Kainz et al., 1998).

Les singes de l'Ancien Monde, la duplication

Les Catarrhiniens, ou singes de l'Ancien Monde sont habituellement trichromates, ayant acquis un deuxième photopigment LWS/MWS d'absorption spectrale différente. Ainsi, peu après la divergence entre Platyrrhiniens et Catarrhiniens, peut-être vers 30 millions d'années, il y aurait eu duplication puis mutations du gène de l'opsine LWS/MWS, menant à deux gènes codant pour des photopigments avec un spectre d'absorption différent, appelés L et M, absorbants à environ 560 et 530 nm

respectivement. Ces deux gènes ont 98 % d'identité de séquence, ce qui appuie l'hypothèse d'une origine unique, puis d'une divergence suite à la duplication (Bowmaker, 1998; Dulai et al., 1999; Jacobs, 2009; Jacobs and Rowe, 2004).

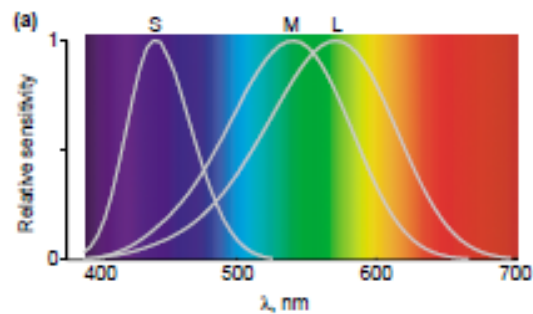


Figure 18 (Surridge et al., 2003) Absorbances spectrales des Catarrhiniens

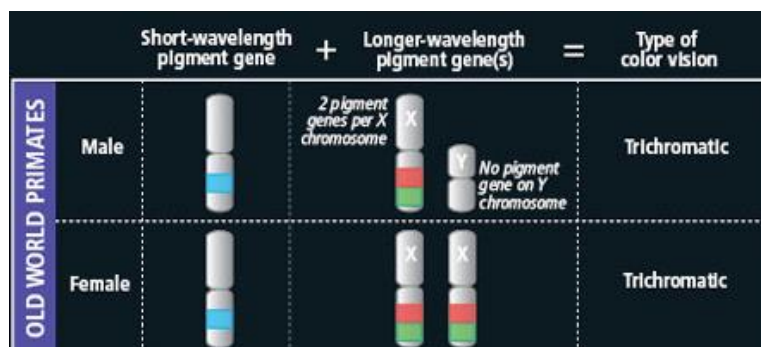


Figure 19 (Jacobs and Nathans, 2009)

La généralisation selon laquelle tous les singes de l'Ancien Monde sont trichromates n'a pas été invalidée, mais le peu d'espèces étudiées ne permet cependant pas d'en être assuré.

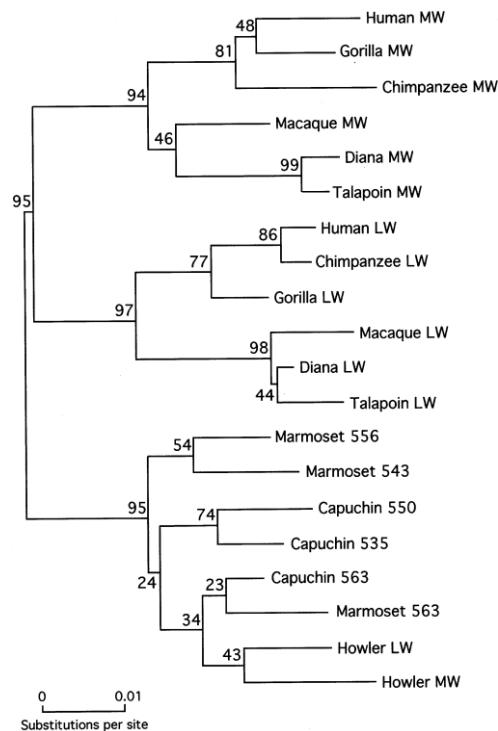


Figure 20 (Hunt et al., 1998) Arbre phylogénétique des photopigments L et M chez les singes de l'Ancien Monde, par la méthode de neighbour joining.

