

Brèves

Une lueur dans la nuit : le tapetum lucidum

VEE S, BARCLAY G, LENTS NH. The glow of the night: The tapetum lucidum as a co-adaptation for the inverted retina. *Bioessays*, 2022 Aug 26: e2200003 [ePub ahead of print]

Le monde animal comporte une variété étonnante de types d'yeux qui ont évolué indépendamment dans au moins dix classes distinctes [1]. Les yeux des vertébrés descendent cependant tous d'un ancêtre commun, le "proto-œil", apparu pour la première fois lors de la diversification cambrienne, il y a environ 540 millions d'années alors que la vie n'existait que dans les océans. Les premiers proto-yeux étaient plats, situés sur la surface externe du corps. Ils se sont ensuite invaginés en cuvettes multicellulaires. Ces organes de détection de la lumière ont bien sûr évolué et se sont développés rapidement, poussés par l'énorme avantage sélectif apporté par cette forme unique de sensation-perception [2]. La puissance des systèmes visuels animaux résulte probablement d'une sorte de course aux armements dans l'évolution des prédateurs comme de leurs proies [3].

L'œil le plus sophistiqué est l'œil de type caméra des vertébrés et des céphalopodes (calmars, pieuvres...), comportant une ouverture, une lentille et une surface photosensible bidimen-

sionnelle dans laquelle l'information visuelle est transmise au système nerveux central par un nerf optique. Dans un exemple remarquable d'évolution convergente, l'œil caméra a évolué indépendamment dans ces deux lignées. Si les deux types d'yeux sont presque identiques dans leur concept, ils recèlent de profondes différences structurelles, biochimiques et génétiques qui révèlent leurs origines indépendantes [4].

L'une des différences structurelles majeures entre l'œil des vertébrés et celui des céphalopodes est l'orientation des photorécepteurs dans la rétine [5]. Alors que les photorécepteurs des céphalopodes sont orientés vers l'ouverture, ceux des vertébrés sont orientés à l'opposé de la lumière entrante : la rétine des vertébrés est dite "inversée" (**fig. 1**). Cette disposition nécessite une accommodation histologique pour permettre aux photons de traverser plusieurs couches de tissu avant d'atteindre les récepteurs. Pire encore, la rétine inversée impose l'existence de la papille optique, où les axones des photorécepteurs convergent pour former le nerf optique associé à une "tache aveugle" qui contrarie tous les vertébrés jusqu'à aujourd'hui ! Cette disposition inversée semble optiquement médiocre par rapport à la disposition directe. Elle augmente la dispersion des photons, ce qui réduit *in fine* la précision des images. La rétine des céphalopodes n'a pas de papille et les photorécepteurs peuvent se regrouper plus étroitement, permettant une absorption maximale de la lumière incidente. Pourtant, la disposition inversée permet aux photorécepteurs de bénéficier de l'infrastructure de l'épithélium pigmentaire et de la choriocapillaire qui sont immédiatement sous-jacents, ce qui constitue un avantage physiologique.

Certains vertébrés possèdent une structure connue sous le nom de *tapetum lucidum* derrière leur rétine. Cette structure cristalline renvoie la lumière vers l'avant de l'œil et explique les yeux brillants de certains animaux lorsqu'ils sont éclairés la nuit [6]. Cette adaptation se retrouve chez une variété d'animaux terrestres principalement nocturnes et d'animaux aquatiques vivant dans des eaux troubles ou profondes. La réflexion de la lumière par le *tapetum lucidum* facilite la perception visuelle dans des conditions de faible éclairage. Elle permet dans une certaine mesure de compenser l'inversion de la rétine.

Les auteurs de cet article publié en août dans *Bioessays* expliquent ces notions d'évolution et montrent qu'il existe plusieurs types de *tapeta lucida*, dont la structure et la composition chimique varient considérablement, ce qui indique là aussi une évolution convergente de cette structure chez différentes espèces (**fig. 2**).

