



Open Archive TOULOUSE Archive Ouverte (OATAO)

OATAO is an open access repository that collects the work of Toulouse researchers and makes it freely available over the web where possible.

This is an author-deposited version published in : <http://oatao.univ-toulouse.fr/Eprints> ID : 17702

To cite this version :

Pène, Camille. *Étude de la perception des couleurs chez les chimpanzés (Pan troglodytes) : discrimination et préférences des couleurs, mises en évidence par différents exercices basiques sur écran tactile*. Thèse d'exercice, Médecine vétérinaire, Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse - ENVT, 2016

Any correspondence concerning this service should be sent to the repository administrator: staff-oatao@inp-toulouse.fr.

ETUDE DE LA PERCEPTION DES COULEURS CHEZ LES CHIMPANZÉS (*PAN TROGLODYTES*) : DISCRIMINATION ET PRÉFÉRENCE DES COULEURS, MISE EN ÉVIDENCE À L'AIDE DE DIFFÉRENTS EXERCICES BASIQUES SUR ÉCRAN TACTILE

THESE
pour obtenir le grade de
DOCTEUR VÉTÉRINAIRE

DIPLOME D'ÉTAT

*présentée et soutenue publiquement
devant l'Université Paul-Sabatier de Toulouse*

par

PÈNE Camille

Née, le 4 novembre 1990 à Toulouse
(31) _____

Directeur de thèse : M. le Professeur Alain REGNIER
En collaboration avec : M. le Professeur Tetsuro MATSUZAWA

JURY

PRESIDENT :

M. Pierre FOURNIE

Professeur à l'Université Paul-Sabatier de TOULOUSE

ASSESEURS :

M. Alain REGNIER

Mme Nathalie BOURGES-ABELLA

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

Ministère de l'Agriculture de l'Agroalimentaire et de la Forêt
ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE TOULOUSE

Directrice : **Madame Isabelle CHMITELIN**

PROFESSEURS CLASSE EXCEPTIONNELLE

- M. **AUTEFAGE André**, *Pathologie chirurgicale*
- Mme **CLAUW Martine**, *Pharmacie-Toxicologie*
- M. **CONCORDET Didier**, *Mathématiques, Statistiques, Modélisation*
- M. **DELVERDIER Maxence**, *Anatomie Pathologique*
- M. **ENJALBERT Francis**, *Alimentation*
- M. **FRANC Michel**, *Parasitologie et Maladies parasitaires*
- M. **MILON Alain**, *Microbiologie moléculaire*
- M. **MARTINEAU Guy**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*
- M. **PETIT Claude**, *Pharmacie et Toxicologie*
- M. **REGNIER Alain**, *Physiopathologie oculaire*
- M. **SCHELCHER François**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*

PROFESSEURS 1° CLASSE

- M. **BERTAGNOLI Stéphane**, *Pathologie infectieuse*
- M. **BERTHELOT Xavier**, *Pathologie de la Reproduction*
- M. **BOUSQUET-MELOU Alain**, *Physiologie et Thérapeutique*
- Mme **CHASTANT-MAILLARD Sylvie**, *Pathologie de la Reproduction*
- M. **DUCOS Alain**, *Zootechne*
- M. **FOUCRAS Gilles**, *Pathologie des ruminants*
- Mme **GAYRARD-TROY Véronique**, *Physiologie de la Reproduction, Endocrinologie*
- Mme **HAGEN-PICARD, Nicole**, *Pathologie de la reproduction*
- M. **LEFEBVRE Hervé**, *Physiologie et Thérapeutique*
- M. **MEYER Gilles**, *Pathologie des ruminants*
- M. **SANS Pierre**, *Productions animales*
- Mme **TRUMEL Catherine**, *Biologie Médicale Animale et Comparée*

PROFESSEURS 2° CLASSE

- M. **BAILLY Jean-Denis**, *Hygiène et Industrie des aliments*
- Mme **BENARD Geneviève**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
- Mme **BOURGES-ABELLA Nathalie**, *Histologie, Anatomie pathologique*
- M. **BRUGERE Hubert**, *Hygiène et Industrie des aliments d'Origine animale*
- M. **GUERRE Philippe**, *Pharmacie et Toxicologie*
- M. **GUERIN Jean-Luc**, *Aviculture et pathologie aviaire*
- M. **JACQUIET Philippe**, *Parasitologie et Maladies Parasitaires*
- M. **LIGNEREUX Yves**, *Anatomie*
- M. **PICAVET Dominique**, *Pathologie infectieuse*

PROFESSEURS CERTIFIES DE L'ENSEIGNEMENT AGRICOLE

- Mme **MICHAUD Françoise**, *Professeur d'Anglais*
- M. **SEVERAC Benoît**, *Professeur d'Anglais*

MAITRES DE CONFERENCES HORS CLASSE

- M. **BERGONIER Dominique**, *Pathologie de la Reproduction*
- Mme **BOUCLAINVILLE-CAMUS Christelle**, *Biologie cellulaire et moléculaire*
- Mme **BOULLIER Séverine**, *Immunologie générale et médicale*
- Mme **CADIERGUES Marie-Christine**, *Dermatologie*
- Mme **DIQUELOU Armelle**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
- M. **DOSSIN Olivier**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
- M. **JOUGLAR Jean-Yves**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*
- Mme **LETRON-RAYMOND Isabelle**, *Anatomie pathologique*
- M. **LYAZRHI Faouzi**, *Statistiques biologiques et Mathématiques*
- M. **MATHON Didier**, *Pathologie chirurgicale*
- Mme **PRIYMENKO Nathalie**, *Alimentation*

MAITRES DE CONFERENCES (classe normale)

- M. **ASIMUS Erik**, *Pathologie chirurgicale*
- Mme **BENNIS-BRET Lydie**, *Physique et Chimie biologiques et médicales*
- Mme **BIBBAL Delphine**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
- Mme **BOUHSIRA Emilie**, *Parasitologie, maladies parasitaires*
- M. **CONCHOU Fabrice**, *Imagerie médicale*
- M. **CORBIERE Fabien**, *Pathologie des ruminants*
- M. **CUEVAS RAMOS Gabriel**, *Chirurgie Equine*
- Mme **DANIELS Hélène**, *Microbiologie-Pathologie infectieuse*
- Mme **DEVIERS Alexandra**, *Anatomie-Imagerie*
- M. **DOUET Jean-Yves**, *Ophthalmologie vétérinaire et comparée*
- Mme **FERRAN Aude**, *Physiologie*
- M. **JAEG Jean-Philippe**, *Pharmacie et Toxicologie*
- Mme **LACROUX Caroline**, *Anatomie Pathologique des animaux de rente*
- Mme **LAVOUE Rachel**, *Médecine Interne*
- M. **LE LOC'H Guillaume**, *Médecine zoologique et santé de la faune sauvage*
- M. **LIENARD Emmanuel**, *Parasitologie et maladies parasitaires*
- M. **MAILLARD Renaud**, *Pathologie des Ruminants*
- Mme **MEYNADIER Annabelle**, *Alimentation*
- Mme **MEYNAUD-COLLARD Patricia**, *Pathologie Chirurgicale*
- M. **MOGICATO Giovanni**, *Anatomie, Imagerie médicale*
- M. **NOUVEL Laurent**, *Pathologie de la reproduction (en disponibilité)*
- Mme **PALIERNE Sophie**, *Chirurgie des animaux de compagnie*
- Mme **PAUL Mathilde**, *Epidémiologie, gestion de la santé des élevages avicoles et porcins*
- Mme **PRADIER Sophie**, *Médecine interne des équidés*
- M. **RABOISSON Didier**, *Productions animales (ruminants)*
- M. **VOLMER Romain**, *Microbiologie et Infectiologie*
- M. **VERWAERDE Patrick**, *Anesthésie, Réanimation*
- Mme **WARET-SZKUTA Agnès**, *Production et pathologie porcine*

ASSISTANTS D'ENSEIGNEMENT ET DE RECHERCHE CONTRACTUELS

- Mme **COSTES Laura**, *Hygiène et industrie des aliments*
- Mme **LALLEMAND Elodie**, *Chirurgie des Equidés*
- M. **TANIS Jean-Benoît**, *Anatomie – Imagerie Médicale*

A NOTRE PRESIDENT DE THESE

Monsieur le Professeur Pierre FOURNIE
Professeur des Universités
Praticien Hospitalier
Ophthalmologie

Qui nous fait l'honneur de présider le jury de notre thèse.
Remerciements et hommages respectueux.

A NOTRE JURY DE THESE

A Monsieur le Professeur Alain REGNIER
Professeur de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse
Ophthalmologie

Qui nous a soutenu dans le développement de ce travail et a permis de le mener à bien.
Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de notre vive gratitude et de notre profond respect.

A Madame le Professeur Nathalie BOURGES-ABELLA
Professeur de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse
Histologie, Anatomie pathologique

Qui nous fait l'honneur de participer à notre jury de thèse.
Qu'elle veuille bien accepter ici le témoignage de notre profonde reconnaissance.

A Monsieur le Professeur Tetsuro MATSUZAWA
Professeur de l'Université de Kyoto
Langage et Intelligence

Qui est l'essence même de ce projet, et qui nous a permis par sa direction, son conseil et sa confiance de le mener à bien.
Qu'il reçoive ici l'expression de toute notre reconnaissance et de notre plus grand respect.