D'autres recherches plus récentes suggèrent un tout autre scénario. La variation allélique observée chez les singes du Nouveau Monde serait antérieure à la séparation des lignées des Catarrhiniens et Platyrrhiniens, car certaines mutations sont retrouvées dans les deux lignées et leur origine indépendante est peu probable. D'après les comparaisons des séquences des gènes d'opsines, l'ancêtre des primates était donc polymorphique, puis ce polymorphisme aurait été perdu dans différents lignages. Après la séparation des deux lignées, une femelle ancêtre des singes de l'Ancien Monde aurait subi une recombinaison non homologe menant à l'alignement des deux gènes L et M auparavant homologues, sur le chromosome X. Cet évènement aurait mené à un grand avantage sélectif menant à la disparition des autres gènes et à la fixation du chromosome X contenant les deux gènes. (Hunt et al., 1998, 2009; Jacobs, 2008; Jacobs and Nathans, 2009, 2010; Surridge et al., 2003).

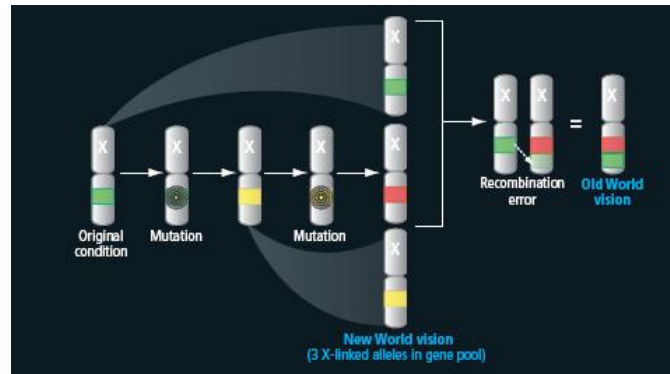


Figure 21 (Jacobs and Nathans, 2009)

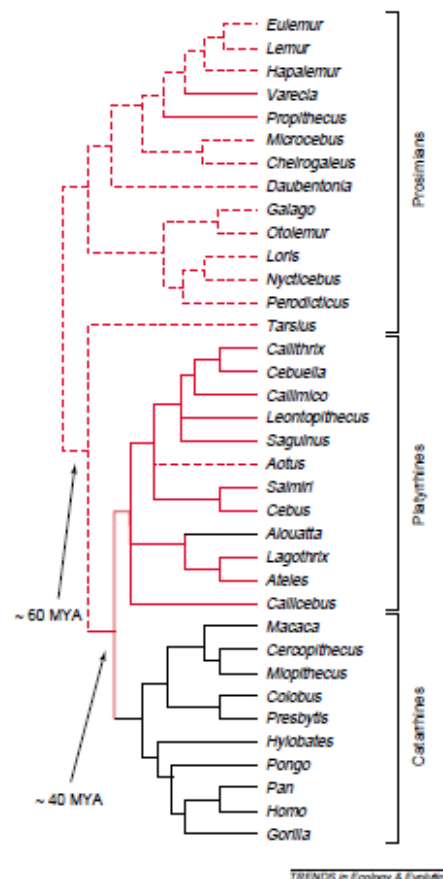


Figure 22 (Jacobs and Rowe, 2004; Surridge et al., 2003) Arbre phylogénétique des différents Primates étudiés. Mono- ou dichromatie (rouge trait tillé), trichromatie par polymorphisme (rouge) et trichromatie par duplication (noir).

La « five sites rule »

L'analyse des séquences en acide aminé des photopigments M et L de l'homme montre que, sur les 14 acides aminés qui diffèrent entre les deux pigments visuels, seuls 3 semblent impliqués dans leur séparation spectrale : S180, Y277 et T285 chez LWS et A180, F277, A285 chez MWS. Ces sites se retrouvent dans les hélices transmembranaires de la protéine, et sont en interaction avec le chromophore. Ils ont donné naissance à la théorie des « three sites rule ». Cependant, certains photopigments LWS d'autres espèces de mammifères étudiées ont aussi les substitutions H197Y et A308S qui expliquent leur déplacement spectral. Ainsi, pour expliquer toutes les différences entre les groupes LWS et MWS, il faut considérer les 5 sites 180, 197, 277, 285 et 308. Cette règle des « five sites rule » décrit bien les longueurs d'onde maximales d'absorption observées chez les mammifères, à l'exception du dauphin *Tursiops truncatus* et de l'écureuil. Ces exceptions semblent s'expliquer par l'effet synergique des acides aminés en position 180 et 197, mais pas d'explication moléculaire n'est encore trouvée à ce jour.