Bon nombre des caractéristiques oculaires qui ont évolué au cours de la période du Cambrien ont été conservées chez les animaux actuels, même si au cours des millions d'années d'évolution certaines lignées de vertébrés sont passées d'envi-

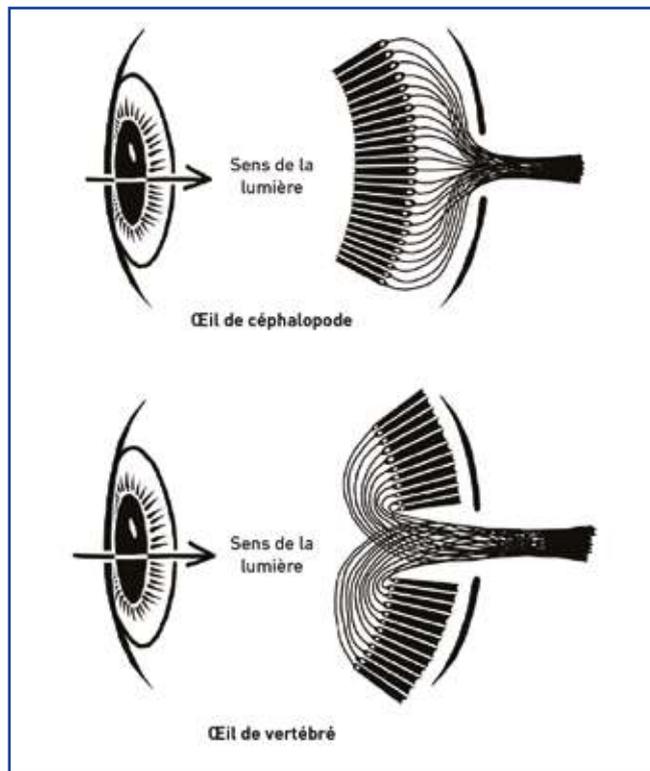


Fig. 1 : Aspects comparés des yeux de céphalopodes avec une disposition directe et des yeux des vertébrés avec une disposition inversée (d'après Vee S et al. *Bioessays*, 2022 Aug).