TABLE DES MATIERES

LISTE DES ILLUSTRATIONS.....	11
LISTE DES TABLEAUX	13
Introduction	15
PARTIE 1.....	17
I. Bases anatomiques et physiologiques de la vision des couleurs chez l'homme	19
A. Perception et intégration du signal lumineux	19
1. Rappels anatomiques	19
a) Structure générale	19
b) Anatomie de la rétine	20
2. Perception du signal lumineux	22
a) Les photorécepteurs : cône et bâtonnet.....	22
b) Les pigments rétiniens	24
c) Phototransduction au sein des cônes et des bâtonnets	25
3. Transmission du signal à travers la rétine	27
a) Cellules bipolaires.....	27
b) Cellules horizontales et amacrines.....	29
c) Cellules ganglionnaires.....	32
B. Intégration du signal lumineux	33
1. Les différentes voies visuelles	33
2. Codage de l'information lumineuse et colorée	36
II. Vision des couleurs chez les animaux.....	38
A. Origines de la vision : des cyanobactéries aux yeux camérulaires.....	38
1. Apparition des pigments visuels.....	39
2. Evolution des structures visuelles.....	40
a) Les photorecepteurs	40
b) Les yeux	41
3. Evolution de la vision chez les premiers vertébrés.....	42
a) Cinq lignées de photopigments.....	42
b) Formation du globe oculaire	44

B.	Vision des couleurs chez les Mammifères	48
1.	Bases génétiques.....	48
a)	Monotrèmes, Marsupiaux et Euthériens	48
b)	Génétique et variations de la vision des couleurs	49
2.	Vision des mammifères nocturnes.....	50
3.	Cas des mammifères marins	52
C.	Ordre des Primates : focus sur les Simiens.....	54
1.	Singes de l'Ancien Monde	54
2.	Singes du Nouveau Monde.....	56
3.	Dichromatie, trichromatie et écologie des espèces.....	57
III.	Préférence de couleurs chez l'Homme et l'animal : notions de bases et principaux résultats.....	59
A.	Notion de préférence	59
1.	Définition.....	59
2.	Construction d'une préférence	59
3.	Préférences et évolution : impacts sur les espèces et leur environnement	61
B.	Préférence des couleurs chez l'homme	62
1.	Traits communs	62
2.	Préférences de couleur et état émotionnel	63
C.	Préférence des couleurs chez les Primates Non Humains	65
1.	Principaux résultats.....	65
2.	Limites des études	66
PARTIE 2.....		67
I.	Méthode générale.....	69
A.	Le Primate Research Institute.....	69
B.	Sujets	70
C.	Matériel :.....	72
II.	Expérience 1 : investigation de la vision des couleurs chez les Chimpanzés à travers des exercices de type <i>identity Matching-to-sample</i>	73
A.	Introduction	73
B.	Matériels et méthodes	74
1.	Stimuli	74
2.	Procédure et description des exercices	75

3.	Analyse des données.....	77
a)	Exercice de type 1 :.....	77
b)	Exercice de type 2.....	77
C.	Résultats.....	78
a)	Exercice de type 1.....	78
b)	Exercice de type 2.....	79
D.	Discussion.....	82
III.	Expériences 2 : préférence des couleurs chez les Chimpanzés.....	83
A.	Introduction.....	83
B.	Matériels et méthodes.....	83
1.	Stimuli.....	83
2.	Procédure et description des exercices.....	84
3.	Analyse des données.....	87
C.	Résultats.....	89
D.	Discussions.....	94
	CONCLUSION GENERALE.....	96
	ANNEXES.....	111
	Annexe I : Analyse de groupement à partir des indices de similarité obtenus lors de l'exercice 1 de l'expérience I, résultats individuels.....	111
	Annexe II : Résultats individuels du test de préférence des couleurs.....	115

LISTE DES ILLUSTRATIONS :

Figure 1 : Représentation schématique de l'œil humain.....	19
Figure 2 : Structure simplifiée de la rétine chez l'Homme, d'après Ramon Cajal, 1911.....	21
Figure 3 : Coupe verticale de la macula et de la <i>fovea centralis</i> chez l'Homme (adapté d'après Schultze, 1866).....	21
Figure 4 : Densité des photorecepteurs à la surface de la rétine en fonction de leur position par rapport à la fovea (adapté d'après Osterberg, 1935).....	22
Figure 5 : Structure d'un bâtonnet (A) et d'un cône (B) (d'après Bok, 1985).....	23
Figure 6 : Spectre d'absorption des 4 photo-pigments présents chez l'Homme (d'après Bowmaker et Dartnall, 1980)..	24
Figure 7 : Structure générale de la rhodopsine (modifié, d'après Hargrave et al., 1984).....	25
Figure 8 : 11-cis-retinal (en noir), lié à la Lysine 296 par une base Schiff. Le Glutamate 113 joue le rôle de contre-ion dans le cas de la rhodopsine (modifié, d'après Birge et al., 1989) ..	25
Figure 9 : Mécanisme de phototransduction au niveau des disques des bâtonnets. (modifié à partir de Cote, 2004).....	26
Figure 10 : Stratification dendritique et axonale des différents types de cellules bipolaires chez les Primates (Wässle, 2004)..	29
Figure 11 : Relations schématique des différents types de cellules horizontales et leur spécificité avec les types de cônes. (d'après Ahnelt et Kolb, 1994).....	31
Figure 12 : Voie géniculée striée. Les voies visuelles photique et rétino-tectale ne sont pas représentées ici. (modifié d'après Wurtz et Kandel, 2000) ..	34
Figure 13 : Schématisation du principe de la théorie des couleurs opposées. Les cônes (M, L, S) activés communiquent avec les autres neurones de la rétine.....	37
Figure 14 : Représentation schématique des formations visuelles au stade larvaire (A) et adulte (B,C) chez le polychète <i>Platynereis dumerilii</i> . D'après Arendt et al., 2002.	42
Figure 15 : Arbre phylogénétique des opsines retrouvées chez les vertébrés, élaboré à partir des séquences d'acide aminé en utilisant la méthode de <i>Neighbour Joining</i> . Modifié, d'après Hisatomi et Tokunaga, 2002.	44
Figure 16 : Proposition de séquence des principaux stades évolutifs menant à la formation de yeux caméraux sur la lignée de mammifères. (adapté d'après Lamb et al., 2007).....	47
Figure 17 : Arbre phylogénique des mammifères et la répartition des familles d'opsines dans les différents groupes. Modifié, d'après Jacobs, 2009.....	49
Figure 18 : Mécanisme de duplication du gène sur le chromosome X chez les Catarhiniens. Modifié d'après (Dulai et al., 1999).....	55

Figure 19 : Espace extérieur avec la tour centrale. La nouvelle volière verte est visible à droite.....	70
Figure 20 : South Play Room, Primate Research Institute, Inuyama.....	73
Figure 21 : Représentation schématique du déroulement des exercices de type 1 (a) et de type 2 (b).	76
Figure 22 : Analyse de groupement à partir des indices de similarité pour chaque paire de couleur.....	78
Figure 23 : Analyse multidimensionnelle non métrique basée sur les indices de similarité pour chaque paire de couleur.....	79
Figure 24 : Temps de réponse pour chaque couple de couleur, exprimé en pourcentage du temps de réaction moyen de chaque sujet (ligne de base).....	81
Figure 25 : Description du déroulement des exercices de préférence de couleur. a. exercices avec 2 choix de couleur, le fond pouvant être noir ou blanc. b. Exercice avec 3 choix de couleur, le fond pouvant être noir ou blanc.....	86
Figure 26 : Positionnement multidimensionnels des sujets les uns par rapport aux autres suivant le profil des ordre de préférence obtenus au cours de l'ensemble des séries d'exercice.	92
Figure 27 : Ratio CFI/PFI pour les différentes séries d'exercice.....	93

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Noms, âges et relations filiales des sujets pour les expériences 1 et 2.....	71
Tableau 2 : Coordonnées xy de l'espace CIE de 1931 et luminance (Y) des couleurs testées lors de l'expérience 1.	74
Tableau 3 : Coordonnées xy de l'espace chromatique CIE 1931 et luminance (Y) des stimuli utilisés lors de l'étude 2.	84
Tableau 4 : Test de Friedman appliqué aux indices de préférence obtenus lors des séries de 2 choix - fond noir (A1 BBG), 3 choix - fond noir (B BBG), 2 choix - fond noir (A2 BBG), 2 choix - fond blanc (A WBG) et 3 choix - fond blanc (B BBG)..	90
Tableau 5 : Facteurs de corrélation de Spearman (ρ) et de Pearson (r) appliqué aux indices de préférence obtenus lors des séries 3 choix - fond noir (B BBG), 2 choix - fond noir (A2 BBG), 2 choix - fond blanc (A WBG) et 3 choix - fond blanc (B BBG) comparés à la première série de 2 choix sur fond noir.....	91

INTRODUCTION

La perception de différentes couleurs est un avantage évolutif incontestable permettant une analyse plus précise et une meilleure distinction des divers éléments de l'environnement. Les chimpanzés (*Pan troglodytes*), tout comme les autres Grand Singes et l'Homme, présentent la capacité de distinguer les couleurs sur la base de trois couleurs primaires : rouge, vert et bleu. Cette vision colorée est quasiment similaire à celle de l'Homme, si ce n'est une légère sensibilité inférieure aux émissions de longue longueur d'onde (rouge). De même, des cas de daltonisme de type protanopia (daltonisme rouge-vert) ont été détectés chez des chimpanzés, mais la prévalence de ce défaut génétique semble bien inférieure à celle observée chez l'Homme. D'autre part, la perception des couleurs ne s'arrête pas à la simple discrimination des couleurs, car une dimension cognitive complexe entoure cette capacité, avec entre autres la notion de préférence d'une couleur par rapport à une autre. La préférence des couleurs a été démontrée chez l'Homme à travers de nombreuses études mais ses mécanismes exacts de construction et ses origines sont encore peu connus et restent sujets à débat parmi les auteurs.