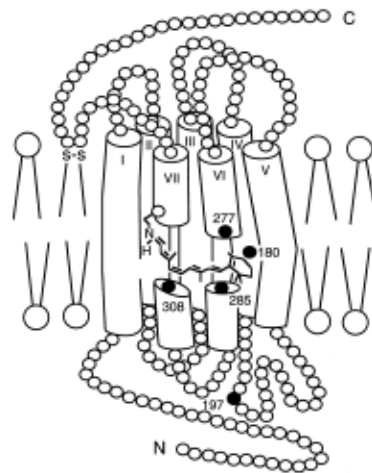


Figure 23 (Yokoyama, 2000) Location des 5 acides aminés impliqués dans le changement de spectre d'absorption entre le photopigment LWS et MWS.

D'après cette règle, le pigment visuel ancestral LWS/MWS des mammifères aurait évolué à partir d'un photopigment MWS, de longueur d'onde maximale d'absorption de 531nm, donc dans le vert, dont la séquence était S180/Y197/Y277/T285/A308, comme celui de l'écureuil. Ce résultat est renforcé par le fait que les poissons, reptiles, oiseaux et amphibiens ont généralement un photopigment LWS/MWS absorbant dans le vert. L'ancêtre des primates aurait subi des mutations menant au photopigment LWS absorbant dans le rouge, le photopigment vert (MWS) arrivant ensuite par duplication et substitutions (Bowmaker, 1998; Osorio and Vorobyev, 2008; Yokoyama, 1999, 2000, 2002, Yokoyama and Radlwimmer, 1998, 2001).

Des événements de duplication suivie de mutations, similaires aux primates, ont aussi eu lieu chez les Téléostéens et quelques reptiles, montrant une évolution convergente. Ceci suggère que seuls quelques sites dans la protéine de l'opsine LWS/MWS peuvent être mutés pour modifier l'absorption spectrale tout en gardant la fonction. En effet, l'analyse de ces photopigments par Yokoyama (1993) chez l'homme, le gecko et le poisson *Asyanax fasciatus* montre des changements uniques aux cinq sites pour les gènes LWS/MWS, ce qui montrerait une évolution indépendante identique dans les trois espèces analysées.