Brèves

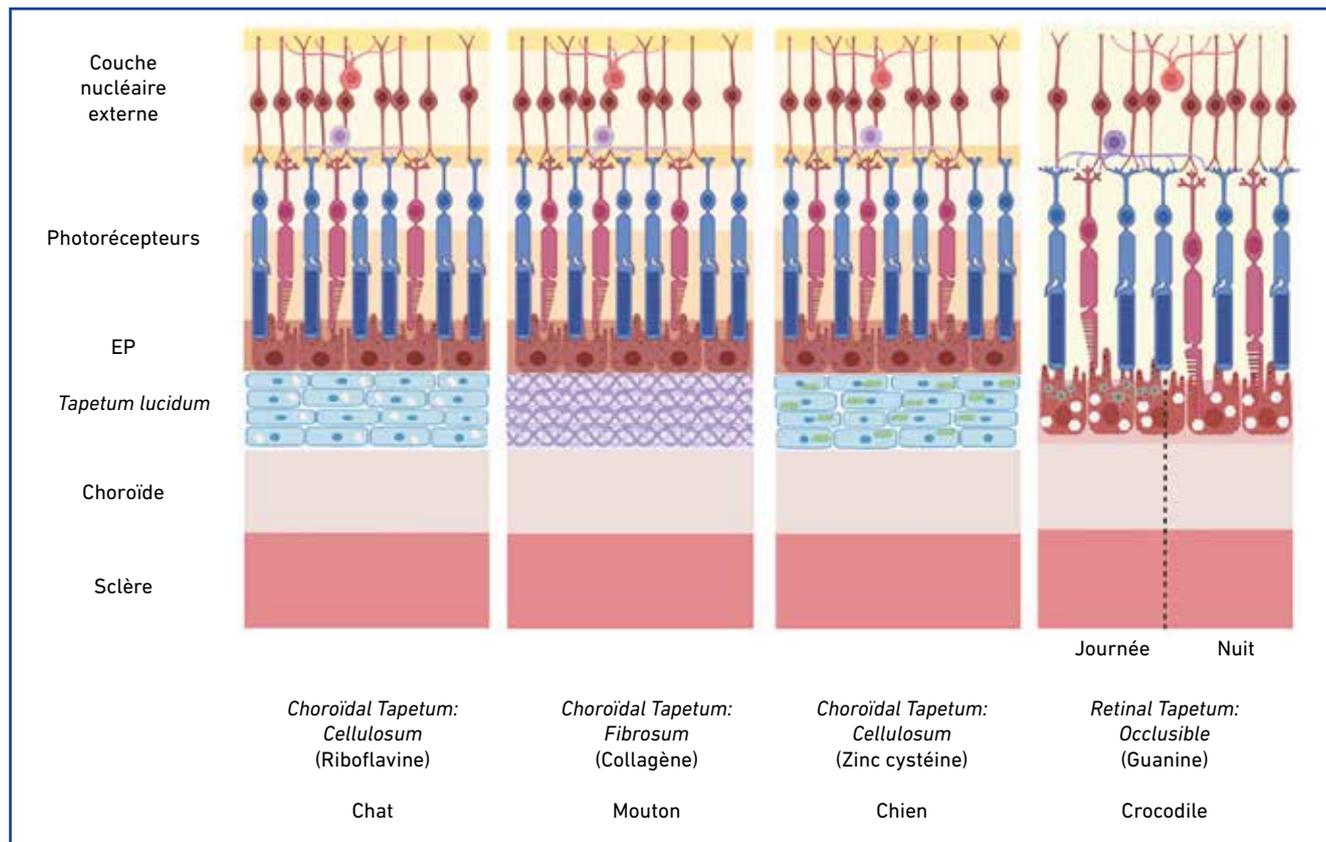


Fig. 2 : Les tapeta lucida des chats, des moutons, des chiens et des crocodiles ont eu des évolutions séparées mais convergentes (d'après Vee S et al. Bioessays, 2022 Aug).

ronnements sous-marins peu lumineux à des habitats terrestres exposés à la lumière dans un spectre de longueurs d'onde plus large et à une intensité beaucoup plus élevée. L'œil s'est adapté à son tour.

Chez les mammifères, les tapeta lucida sont généralement réservés aux carnivores nocturnes, ce qui souligne le principe selon lequel la vision nocturne est plus cruciale pour les carnivores que pour les herbivores. En effet, l'une des spécialisations visuelles vitales pour de nombreux herbivores est la discrimination précise des longueurs d'onde, c'est-à-dire la vision des couleurs, plus efficace dans des conditions d'éclairage abondant, car les cônes sensibles aux couleurs subissent plus de "bruit" dans leurs voies de transduction du signal, ce qui oblige la plupart des vertébrés à utiliser leurs bâtonnets dans des conditions de faible luminosité [7].

Les tapeta lucida les plus développés du règne animal sont peut-être ceux des crocodiliens. Ces espèces ont un odorat très développé mais elles utilisent une stratégie de chasse à l'affût qui dépend fortement de la vision. De plus, la plupart des crocodiliens se bouchent les narines lorsqu'ils sont sous l'eau, ce qui les prive totalement d'olfaction. Ainsi, leur stratégie de chasse

nocturne dans les eaux troubles fait de la vision nocturne une adaptation clé et cette fonction est considérablement facilitée par leur tapetum lucidum qui varie suivant la luminosité ambiante.

Les auteurs concluent que le tapetum lucidum apparaît comme une adaptation visant à compenser le caractère optiquement "sous-optimal" de la rétine inversée des vertébrés. Ce tapetum réfléchit la lumière vers l'avant, donnant aux photons incidents une "seconde chance" de rencontrer un photorécepteur, ce qui améliore considérablement la photosensibilité rétinienne dans les conditions de faible luminosité. On ajoutera que les êtres humains n'ont pas de tapetum lucidum, ce qui est cohérent avec notre mode de vie plutôt diurne et même notre alimentation plutôt herbivore ! La réflexion des flashes photographiques provoque quand même un certain reflet rouge du fond d'œil, en grande partie associé à la réflexion de la lumière sur les vaisseaux choroïdiens.