En été 2012 j'ai eu l'opportunité d'intégrer l'équipe du Professeur Matsuzawa, professeur à l'Université de Kyoto et responsable de l'unité de recherche Langage et Intelligence au centre de primatologie localisé à Inuyama, dans la préfecture d'Aichi. Une des particularités du centre de recherche est le développement de nombreuses études cognitives utilisant des exercices sur écrans tactiles. De cette manière, l'automatisation des tests permet de s'affranchir de tout biais lié à la présence d'un expérimentateur humain. L'expérimentateur peut donc se concentrer sur les réponses données par le sujet en temps réel et à son comportement au cours de l'expérience. Dans ce cadre, j'ai procédé à l'évaluation de la vision des couleurs de sept sujets testés quotidiennement. L'observation de ces chimpanzés avait montré qu'ils manifestaient tous une vision correcte des couleurs, mais ce fait n'avait jamais été testé objectivement. Le premier volet de cette étude, réalisé en 2012, a donc eu pour objectif de mettre en évidence les capacités de discrimination des couleurs chez ces primates, dans le but de démontrer leur trichromatie.

Face aux résultats intrigants de l'une des chimpanzés, j'ai voulu continuer cette étude en travaillant sur un second aspect de la perception des couleurs : la notion de préférence. En effet, une jeune femelle a présenté des motifs de réponse intéressants lorsqu'elle était confrontée au bleu. Nous nous sommes donc demandé si un certain sentiment négatif envers

cette couleur pouvait influencer sur ses réponses lors du test de discrimination. Le professeur Matsuzawa m'a permis de mener de nouvelles expériences d'avril à septembre 2015, formant le second volet de la présente étude.

De plus en plus de parcs animaliers ou de centres de recherche s'équipent d'écrans tactiles et entraînent leurs animaux (principalement les primates) à des exercices à travers cette interface, à but de recherche mais aussi d'enrichissement. L'existence de ce même équipement et de cet entraînement commun des primates non humains dans ces différents lieux peut être une ouverture vers un test à grande échelle de la perception des couleurs chez les chimpanzés. Le test de préférence des couleurs que nous avons créé ici est un exercice qui pourrait être étendu à des sujets ayant eu un entraînement basique à l'utilisation d'un écran tactile, et ne nécessitant donc pas d'entraînement spécifique préalable. Nous avons déterminé ici un protocole simplifié dans le but de le proposer dans de futurs projets à un plus large échantillon de chimpanzés, voire l'étendre à des sujets d'autres espèces. L'exercice testant la discrimination des couleurs repose sur un principe un peu plus complexe, l'association d'un stimulus à son identique parmi des alternatives proposées, dit "identity Matching-to-Sample". Il s'agit là de la forme la plus simple du "Matching-to-sample", mais qui nécessite un entraînement spécifique préalable, compliquant les projets d'extension à un plus large échantillon.

Avant de préciser les modalités et les résultats de cette étude, je détaillerai les bases physiologiques de la perception d'une information lumineuse et son intégration en terme de différentes couleurs, chez l'homme en raison des connaissances plus poussées dans notre espèce et puisque ces mécanismes sont identiques à ceux retrouvés chez les chimpanzés. Je m'intéresserai ensuite à la vision des couleurs dans le monde animal, en rappelant succinctement les mécanismes évolutifs menant au développement de la vision des couleurs, depuis les premiers pigments photosensibles jusqu'aux structures complexes retrouvées chez les vertébrés, puis en décrivant les équipements génétiques permettant la vision des couleurs chez les mammifères, et plus précisément les primates et les grands singes. Je m'intéresserai enfin rapidement à la notion de préférence et à l'état des connaissances actuelles concernant la préférence des couleurs chez l'homme et les primates non humains.

PARTIE 1

VISION DES COULEURS CHEZ L'HOMME ET L'ANIMAL :
ASPECTS PHYSIOLOGIQUE, EVOLUTIF ET COGNITIF

I. Bases anatomiques et physiologiques de la vision des couleurs chez l'homme

A. Perception et intégration du signal lumineux

1. Rappels anatomiques

a) Structure générale

Le globe oculaire peut être décrit en 3 couches anatomiques (Figure 1) :

- La **couche externe**, ou tunique fibreuse, composée de la sclère, de la conjonctive (qui recouvre la partie antérieure de la sclère) et de la cornée.

- La **couche intermédiaire**, ou tunique uvéale, composée de la choroïde (membrane vasculaire qui assure la nutrition des cellules de la rétine), de l'iris, percé de la pupille et du corps ciliaire (qui produit l'humeur aqueuse par les procès ciliaires et permet l'accommodation du cristallin grâce aux muscles ciliaires).

- La **couche interne**, composée de la rétine. C'est la partie sensible de l'œil. Chez l'homme et les primates, on peut distinguer la macula, riche en cellules photo-réceptrices, la fovéa, où la densité des cônes est la plus forte et qui permet une vision diurne et colorée avec une résolution spatiale maximale. Les corps cellulaires des cellules les plus internes de la rétine (cellules ganglionnaires) communiquent ensuite avec le nerf optique.

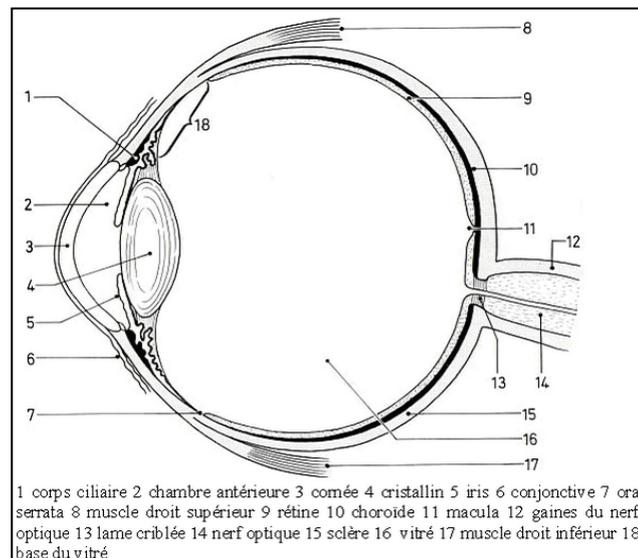


Figure 1 : Représentation schématique de l'œil humain.

Cette structure générale se retrouve chez la grande majorité des vertébrés. Les principales différences interspécifiques concernent la taille, la forme, la présence ou non de tapis

(*Tapetum lucidum*) dans la choroïde, la morphologie de l'iris ou encore la composition en cônes et bâtonnets de la rétine (König, 2006).

b) Anatomie de la rétine

La rétine est la région sensitive aux ondes lumineuses qui tapisse le fond du segment postérieur du globe oculaire. Chez l'homme et les primates, on peut la séparer en trois zones morphologiques distinctes : la *fovea centralis*, délimitée par l'*ora serrata* et la *rétine aveugle* au delà de cette limite. La fovéa est en alignement avec l'axe optique et est décalé par rapport au point aveugle de Mariotte (qui définit le point de départ du nerf optique).

La rétine peut être aussi décrite par trois couches fonctionnelles (Figure 2) (Hermann & Cier, 1968):

(1) La plus externe est composée des cônes et des bâtonnets, premiers neurones à l'origine de la transmission du signal nerveux, et de l'épithélium pigmenté qui isole la rétine de la choroïde.

(2) La couche intermédiaire, composée de cellules bipolaires, aussi appelées "seconds neurones" et formant la couche granuleuse externe. Ces cellules font le lien entre les cônes et bâtonnets et les cellules ganglionnaires.

(3) la plus interne enfin, comprenant des cellules ganglionnaires ou "troisièmes neurones", agencées en une ou deux rangées dont les ramifications vont former le nerf optique au niveau de la papille.

Ces couches fonctionnelles sont elles mêmes composées de six couches histologiques. On trouve la couche des photorécepteurs (cônes et bâtonnets), le plexus externe, la couche granuleuse externe (cellules bipolaires), la couche granuleuse interne (cellules amacrines, cellules horizontales), la couche ganglionnaire (cellules ganglionnaires) et la couche composée par les ramifications nerveuses du nerf optique.

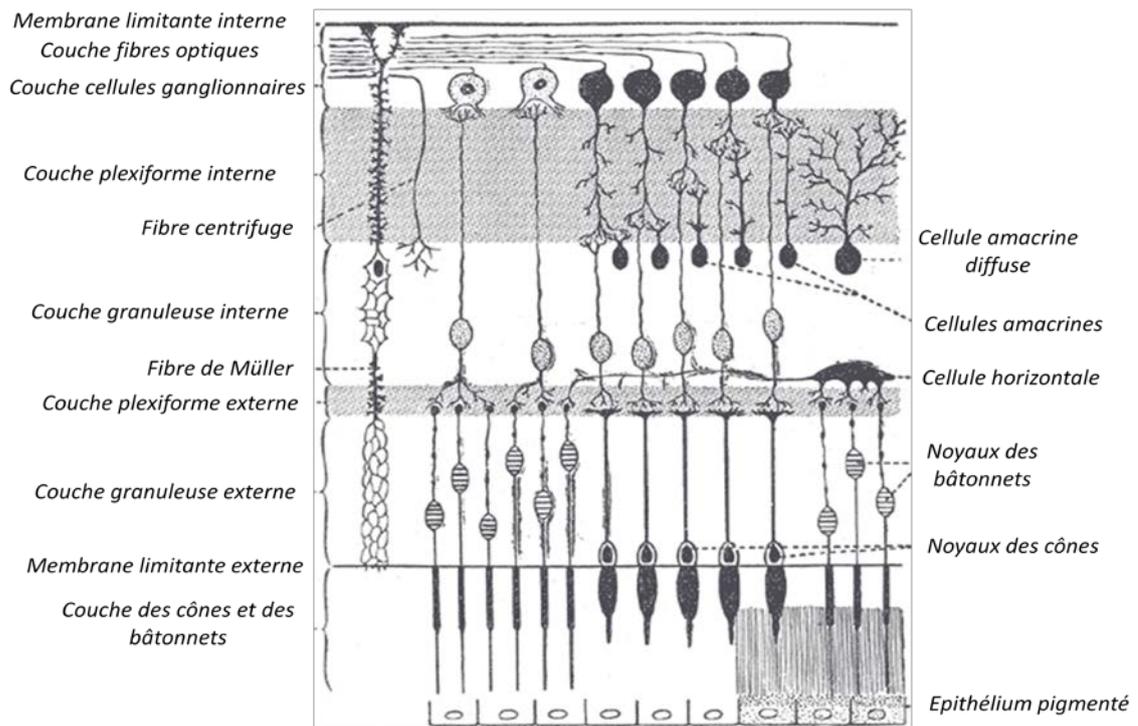


Figure 2 : Structure simplifiée de la rétine chez l'Homme, d'après Ramon Cajal, 1911.