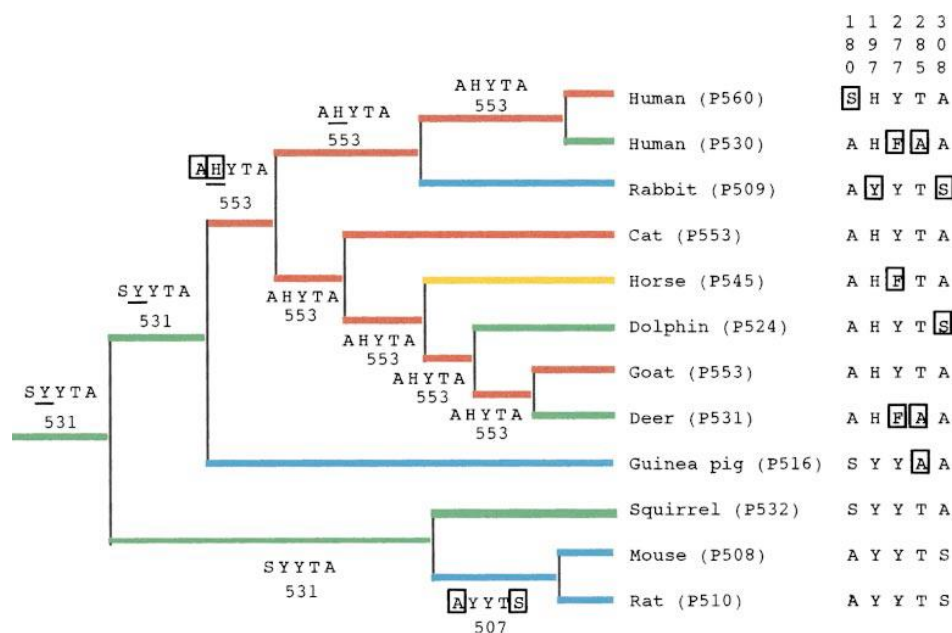


Figure 24 (Yokoyama and Radlwimmer, 1999) Arbre phylogénétique des photopigments LWS et MWS chez les mammifères selon la « five sites rule ». Le nombre en parenthèse se réfère à la longueur d'onde maximale d'absorption du pigment visuel. Les acides aminés déterminés avec moins de 90 % de probabilité sont soulignés. Les acides aminés subissant une substitution sont encadrés.

Les avantages de la trichromatie et la dichromatie

Une hypothèse très à la mode serait que l'apparition de la trichromatie chez les primates est corrélée à l'évolution des fruits colorés dans les forêts tropicales, plus spécifiquement la capacité à voir le jaune et l'orange des fruits mûrs, indiscernable du vert des feuilles pour les dichromates (Bowmaker, 1998; Jacobs, 2007; Osorio and Vorobyev, 1996; Regan et al., 2001; Sumner and Mollon, 2003; Vorobyev, 2004). Il s'ensuivrait une coévolution entre la couleur des fruits et la vision des couleurs chez les primates frugivores (Osorio and Vorobyev, 2008). Cependant, il s'avère que les fruits sont discernables du vert des feuilles même pour les dichromates, grâce aux indices de luminescence. De plus, beaucoup de fruits sont verts ou bruns à l'état de maturité et sont détectés par l'odorat ou les indices achromates (Hiwatashi et al., 2010; Melin et al., 2012). D'après une étude menée dans les forêts d'Uganda, les fruits rouge ou orange sont moins consommés par les primates que les fruits verts (Dominy et al., 2003). La valeur évolutive de cet avantage de la trichromatie aurait été surestimée. Une autre hypothèse serait que la trichromatie permet de discerner les jeunes feuilles, plus tendres et plus riches en protéines (Lucas et al., 2003). Être trichromate permettrait donc de mieux sélectionner les aliments végétaux riches en protéines, fruits et feuilles.

La dichromatie semble, quant à elle, être un avantage lors de discrimination d'objets différents par leurs textures, et non leurs couleurs (Jacobs, 1993, 2007; Saito et al., 2005). Ainsi, les dichromates auraient la capacité de voir au-delà du camouflage par les indices achromatiques. Les individus trichromates subiraient une interférence chromatique, leur vision des couleurs les empêchant d'évaluer correctement les textures. Ainsi, cela pourrait être un avantage pour détecter des prédateurs camouflés comme des serpents, et de même pour détecter des proies.

Les recherches de Dominy (2003) montrent une corrélation entre le système visuel des primates et la couleur et abondance des fruits des figuiers et des palmiers. Ceux-ci, sources riches en calcium et en lipides pour les primates, constitueraient leur nourriture lors de périodes où les fruits sont rares. Ainsi, des ressources de nourritures critiques pourraient faire pression sélective sur leurs consommateurs. Les figues et les fruits du palmier ne sont pas colorés et se distinguent mal des

feuillages. Ainsi, la dichromatie serait plus avantageuse pour les discerner. Le polymorphisme serait donc avantageux dans les régions où il y a beaucoup de ces fruits « camouflés », alors que la trichromatie définitive (par duplication, présente chez tous les individus) serait avantageuse dans les régions où ces fruits sont rares, et que les ressources en période critique sont plutôt les jeunes feuilles. Les palmiers sont des végétaux abondants des forêts tropicales du Crétacé tardif, mais à partir de l'Oligocène, leur diversité se réduit dans les régions africaines et dans le Sud-Est de l'Asie. Dans ces zones, la trichromatie définitive des Catarrhiniens aurait permis de discerner les jeunes feuilles. L'évolution de l'*Alouatta* renforce cette idée, car ce Platyrrhinien trichromate définitif mange de préférence de jeunes feuilles. L'Amérique du Sud et Madagascar ont échappé à la sécheresse et sont abondants en palmiers. Dans ces régions, les primates sont polymorphiques, les Platyrrhiniens, et les couleurs cryptiques des fruits sont reconnaissables par les dichromates.