BIBLIOGRAPHIE

1. NILSSON DE. The diversity of eyes and vision. *Annu Rev Vis Sci*, 2021;7:19-41.

2. LAMB TD, COLLIN SP, PUGH EN. Evolution of the vertebrate eye: Opsins, photoreceptors, retina and eye cup. *Nature Rev Neurosci*, 2007;8:960-976.
3. LÓPEZ-VILLALTA JS. Testing the predation-diversification hypothesis for the Cambrian—Ordovician radiation. *Paleontol Res*, 2016;20:312-321.
4. YOSHIDA MA, OGURA A, IKEO K *et al.* Molecular evidence for convergence and parallelism in evolution of complex brains of cephalopod molluscs: Insights from visual systems. *Integr Comp Biol*, 2015;55:1070-1083.
5. YOUNG JZ. The retina of cephalopods and its degeneration after optic nerve section. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 1962;245:1-18.
6. OLLIVIER FJ, SAMUELSON DA, BROOKS DE *et al.* Comparative morphology of the tapetum lucidum (among selected species). *Vet Ophthalmol*, 2004;7:11-22.
7. KELBER A, YOVANOVICH C, OLSSON P. Thresholds and noise limitations of colour vision in dim light. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2017;372:20160065.

Un antidépresseur pour traiter l'atrophie géographique ?

AMBATI M, APICELLA I, WANG SB *et al.* Identification of fluoxetine as a direct NLRP3 inhibitor to treat atrophic macular degeneration. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2021;118:e2102975118.

La forme atrophique de la dégénérescence maculaire liée à l'âge (atrophie géographique) touche près de 200 millions de personnes dans le monde avec une intrication plus ou moins importante avec les formes exsudatives de la maladie. Malgré des dizaines d'essais cliniques réalisés depuis deux décennies, aucun traitement n'a encore prouvé son efficacité, même pour ralentir le processus d'atrophie de l'épithélium pigmenté (EP) et des photorécepteurs en regard [1].

Dans l'atrophie géographique, la perte de vision est associée à des lésions de l'EP et des macrophages [2]. La mort des cellules de l'EP est due en partie à l'accumulation d'ARN Alu, qui est un transcrit non codant d'un rétrotransposon humain [3]. Les rétrotransposons correspondent à des séquences d'ADN endogènes capables de se déplacer et surtout de se multiplier dans le génome de l'hôte, donnant naissance à des séquences répétées dispersées ; l'ARN des rétrotransposons peut être rétrotranscrit en ADN. Cet ARN Alu est cytotoxique et active le NLRP3-ASC (*nucleotide-binding domain, leucine-rich repeat receptor, and pyrin domain-containing protein 3*). L'activation de cet inflammasome se produit tant dans les cellules de l'EP que dans les macrophages et entraîne la mort des cellules rétinienne.

Dans cet article publié en octobre 2021, les auteurs montrent que la fluoxétine, vendue en France sous la dénomination de Prozac®, un médicament ayant une AMM pour le traitement de la dépression, inhibe l'activation de l'inflammasome NLRP3-ASC et la libération de cytokines inflammatoires dans les cellules de l'EP et les macrophages. Les auteurs montrent également que chez la souris, la fluoxétine administrée en intravitréen, contrairement à plusieurs autres antidépresseurs, réduit la dégénérescence de l'EP déclenchée par l'ARN Alu. Enfin, en analysant deux bases de données d'assurance maladie comprenant plus de 100 millions d'Américains, ils remarquent une réduction du risque de développer une atrophie géographique chez les patients souffrant de dépression et traités par la fluoxétine.

Ces éléments incitent tout au moins à considérer la fluoxétine comme un candidat potentiel pour le traitement de l'atrophie géographique avec une protection de l'épithélium pigmentaire et une diminution de l'inflammation.

BIBLIOGRAPHIE

1. MITCHELL P, LIEW G, GOPINATH B *et al.* Age-related macular degeneration. *Lancet*, 2018;392:1147-1159.
2. AMBATI J, FOWLER BJ. Mechanisms of age-related macular degeneration. *Neuron*, 2012;75:26-39.
3. KANEKO H, DRIDI S, TARALLO V *et al.* DICER1 deficit induces Alu RNA toxicity in age-related macular degeneration. *Nature*, 2011;471:325-330.

Remerciements au Dr Marie-Paule Leroy, La Madeleine (59), qui nous a signalé la publication de cet article.



T. DESMETTRE

Centre de rétinologie médicale, MARQUETTE-LEZ-LILLE.