Il existe une région particulière de la rétine : la *fovea centralis*. Située en face de l'axe optique, elle est le lieu où l'acuité visuelle est à son maximum. A ce niveau, on observe une dépression dans l'épaisseur de la rétine (Figure 3). On ne retrouve alors plus ni fibre de soutènement, ni fibre nerveuse, ni cellule ganglionnaire, la membrane limitante externe est partiellement interrompue (Krebs & Krebs, 1989). La couche granuleuse externe persiste mais est très amincie.

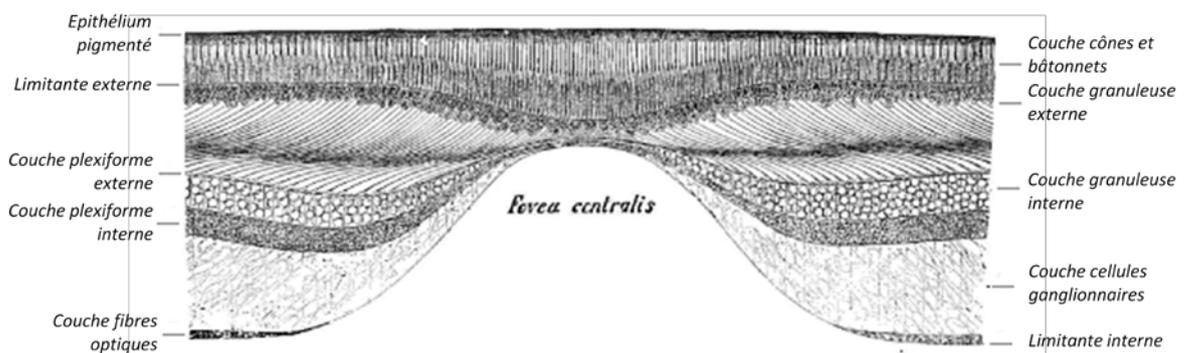


Figure 3 : Coupe verticale de la macula et de la *fovea centralis* chez l'Homme (adapté d'après Schultze, 1866)

La composition en photorécepteurs est aussi modifiée (Figure 4) : la rétine n'est alors uniquement composée que de cônes modifiés (moins larges, plus longs, en plus forte densité) (Polyak, 1936). De cette manière, les rayons lumineux viennent rencontrer les cônes visuels avec un minimum d'atténuation. La macula (ou tache jaune chez l'Homme) et plus particulièrement sa zone centrale, la *fovea centralis*, est donc le point essentiel de la vision précise et de la vision des couleurs (Testut, 1899).

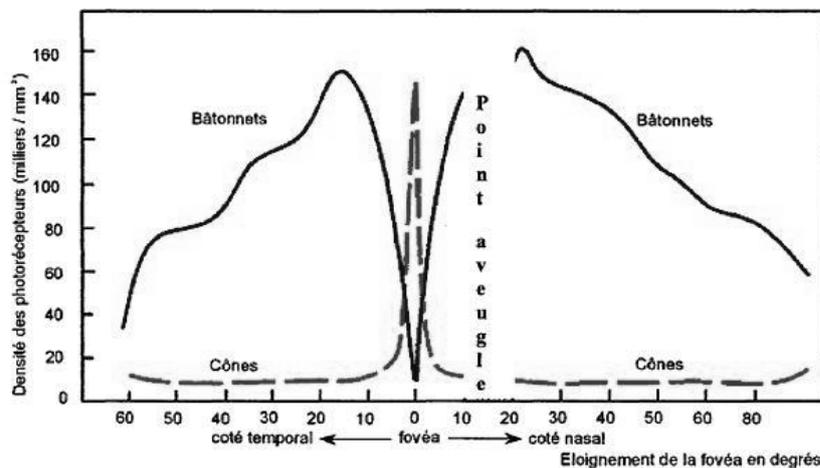


Figure 4 : Densité des photorecepteurs à la surface de la rétine en fonction de leur position par rapport à la fovéa (adapté d'après Osterberg, 1935)

2. Perception du signal lumineux

a) Les photorécepteurs : cône et bâtonnet

Les photorécepteurs composent la couche la plus externe de la rétine. Chez l'homme, on distingue deux types de cellules neuro-épithéliales spécialisées, les cônes et les bâtonnets (Nunneley, 1858). La structure générale de ces photorécepteurs (Figure 5) reste la même au sein des espèces de vertébrés, bien que l'on distingue des différences morphologiques ou des particularités d'adaptation aux différents types de vision.

Le segment externe est composé de très nombreux disques libres (cônes) ou replis de membrane plasmique continue (bâtonnets) dans lequel on trouve les opsines, protéines capables de réagir à l'énergie lumineuse.

Le segment externe est relié au segment interne par une extension de la membrane cytoplasmique. Le segment interne est riche en organites : mitochondries dans la partie la plus distale (ellipsoïde), réticulum endoplasmique, appareil de Golgi et filaments contractiles dans le myoïde. Ce dernier permet aussi une motilité des cônes et bâtonnets en fonction de l'intensité lumineuse perçue : lors de vision diurne (vision photopique), les cônes s'étirent et

les bâtonnets se rétractent, et inversement lorsque la vision est adaptée à l'obscurité (vision scotopique).

Les photorécepteurs présentent enfin un axone et une terminaison synaptique au sein du plexus externe, qui permet la communication avec les cellules bipolaires ou les cellules horizontales. Le neuromédiateur présent dans les vésicules synaptiques est le glutamate.

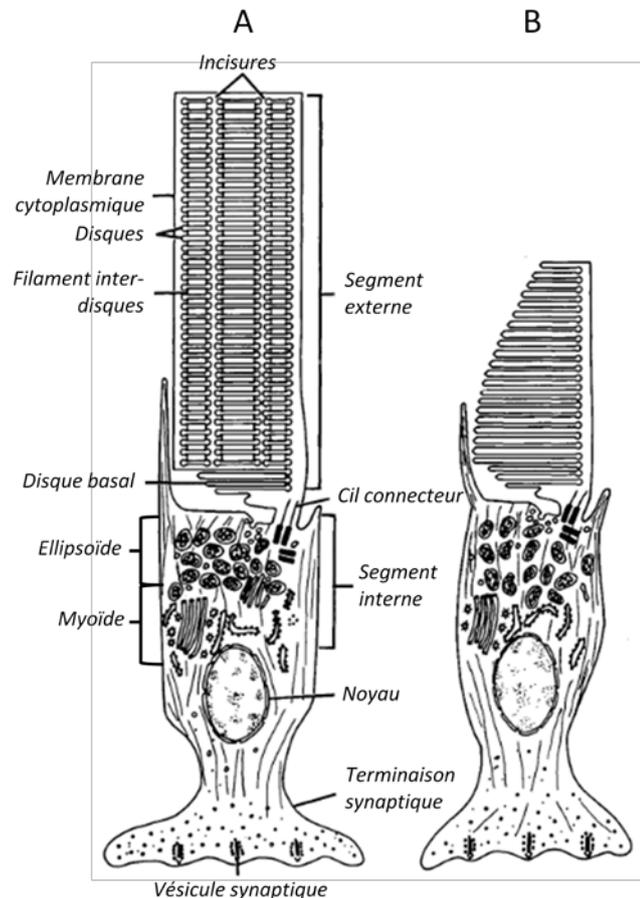


Figure 5 : Structure d'un bâtonnet (A) et d'un cône (B) (d'après Bok, 1985)

Les particularités structurales confèrent des fonctions différentes aux photorécepteurs. Ainsi, le seuil de sensibilité lumineuse des bâtonnets est 25 à 100 fois inférieur à celui des cônes. Ils permettent la vision nocturne mais n'interviennent pas dans la vision des couleurs car ils ne fonctionnent que dans les basses luminances correspondant à une ambiance scotopique. Les cônes en revanche sont moins nombreux, moins sensibles à l'intensité lumineuse mais avec une réaction proportionnelle à la luminance en ambiance photopique. Ils sont donc les acteurs de la vision diurne, de la résolution spatiale et de la vision des couleurs.

b) Les pigments rétiniens

Les pigments contenus dans la membrane cytoplasmique des disques des bâtonnets et des replis des cônes permettent la transduction du signal lumineux en réagissant aux photons qui les atteignent. On parle de photo-transduction.

Les bâtonnets sont équipés d'un seul type de photopigment : la rhodopsine. Les cônes se distinguent en trois groupes, selon les longueurs d'onde des rayons lumineux qui sont absorbés par les photopigments qu'ils portent (Figure 6). Chez l'homme, on observe ainsi les cônes S (ou "bleus"), avec le cyanolabe, les cônes M (ou "verts"), avec le chlorolabe et les cônes L (ou "rouges"), avec l'érythrolabe (Math et al., 2008).