Une autre hypothèse concerne la reconnaissance des signaux sociaux, les états émotionnels, la santé, les signaux sexuels et les menaces, d'après la couleur de la peau ou du pelage. Cependant, cela ne semble pas suffisant pour constituer une pression sélective pour la vision trichromatique, mais en serait plutôt une conséquence (Changizi et al., 2006; Melin et al., 2012).

Finalement, tout simplement, la vision trichromate permettrait une meilleure vision dans la forêt, pour détecter prédateur ou proie sur un fond vert, surtout à longue distance où l'odorat n'est pas efficace.

Des analyses montrent un modèle de sélection balancée en faveur du polymorphisme chez les singes du Nouveau Monde (Hiwatashi et al., 2010 ; Melin et al., 2012). En effet, le polymorphisme s'avère être plus grand que sous l'hypothèse de neutralité. Une explication serait que les dichromates seraient avantagés dans certaines conditions, et les trichromates dans d'autres conditions, permettant à l'espèce polymorphique de tirer avantage quel que soit les situations. En effet, les dichromates sont meilleurs pour discerner des profils basés sur la luminosité, pour détecter les objets camouflés, et les trichromates meilleurs pour rassembler la nourriture comme les fruits colorés ou les jeunes feuilles. Le groupe d'individus polymorphique en tire donc un bénéfice mutuel par association, plutôt qu'un groupe homogène.

Conclusion

Les récentes études de la vision des couleurs chez les vertébrés bouleversent les conclusions jusqu'à présent tenues pour acquises et un nombre de nouvelles hypothèses sont encore débattues. Les poissons ont un potentiel de vision des couleurs extrêmement élevé, en adaptation étroite avec leur environnement. Les oiseaux ont pour certains ré-acquis la vision des UV et son rôle est encore très débattu. Elle interviendrait probablement dans la reconnaissance, les parades sexuelles ou encore la migration.

Finalement, l'idée selon laquelle la plupart des mammifères n'ont pas de vision des couleurs s'avère être extrêmement réductrice, concernant surtout les animaux nocturnes ou aquatiques, très différents phylogénétiquement. De plus, l'interaction entre bâtonnets et cônes semble permettre une certaine discrimination des couleurs, même chez les monochromates. Ainsi, la forme la plus commune chez les mammifères serait plutôt la dichromatie. Celle-ci, bien que conférant une vision des couleurs réduite par rapport à certains oiseaux, poissons et reptiles, permet tout de même une certaine discrimination des couleurs.

L'homme, quant à lui, n'est de loin pas le meilleur en vision des couleurs, la plupart des oiseaux, poissons, reptiles et amphibiens jouissant d'une détection des couleurs plus élargie, et il n'est de loin

pas le seul des mammifères à être trichromate, rejoint par la plupart des primates et probablement des marsupiaux.

La découverte de la vision trichromate chez les Strepsirrhiniens, Catarrhiniens et Platyrrhiniens remet en doute l'origine nocturne des primates. De même, la conservation de gènes des opsines durant la longue évolution nocturne des mammifères soulève des questions sur des possibles fonctions de la protéine qui ne concerneraient pas la vision des couleurs, comme le rythme circadien. L'étude de la vision des couleurs d'un nombre toujours plus grand d'espèces de vertébrés pourrait ébranler encore d'autres conclusions et peut-être solidifier des hypothèses aujourd'hui encore très débattues.

Bibliographie

Arrese, C.A., Hart, N.S., Thomas, N., Beazley, L.D., and Shand, J. (2002). Trichromacy in Australian marsupials. *Curr. Biol.* **12**, 657–660.