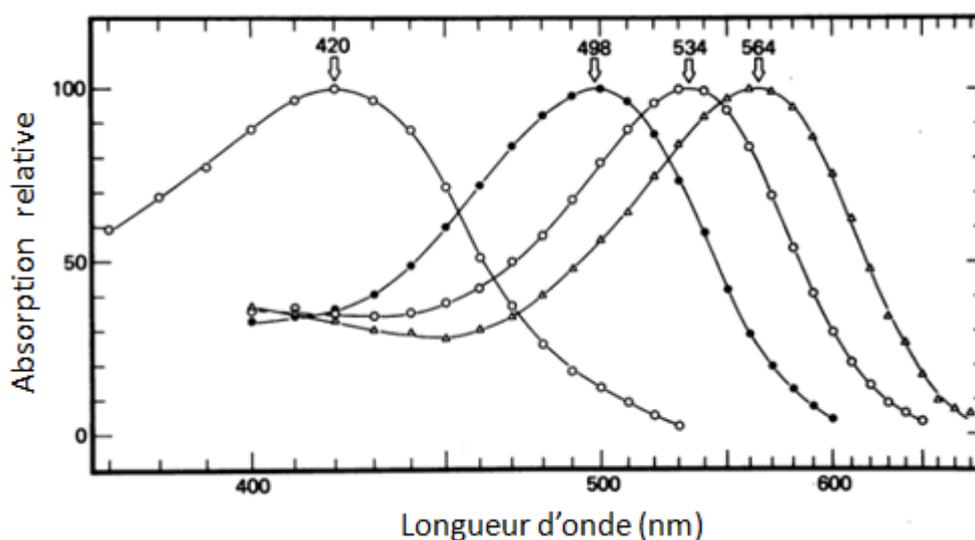


Figure 6 : Spectre d'absorption des 4 photopigments présents chez l'homme (d'après Bowmaker & Dartnall, 1980). La courbe d'absorption des bâtonnets est représentée par les marqueurs ronds pleins, avec un maximum à 498 nm. Les cônes présentent un maximum d'absorption à 420 nm pour les S (bleu), 534 nm pour les M (vert) et 564 nm pour les L (rouges).

Les pigments rétiniens, appelés iodopsines, sont formés par l'association d'une opsine, protéine synthétisée par le photorécepteur au niveau du réticulum endoplasmique granuleux et d'un chromophore, le rétinol (*11-cis-retinol*, dérivé de la vitamine A), généré par l'épithélium pigmenté de la rétine. Il s'agit de récepteurs couplés à la protéine G (RCPG), réagissant à l'absorption d'un photon par le chromophore.

Les opsines sont des protéines possédant 7 hélices α transmembranaires (Figure 7). Chez l'homme, le *11-cis-rétinal* est associé de manière covalente sous forme d'une base Schiff à la lysine 312 de l'hélice VII (Hargrave et al., 1984). Les bâtonnets et les cônes S présentent une opsine constituée de 348 acides aminés, tandis que pour les cônes L et M elle en comporte

364. La stabilité de la liaison covalente du 11-cis-rétinal est assurée par la présence d'un contre-ion, le glutamate 113 de l'hélice III (Sakmar et al., 1989). Toute mutation touchant cet acide aminé ou provoquant l'apparition d'autres contre-ions influant sur cette liaison a un impact sur le spectre d'absorption du chromophore.

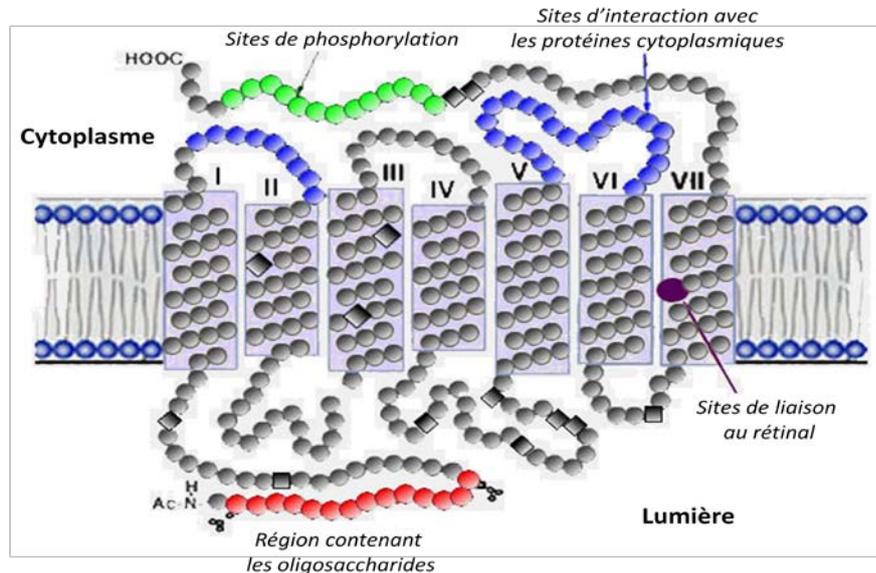


Figure 7 : Structure générale de la rhodopsine (modifié, d'après Hargrave et al., 1984)

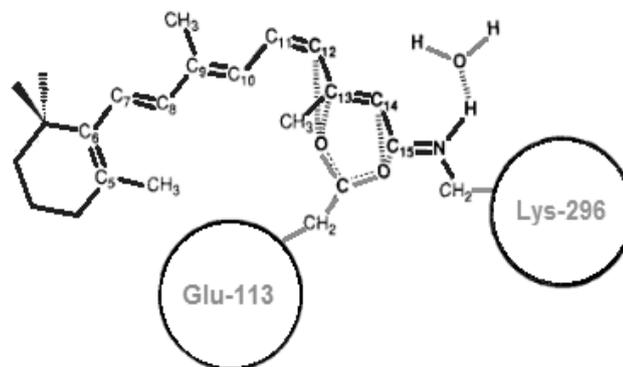


Figure 8 : 11-cis-rétinal (en noir), lié à la lysine 296 par une base Schiff. Le glutamate 113 joue le rôle de contre-ion dans le cas de la rhodopsine (modifié, d'après Birge et al., 1989)

c) *Phototransduction au sein des cônes et des bâtonnets*

La phototransduction est un ensemble de réactions chimiques permettant la transformation d'une information lumineuse (arrivée d'une onde au niveau de la rétine) en information électrique dans la rétine, et pouvant être transmise jusqu'aux centres d'intégration du message sensoriel. Dans la rétine, ce phénomène intervient (entre autres) dans le segment

externe des photorécepteurs, dont la membrane plasmique (disques libres pour les bâtonnets et replis de membrane pour les cônes) contient les pigments rétinien.

La phototransduction a été principalement étudiée pour les bâtonnets, les cônes présentant des variations plus importantes à l'échelle individuelle et inter-espèce. L'absorption d'un photon par le *11-cis-retinal* provoque une isomérisation en *tout-trans-retinal* (Yoshizawa & Wald, 1963), qui induit un changement de conformation de l'opsine et le déclenchement d'un système de signalisation en cascade via la protéine G appelée transducine. Contrairement à la majorité des cellules nerveuses, la transmission du message par les photorécepteurs passe non pas par une dépolarisation de la cellule, mais par son hyperpolarisation (Baylor, 1987; Purves et al., 2001).

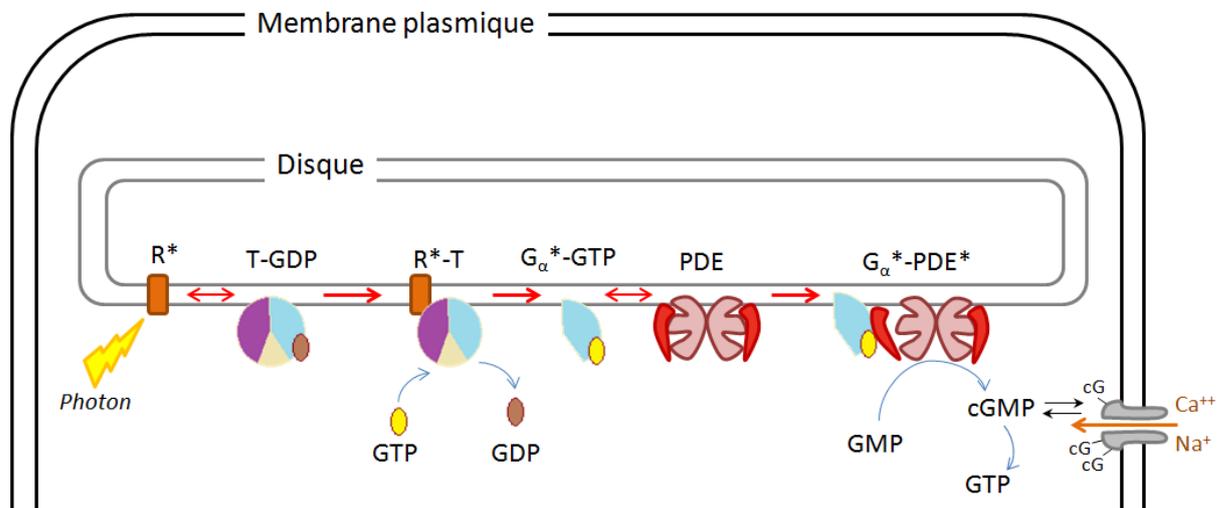


Figure 9 : Mécanisme de phototransduction au niveau des disques des bâtonnets. (modifié à partir de Cote, 2004)

La figure 9 schématise ce mécanisme de phototransduction. L'activation de la rhodopsine par isomérisation du rétinol, résultant en métarhodopsine II (R^*), provoque l'activation de certaines de protéines G transducine (T), ce qui est à la base d'une amplification importante. Le nucléotide GDP (Guanosine DiPhosphate) fixé sur la sous-unité $G\alpha$ est remplacé par le GTP (Guanosine TriPhosphate), provoquant la dissociation de $G\alpha$ et son interaction avec l'enzyme phosphodiésterase 6 (PDE). La sous unité γ du PDE est déplacée de son site catalytique par $G\alpha^*$, ce qui engendre une levée d'inhibition sur un autre site catalytique responsable de l'hydrolyse du cGMP cytoplasmique. Le taux de cGMP (Guanosine MonoPhosphate cyclique) chute, provoquant la dissociation des cGMP des canaux ioniques à

cGMP situés dans la membrane plasmique et donc leur fermeture. Ce mécanisme provoque l'hyperpolarisation de la membrane plasmique du segment externe des photorécepteurs.

Une fois les différents acteurs de la cascade activés, ils doivent revenir à leur état initial avant de pouvoir initier une nouvelle réponse aux photons. L'arrêt de la cascade est permise par une protéine cytoplasmique, l'arrestine, qui va se fixer au rétinol activé et l'empêcher d'activer d'autres protéines G (Wilden et al., 1986). L'action d'une rhodopsine kinase va ensuite activer un retour vers une forme inactive des métarhodopsines, beaucoup plus rapidement que l'isomérisation spontanée des *tout-trans* rétinol en 11-*cis* rétinol qui peut prendre plusieurs minutes (Fowles et al., 1989). Une autre enzyme, la transducine GTPase active le remplacement du GDP en GTP sur la sous-unité α de la transducine, et la reformation d'une transducine inactivée (Vuong & Chabre, 1990). Cette enzyme permet aussi indirectement d'inactiver le PDE6 et donc inhiber les hydrolyses de cGMP. La réouverture des canaux ioniques et le retour au potentiel de repos de la membrane plasmique dépend enfin de la restauration du taux cytoplasmique de cGMP. Une protéine sensible à la chute du taux plasmatique de calcium (provoqué par la fermeture des canaux), la recoverine, sert de signal et active les guanosine cyclases (Dizhoor et al., 1991).

La phototransduction dans les cônes fonctionne sur les mêmes principes. Les différences avec les bâtonnets portent surtout sur les enzymes permettant la désactivation décrite ci-dessus. Grâce à cet équipement enzymatique différent, les cônes présentent une sensibilité à la lumière moindre mais aussi une adaptation plus rapide aux changements brusques de luminosité (Fu & Yau, 2007). L'hyperpolarisation provoquée par la phototransduction est à la base d'un signal électrique porteur d'une information particulière suivant les caractéristiques des photorécepteurs en question mais aussi de l'intensité de cette hyperpolarisation.

3. Transmission du signal à travers la rétine

a) Cellules bipolaires

Les cellules bipolaires font le lien entre les cellules photo-réceptrices et les cellules ganglionnaires. Elles présentent, comme leur nom l'indique, un corps central et deux groupes de synapses formant deux pôles. Une cellule bipolaire reçoit d'une part les informations provenant directement d'un certain nombre de photorécepteurs (de un seul pour la fovéa à plusieurs milliers pour la rétine périphérique) situés en face d'elle. Elle peut aussi recevoir, via l'intermédiaire des cellules horizontales, des informations provenant de photorécepteurs

entourant la région connectée directement (notion de champ récepteur). Ce type de câblage permettant l'intégration d'informations de provenances diverses est à la base de la perception des contrastes lumineux (bâtonnets) et des différentes couleurs (cônes). On distingue deux grands types de cellules bipolaires : les cellules dépolarisantes, dites à centre ON, qui subissent une dépolarisation (activation) lorsque les photorécepteurs sont hyperpolarisés par l'arrivée d'un rayon lumineux, et les cellules hyperpolarisantes, dites à centre OFF, qui inversement subissent une hyperpolarisation (inhibition) lorsque le rayon active les photorécepteurs qui lui sont associés. Les informations provenant de la périphérie de la région intéressant une cellule bipolaire donnée ont une action inverse, en passant par les cellules horizontales (voir I.A.2.d).

Le neuromédiateur des photorécepteurs étant le glutamate, les deux types de cellule se différencient par le fait que les cellules à centre ON présentent un récepteur au glutamate et réagissent par un système de second messenger (on parle de principe métabotrope), et les cellules OFF présentent des canaux ioniques sensibles au glutamate grâce à un récepteur AMPA (principe ionotrope) (Bloomfield & Dacheux, 2001). On compte chez les primates 10 types morphologiques différents de cellules bipolaires (Figure 10). Les cellules bipolaires sont spécifiques d'un certain type de récepteur : 9 communiquent avec des cônes et un seul type concerne les bâtonnets. Parmi les 9 liées aux cônes, 6 sont dites de type diffus (DB) et contactent de manière non sélective entre 5 et 10 cônes L (rouge) et M (vert). Les cellules DB1 à DB3 sont à centre OFF alors que les DB4 à DB6 sont à centre ON. Deux types de cellule bipolaire appelés Midget sont ensuite distingués : Flat Midget et Invaginating Midget. Le premier (FMB) contacte un seul cône L ou M et porte un signal OFF. Le second (IMB) est aussi en contact avec un seul cône L ou M mais est de type centre ON. Le dernier type communiquant avec des cônes est le type bleu (BB), qui entre en contact avec 1 à 5 cônes S (bleu) et transmet un signal de type centre ON. Enfin, le type de cellule bipolaire en contact avec les bâtonnets (RB) peut communiquer avec 6 (région de la fovéa) à 40 (périphérie de la rétine) récepteurs et est de type centre ON (Wässle, 2004).

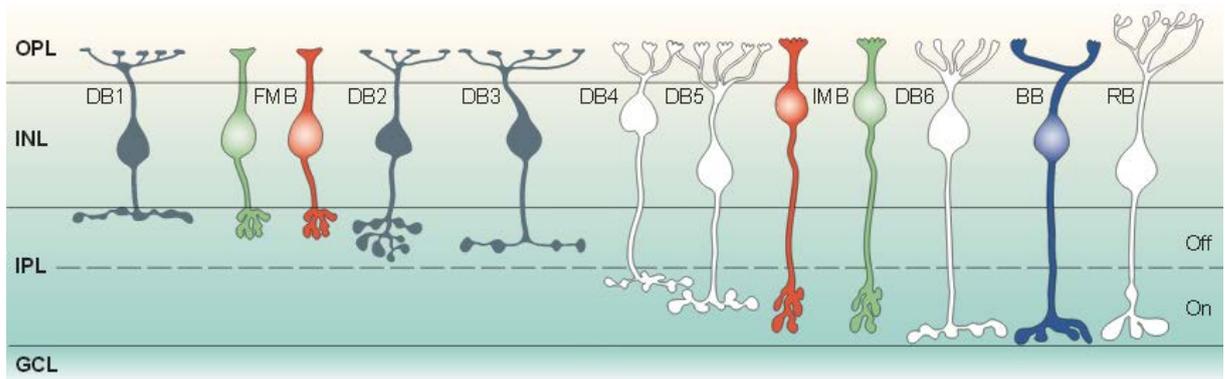


Figure 10 : Stratification dendritique et axonale des différents types de cellules bipolaires chez les Primates Wässle, 2004). OPL : couche plexiforme externe ; INL : couche granuleuse interne ; IPL : couche plexiforme interne, GCL : couche des cellules ganglionnaires ; DB1-6 : cellule bipolaire de type diffus ; FMB : cellule bipolaire "Flat Midget", IMB : cellule bipolaire "Invaginating Midget" ; BB : cellule bipolaire type Bleu ; RB : cellule bipolaire type Bâtonnet.

b) Cellules horizontales et amacrines

Les cellules horizontales sont les neurones permettant l'intégration et la régulation des informations provenant de plusieurs photorécepteurs d'une même région, à travers des inhibitions latérales, des interactions en amont avec les photorécepteurs et en aval avec les cellules bipolaires. Elles sont à la base du codage du contraste lumineux et de la vision colorée. Dans la fovéa, les cellules horizontales mettent en relation de 6 à 9 cônes ou bâtonnets. Ce chiffre monte à 30 à 40 en périphérie de la rétine (Boycott & Kolb, 1973).

Les cellules horizontales entretiennent des connections synaptiques réciproques avec les cellules bipolaires et des synapses électriques (jonctions GAP) avec les récepteurs. Le fonctionnement exact est encore sujet à discussion. Le modèle traditionnel met en jeu un rétrocontrôle négatif des récepteurs grâce à une sécrétion de GABA stimulée par la diminution de libération de glutamate lors de l'arrivée d'un rayon lumineux. De cette manière, les cellules horizontales assurent une inhibition latérale à partir de l'illumination d'un récepteur, permettant une mise en évidence des contrastes lumineux. Toutefois, l'absence de récepteur GABA dans les terminaisons nerveuses et de mécanismes de réabsorption du GABA par les cellules horizontales remettent en cause ce mécanisme. D'autres hypothèses sont émises. La première concerne l'existence de synapses électriques (hemi-jonctions GAP) entre les dendrites des cellules horizontales et les terminaisons des récepteurs (Fisher & Boycott, 1974; Koeppe & Stanton, 2008). Ces jonctions électriques permettraient de

transmettre l'information à travers les canaux formés par les connexines, changeant ainsi le potentiel de membrane extracellulaire qui influe sur les canaux calciques des récepteurs, et donc sur la libération de glutamate (Kamermans, 2001). La seconde hypothèse part aussi de la modulation des canaux calciques pour influencer sur la sécrétion de glutamate, mais en prenant pour origine des changements de pH dans les invaginations des terminaisons provoqués par des transports d'ion voltage-dépendants à travers la membrane de la cellule horizontale (Hirasawa, 2003). A cela s'ajoute la sensibilité des cellules bipolaires au GABA (Vardi & Sterling, 1994), libéré lors de l'arrivée du rayon lumineux, qui formerait donc un second moyen d'inhibition.