Boissinot, S., Tan, Y., Shyue, S.K., Schneider, H., Sampaio, I., Neiswanger, K., Hewett-Emmett, D., and Li, W.H. (1998). Origins and antiquity of X-linked triallelic color vision systems in New World monkeys. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **95**, 13749–13754.

Bowmaker, J.K. (1998). Evolution of colour vision in vertebrates. *Eye* **12**, 541–547.

Bowmaker, J.K. (2008). Evolution of vertebrate visual pigments. *Vision Res.* **48**, 2022–2041.

Carvalho, L.S., Cowing, J.A., Wilkie, S.E., Bowmaker, J.K., and Hunt, D.M. (2007). The molecular evolution of avian ultraviolet- and violet-sensitive visual pigments. *Mol. Biol. Evol.* **24**, 1843–1852.

Carvalho, L.S., Davies, W.L., Robinson, P.R., Bowmaker, J.K., and Hunt, D.M. (2008). Origin of the Blue-Sensitive Visual Pigment in Primates: Site 86 Revisited. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.* **49**, 3247–3247.

Changizi, M.A., Zhang, Q., and Shimojo, S. (2006). Bare skin, blood and the evolution of primate colour vision. *Biol. Lett.* **2**, 217–221.

Collin, S.P., Knight, M.A., Davies, W.L., Potter, I.C., Hunt, D.M., and Trezise, A.E.O. (2003). Ancient colour vision: multiple opsin genes in the ancestral vertebrates. *Curr. Biol.* **13**, R864–R865.

Deeb, S.S., Jorgensen, A.L., Battisti, L., Iwasaki, L., and Motulsky, A.G. (1994). Sequence divergence of the red and green visual pigments in great apes and humans. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **91**, 7262–7266.

Dominy, N.J., and Lucas, P.W. (2001). Ecological importance of trichromatic vision to primates. *Nature* **410**, 363–366.

Dominy, N.J., Svenning, J.-C., and Li, W.-H. (2003). Historical contingency in the evolution of primate color vision. *J. Hum. Evol.* **44**, 25–45.

Dulai, K.S., Bowmaker, J.K., Mollon, J.D., and Hunt, D.M. (1994). Sequence divergence, polymorphism and evolution of the middle-wave and long-wave visual pigment genes of great apes and old world monkeys. *Vision Res.* **34**, 2483–2491.

- Dulai, K.S., von Dornum, M., Mollon, J.D., and Hunt, D.M. (1999). The evolution of trichromatic color vision by opsin gene duplication in New World and Old World primates. *Genome Res.* 9, 629–638.
- Gegenfurtner, K.R., and Kiper, D.C. (2003). COLOR VISION. *Annu. Rev. Neurosci.* 26, 181–206.
- Hart, N.S., and Hunt, D.M. (2007). Avian visual pigments: characteristics, spectral tuning, and evolution. *Am. Nat.* 169 Suppl 1, S7–26.
- Heesy, C.P., and Ross, C.F. (2001). Evolution of activity patterns and chromatic vision in primates: morphometrics, genetics and cladistics. *J. Hum. Evol.* 40, 111–149.
- Hiwatashi, T., Okabe, Y., Tsutsui, T., Hiramatsu, C., Melin, A.D., Oota, H., Schaffner, C.M., Aureli, F., Fedigan, L.M., Innan, H., et al. (2010). An Explicit Signature of Balancing Selection for Color-Vision Variation in New World Monkeys. *Mol. Biol. Evol.* 27, 453–464.
- Hunt, D.M., Dulai, K.S., Cowing, J.A., Julliot, C., Mollon, J.D., Bowmaker, J.K., Li, W.-H., and Hewett-Emmett, D. (1998). Molecular evolution of trichromacy in primates. *Vision Res.* 38, 3299–3306.
- Hunt, D.M., Carvalho, L.S., Cowing, J.A., and Davies, W.L. (2009). Evolution and spectral tuning of visual pigments in birds and mammals. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 364, 2941–2955.
- Jacobs, G.H. (1986). Color vision variations in non-human primates. *Trends Neurosci.* 9, 320–323.
- Jacobs, G.H. (1992). Ultraviolet Vision in Vertebrates. *Am. Zool.* 32, 544–554.
- Jacobs, G.H. (1993). THE DISTRIBUTION AND NATURE OF COLOUR VISION AMONG THE MAMMALS. *Biol. Rev.* 68, 413–471.
- Jacobs, G.H. (1996). Primate photopigments and primate color vision. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 93, 577–581.
- Jacobs, G.H. (2007). New World Monkeys and Color. *Int. J. Primatol.* 28, 729–759.
- Jacobs, G.H. (2008). Primate color vision: A comparative perspective. *Vis. Neurosci.* 25, 619.
- Jacobs, G.H. (2009). Evolution of colour vision in mammals. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 364, 2957–2967.
- Jacobs, G.H. (2010). The Verriest Lecture 2009: Recent progress in understanding mammalian color vision: The Verriest Lecture. *Ophthalmic Physiol. Opt.* 30, 422–434.
- Jacobs, G.H., and Nathans, J. (2009). The Evolution of Primate Color Vision. *Sci. Am.* 300, 56–63.
- Jacobs, G.H., and Nathans, J. (2010). L'évolution de la vision des couleurs chez les primates.