Chez l'homme, 3 types de cellules horizontales ont été reconnus (voir Figure 11). Le premier type, dit HI, est caractérisé par des dendrites en groupes clairement identifiables dirigés vers les cônes et un axone dont les terminaisons en éventail sont en direction des bâtonnets (Polyak, 1941). Le second, dit HII fut identifié par l'étude de rétines de Macaque Rhésus (*Macaca mulatta*): nombreux dendrites ramifiés, peu organisés, terminaisons mal définies vers les cônes et un axone court dirigé lui aussi vers les cônes (Boycott & Kolb, 1973; Kole et al., 1980). L'identité du troisième type, HIII, a longtemps été débattue puisqu'il ressemble fortement au type HI bien qu'étant de taille plus importante et n'intéressant que les cônes (Kolb et al., 1994). On note aussi une spécificité des cellules horizontales pour certains types de cônes (Ahnelt & Kolb, 1994; Lee et al., 1999), permettant une première comparaison des informations à la base de la vision colorée. La Figure 11 résume schématiquement les correspondances de chaque type de cellule horizontale avec les cônes et bâtonnets.

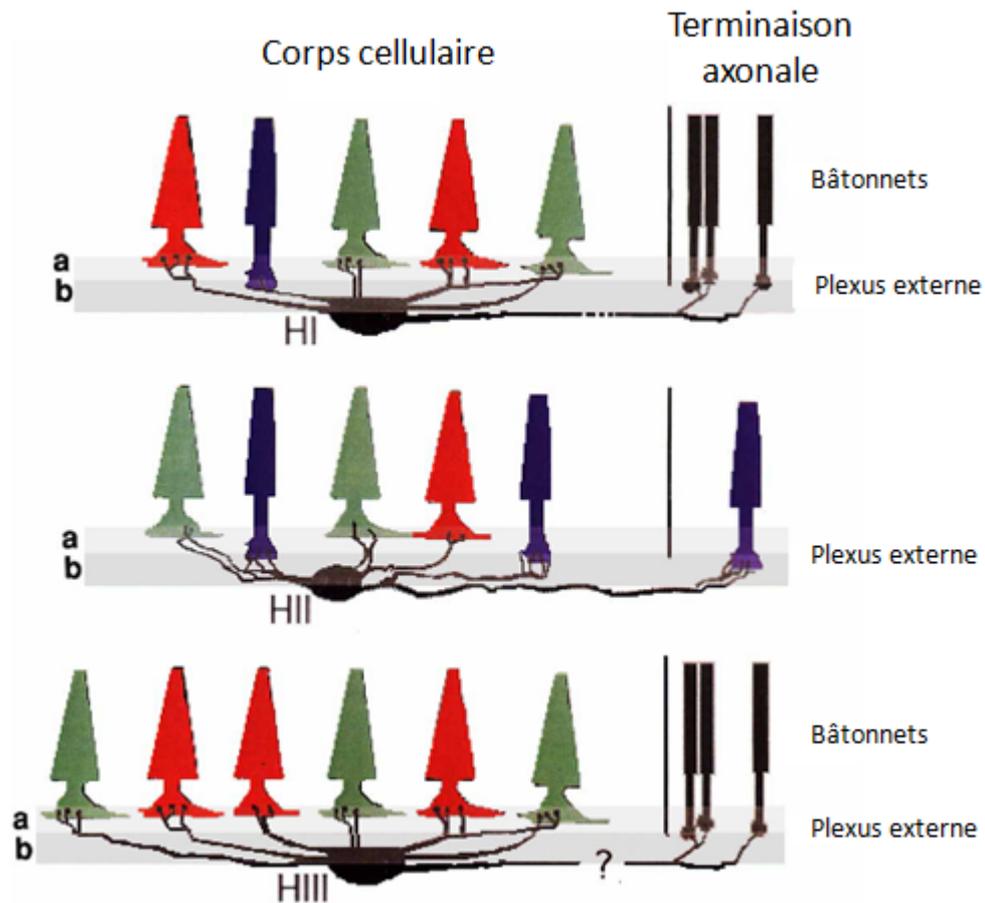


Figure 11 : Relations schématiques des différents types de cellules horizontales et leur spécificité avec les types de cônes. HI entretient principalement des liens avec les cônes L (rouge) et M (vert) mais aussi avec quelques cônes S (bleu). HII est le principal acteur de la diffusion latérale des informations provenant des cônes S. HIII n'entretient pour sa part que des liens avec les cônes L et M. a. et b. sont des sub-couches de la couche plexiforme externe. La connexion entre HIII et les bâtonnets est encore incertaine. (d'après Ahnelt & Kolb, 1994)

Les cellules amacrines sont un second moyen de propagation latérale, mais aussi verticale des informations au sein de la rétine. Leurs synapses se font dans la couche plexiforme interne. Ces cellules reçoivent les informations provenant principalement des cellules ganglionnaires, mais peuvent aussi entrer en contact avec des cellules bipolaires. Il s'agit de la famille la plus diversifiée, avec plus de 25 types morphologiques identifiés (Kolb et al., 1992; MacNeil & Masland, 1998; Wässle, 2004). Un des types les plus étudiés est le groupe des cellules amacrines dopaminergiques, qui ne sont pas majoritaires mais peuvent affecter toutes les cellules ganglionnaires indistinctement et s'étendent sur une longue distance. Une cellule amacrine dopaminergique peut influencer plus de 40 cellules ganglionnaires (Jensen & Daw, 1984). On décrit aussi des cellules cholinergiques, beaucoup plus nombreuses mais avec un champ d'action plus restreint, impliquées dans la perception des mouvements, des cellules

amacrines indolaminergiques mettant en réseau pratiquement l'ensemble des cellules bipolaires liées aux bâtonnets et jouant un rôle probable dans la perception de très faibles intensités lumineuses, ainsi que des cellules GABAergiques. Un type particulier de cellule amacrine est le type AII, qui contrairement aux autres participe à la diffusion verticale de l'information et assure la bonne résolution de l'information visuelle au cours de son trajet à travers la rétine. Ces cellules sont le passage obligatoire des informations provenant des cellules bipolaires liées aux bâtonnets. (Masland, 1988; Barry, 1995; MacNeil & Masland, 1998).

c) *Cellules ganglionnaires*

Les cellules ganglionnaires sont la dernière étape avant l'acheminement de l'information vers le cortex via leurs axones formant le nerf optique, myélinisé à partir de la sortie du globe oculaire. Les corps cellulaires forment la couche la plus interne de la rétine et leurs dendrites sont au contact des terminaisons des cellules bipolaires, des cellules amacrines ou des deux dans la couche plexiforme interne. Elles forment l'aboutissement de la convergence du signal lumineux à travers la rétine : en moyenne, la rétine humaine comporte 100 millions de bâtonnets, 3 millions de cônes, et seulement 1,6 millions de cellules ganglionnaires (Guyton & Hall, 2000). La répartition des cellules ganglionnaires à la surface de la rétine traduit les différences dans la convergence du signal lumineux suivant les régions de la rétine : leur densité dépasse celles des cônes au niveau de la fovéa alors qu'on compte jusqu'à 200 bâtonnets convergeant vers une même cellule ganglionnaire en périphérie de la rétine (Curcio & Allen, 1990). Les cellules ganglionnaires respectent l'organisation centre ON (et périphérie OFF) ou centre OFF (et périphérie ON) des cellules bipolaires avec lesquelles elles communiquent. Toutefois, contrairement aux cellules bipolaires, les cellules ganglionnaires ne répondent pas par une hyperpolarisation ou une dépolarisation mais par une modulation de potentiels d'action.

On compte jusqu'à 15 types morphologiques différents de cellules ganglionnaires (Rockhill et al., 2002). Leur classification en groupes suivant leurs diverses caractéristiques morphologiques ou physiologiques fait encore débat. Une des classifications admise est le groupement en cellules X, Y et W, prenant en compte principalement les critères physiologiques (vitesse de conduction, fonction, type de réponse émise) mais aussi morphologiques (taille, schéma dendritique, types de récepteurs associés) (Stone, 1983; Brown, 1991). Les cellules W (40% des cellules ganglionnaires) reçoivent leurs stimuli

principalement des bâtonnets, via les cellules bipolaires et amacrines. Elles reçoivent des informations provenant de zones très étendues, en particulier en périphérie. Leur réponse (dépolariation pour les types centre ON et hyperpolarisation pour les type centre OFF) est faible et maintenue sur un temps relativement long. Elles sont très impliquées dans la vision des mouvements. Les cellules X sont plus nombreuses, représentant 55% du total des cellules ganglionnaires. Leur champ récepteur est plus restreint et elles communiquent avec au moins un cône ainsi que des bâtonnets. Elles émettent aussi une réponse prolongée dans le temps. Elles seraient responsables de la vision des couleurs dans son ensemble. Les cellules Y enfin sont les plus grandes mais aussi les moins nombreuses (5%). Elles présentent un champ dendritique très large et reçoivent des informations de cônes et de bâtonnets. Elles répondent principalement aux changements brusques d'image, de mouvement, d'intensité lumineuse. Leurs réponses sont généralement plus transitoires. Elles entrent dans le contrôle de la précision de la direction du regard. (Saito, 1983; Guyton & Hall, 2000; Wässle, 2004). Certains auteurs notent toutefois l'existence de cellules ganglionnaires ne rentrant pas parfaitement dans ce type de modèle, notamment par rapport aux critères morphologiques (Rockhill et al., 2002; Carciari, 2003), ajoutant de la complexité aux modes de codage de l'information visuelle.