Jacobs, G.H., and Rowe, M.P. (2004). Evolution of vertebrate colour vision. *Clin. Exp. Optom.* 87, 206–216.

Jacobs, G.H., Neitz, M., Deegan, J.F., and Neitz, J. (1996). Trichromatic colour vision in New World monkeys. *Nature* 382, 156–158.

Jacobs, G.H., Deegan, J.F., Tan, Y., and Li, W.-H. (2002). Opsin gene and photopigment polymorphism in a prosimian primate. *Vision Res.* 42, 11–18.

Kainz, P.M., Neitz, J., and Neitz, M. (1998). Recent evolution of uniform trichromacy in a New World monkey. *Vision Res.* 38, 3315–3320.

Kelber, A., Vorobyev, M., and Osorio, D. (2003). Animal colour vision—behavioural tests and physiological concepts. *Biol. Rev.* 78, 81–118.

Lucas, P.W., Dominy, N.J., Riba-Hernandez, P., Stoner, K.E., Yamashita, N., Loria-Calderón, E., Petersen-Pereira, W., Rojas-Durán, Y., Salas-Pena, R., Solis-Madrigal, S., et al. (2003). Evolution and function of routine trichromatic vision in primates. *Evol. Int. J. Org. Evol.* 57, 2636–2643.

Maximov, V.V. (2000). Environmental factors which may have led to the appearance of colour vision. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 355, 1239–1242.

Melin, A.D., Hiramatsu, C., Fedigan, L.M., Schaffner, C.M., Aureli, F., and Kawamura, S. (2012). Polymorphism and Adaptation of Primate Colour Vision. In *Evolutionary Biology: Mechanisms and Trends*, P. Pontarotti, ed. (Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg), pp. 225–241.

Mollon, J.D. (1989). “Tho’she kneel’d in that place where they grew...” The uses and origins of primate colour vision. *J. Exp. Biol.* 146, 21–38.

Mollon, J.D., Bowmaker, J.K., and Jacobs, G.H. (1984). Variations of colour vision in a New World primate can be explained by polymorphism of retinal photopigments. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 222, 373–399.

Nathans, J., Thomas, D., and Hogness, D.S. (1986). Molecular genetics of human color vision: the genes encoding blue, green, and red pigments. *Science* 232, 193–202.

Nei, M., Zhang, J., and Yokoyama, S. (1997). Color vision of ancestral organisms of higher primates. *Mol. Biol. Evol.* 14, 611–618.

Neitz, J., Carroll, J., and Neitz, M. (2001). Almost Reason Enough for Having Eyes. *Opt. Photonics News* 27.

Okano, T., Kojima, D., Fukada, Y., Shichida, Y., and Yoshizawa, T. (1992). Primary structures of chicken cone visual pigments: vertebrate rhodopsins have evolved out of cone visual pigments. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 89, 5932–5936.

Osorio, D., and Vorobyev, M. (1996). Colour vision as an adaptation to frugivory in primates. *Proc. Biol. Sci.* 263, 593–599.

- Osorio, D., and Vorobyev, M. (2008). A review of the evolution of animal colour vision and visual communication signals. *Vision Res.* 48, 2042–2051.
- Osorio, D., Smith, A.C., Vorobyev, M., Buchanan-Smith, H.M., and Ryan, A.E.M.J. (2004). Detection of Fruit and the Selection of Primate Visual Pigments for Color Vision. *Am. Nat.* 164, 696–708.
- Peichl, L. (2005). Diversity of mammalian photoreceptor properties: Adaptations to habitat and lifestyle? *Anat. Rec. A. Discov. Mol. Cell. Evol. Biol.* 287A, 1001–1012.
- Pichaud, F., Briscoe, A., and Desplan, C. (1999). Evolution of color vision. *Curr. Opin. Neurobiol.* 9, 622–627.
- Regan, B.C., Julliot, C., Simmen, B., Vienot, F., Charles-Dominique, P., and Mollon, J.D. (2001). Fruits, foliage and the evolution of primate colour vision. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 356, 229–283.
- Saito, A., Mikami, A., Kawamura, S., Ueno, Y., Hiramatsu, C., Widayati, K.A., Suryobroto, B., Teramoto, M., Mori, Y., Nagano, K., et al. (2005). Advantage of dichromats over trichromats in discrimination of color-camouflaged stimuli in nonhuman primates. *Am. J. Primatol.* 67, 425–436.
- Shi, Y., and Yokoyama, S. (2003). Molecular analysis of the evolutionary significance of ultraviolet vision in vertebrates. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100, 8308–8313.
- Shi, Y., Radlwimmer, F.B., and Yokoyama, S. (2001). Molecular genetics and the evolution of ultraviolet vision in vertebrates. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 98, 11731–11736.
- Shyue, S.K., Hewett-Emmett, D., Sperling, H.G., Hunt, D.M., Bowmaker, J.K., Mollon, J.D., and Li, W.H. (1995). Adaptive evolution of color vision genes in higher primates. *Science* 269, 1265–1267.
- Sumner, P., and Mollon, J.D. (2003). Did primate trichromacy evolve for frugivory or folivory. *Norm. Defective Colour Vis.* 21–30.
- Surridge, A.K., Osorio, D., and Mundy, N.I. (2003). Evolution and selection of trichromatic vision in primates. *Trends Ecol. Evol.* 18, 198–205.
- Tan, Y., and Li, W.H. (1999). Trichromatic vision in prosimians. *Nature* 402, 36.
- Vorobyev, M. (2004). Ecology and evolution of primate colour vision. *Clin. Exp. Optom.* 87, 230–238.
- Yokoyama, S. (1999). Molecular bases of color vision in vertebrates. *Genes Genet. Syst.* 74, 189–199.
- Yokoyama, S. (2000). Molecular evolution of vertebrate visual pigments. *Prog. Retin. Eye Res.* 19, 385–419.
- Yokoyama, S. (2002). Molecular evolution of color vision in vertebrates. *Gene* 300, 69–78.

Yokoyama, S., and Radlwimmer, F.B. (1998). The “ five-sites” rule and the evolution of red and green color vision in mammals. *Mol. Biol. Evol.* *15*, 560–567.

Yokoyama, S., and Radlwimmer, F.B. (1999). The Molecular Genetics of Red and Green Color Vision in Mammals. *Genetics* *153*, 919–932.

Yokoyama, S., and Radlwimmer, F.B. (2001). The molecular genetics and evolution of red and green color vision in vertebrates. *Genetics* *158*, 1697–1710.

Yokoyama, S., Starmer, W.T., and Yokoyama, R. (1993). Paralogous origin of the red- and green-sensitive visual pigment genes in vertebrates. *Mol. Biol. Evol.* *10*, 527–538.

Zhao, H., Rossiter, S.J., Teeling, E.C., Li, C., Cotton, J.A., and Zhang, S. (2009). The evolution of color vision in nocturnal mammals. *Proc. Natl. Acad. Sci.* *106*, 8980–8985.

Illustration Figure 1: *L'éclairage* : <http://sitada.free.fr/0300eclairage.htm>