B. Intégration du signal lumineux

1. Les différentes voies visuelles

Les axones des cellules ganglionnaires sortent du globe oculaire pour former le nerf optique. Les nerfs optiques droit et gauche se regroupent au niveau du chiasma optique où les fibres vont s'organiser suivant la latéralité de leur champ récepteur (Figure 12). Au delà du chiasma optique, les axones forment le tractus optique, à droite et à gauche, comportant des fibres provenant des deux yeux. Le tractus présente ensuite quatre cibles, formant trois voies principales (Ranc, 2006):

- dans le diencephale, le **corps genouillé** latéral du thalamus, puis le cortex visuel primaire. On parle de la voie **réтино-гэниculo striée** (Figure 12), responsable de la vision consciente.

- les **noyaux supra-chiasmatiques**, situés au dessus du chiasma optique, assurant le réflexe pupillaire à la lumière mais aussi la régulation du rythme circadien. Il s'agit de la voie **photique**.

- le **colliculus**, dans le mésencéphale, qui coordonne le mouvement de la tête et des yeux, et le **préectum**, qui assure la stabilisation de l'image et l'ouverture de la pupille. On parle de la voie **réтино-tectale**.

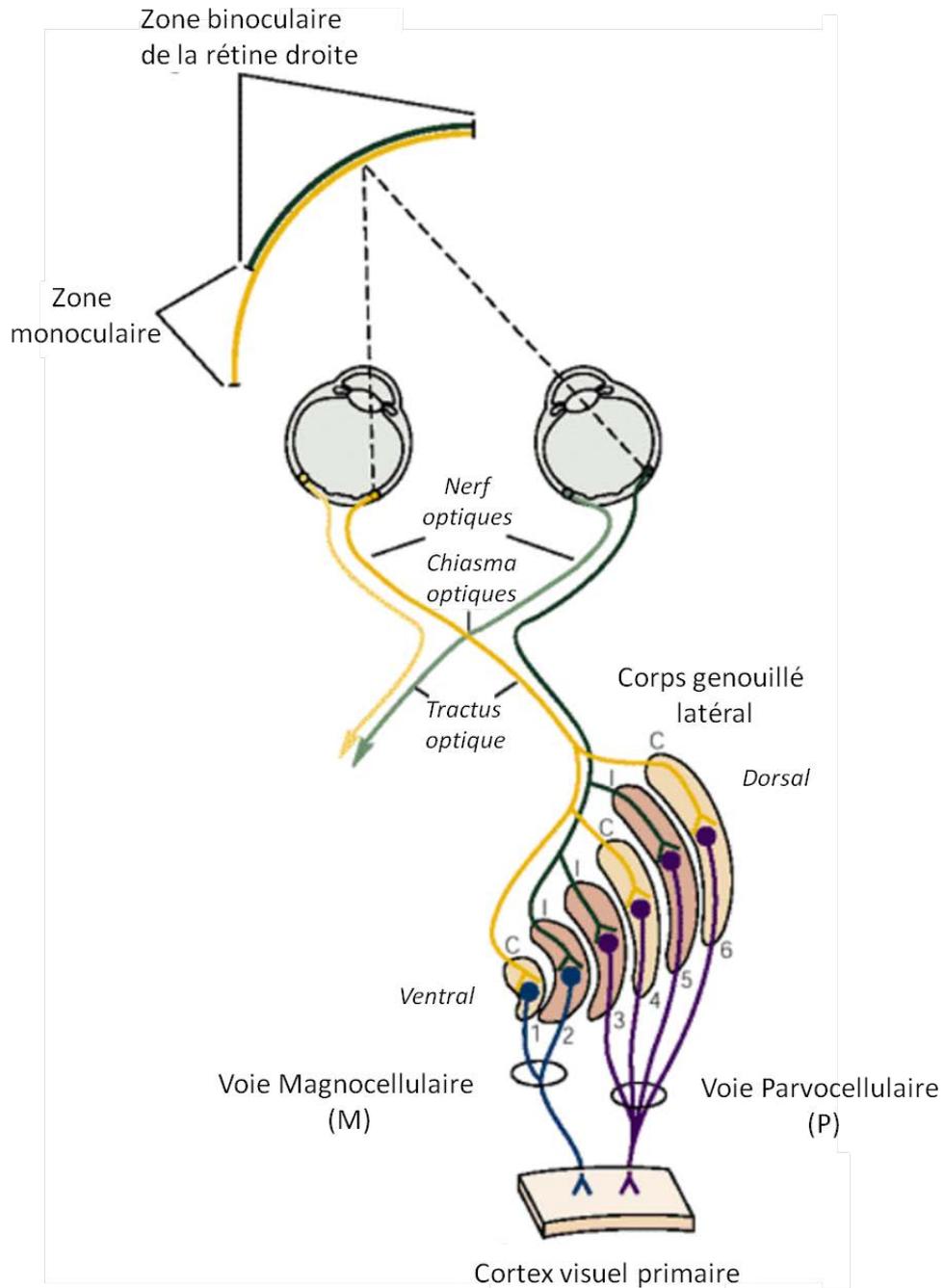


Figure 12 : Voie géniculée striée. Les voies visuelles photique et réтино-tectale ne sont pas représentées ici. (modifié d'après Wurtz & Kandel, 2000)

Le corps genouillé latéral, droit ou gauche, reçoit les axones des cellules ganglionnaires provenant des deux hémirétines percevant le champ visuel controlatéral. Il présente une structure en strates, chaque couche étant le lieu de relais des cellules ganglionnaires vers les neurones qui achemineront l'information jusqu'au cortex visuel primaire. Ces neurones, tout comme les cellules ganglionnaires, sont à centre ON ou OFF, avec un antagonisme centre-périphérie (Wurtz & Kandel, 2000).

Les informations issues de l'hémirétine nasale de l'œil controlatéral vont faire relais dans les couches 1, 4 et 6, et les informations provenant de l'hémirétine temporale de l'œil ipsilatéral sont dirigées vers les couches 2, 3 et 5. La correspondance n'est pas exacte mais chaque type de cellule ganglionnaire se dirige préférentiellement vers une couche particulière du corps genouillé latéral. En simplifiant, on considère que (d'après Sclar et al., 1990; Wurtz & Kandel, 2000; Ranc, 2006; Koeppen & Stanton, 2008):

- Les axones des cellules ganglionnaires de type X (cellules naines, type morphologique β) se dirigent vers les couches dites parvocellulaires (couches 3 à 6), formant le système P. De part les caractéristiques des cellules X, ce système est responsable de la vision précise (discrimination spatiale) et colorée.

- Les axones des cellules de type Y (cellules parasol, type morphologique α) font relais dans les couches magnocellulaires (couches 1 et 2), formant le système M. Ce type de système relaie les informations relatives aux contrastes lumineux ainsi qu'aux mouvements brusques.

- Les axones restant, classés dans la catégorie W (ou type morphologique γ), dont les caractéristiques et fonctions sont encore mal déterminées, trouvent leur relais dans les régions intermédiaires ventrales de chaque couche, dites coniocellulaires. On parle du système K, qui semblerait être sensible aux intensités lumineuses mais peu sensible aux informations chromatiques.

Au niveau du cortex visuel primaire, plus d'une trentaine d'aires contribuant à la perception visuelle ont été définies. Les aires principales (appelées V1 et V2) sont situées dans le cortex occipital. La multiplicité de ces aires et la communication des informations entre les différentes régions permet la construction d'une image complexe intégrée à un contexte multi sensoriel.

2. Codage de l'information lumineuse et colorée

Nous avons donc vu que l'information visuelle passait par plusieurs acteurs, chacun responsable de l'acheminement d'un certain type d'information. Ainsi, en première ligne sont les récepteurs, répartis en deux grandes catégories : les bâtonnets, sensibles à de très faibles luminances mais ne présentant qu'un seul type de pigment, et les cônes, beaucoup moins nombreux. Ces derniers sont principalement regroupés autour de la fovéa (zone d'acuité visuelle maximale), nécessitent une luminance plus importante pour fonctionner et sont repartis en trois groupes suivant le spectre de sensibilité de leur pigment (cônes L, avec un pic d'absorption dans les couleurs oranges, cônes M, avec un pic dans le vert, et cônes S, plus sensibles au bleu). La transmission de l'information se fait ensuite verticalement dans la rétine, avec les cellules bipolaires puis ganglionnaires, en direction du nerf optique, mais aussi latéralement, grâce aux cellules horizontales et amacrines. Les cellules bipolaires et ganglionnaires présentent la particularité de répondre à un champ récepteur organisé en un centre et une périphérie, avec un antagonisme de réponse aux informations provenant du centre et de la périphérie. Cette organisation est rendue possible et exacerbée par la possibilité de diffusion latérale de l'information. Ces cellules s'organisent aussi en différents types aux caractéristiques particulières, recevant les informations de champs récepteurs bien définis.

Ainsi, pour les bâtonnets, un seul type de cellule bipolaire prend en charge les informations, transmettant ainsi la luminance et les contrastes lumineux. L'organisation en opposition centre-périphérie, l'existence de cellules à centre ON et d'autres à centre OFF ainsi que les superpositions des champs récepteurs permettent la formation d'une image achromatique, principalement basée sur des contours et limites de contrastes. Ils sont aussi responsables des réactions d'adaptation à la luminance de l'œil.

Les cônes, en revanche, communiquent avec une variété plus importante d'intermédiaires. Les premières travaux sur la vision des couleurs, avec Grassman dès 1853 puis Maxwell en 1860, ont tenté de déterminer des équations mettant en jeu les trois récepteurs et reposant sur des réponses gradées à une longueur d'onde donnée suivant les caractéristiques d'absorption des trois cônes (Judd, 1966). Cette théorie suppose l'existence d'un système neural capable de comparer les signaux des trois types de cônes pour en extraire une information ainsi qu'un système de vision achromatique en parallèle pour apporter les informations relatives à la luminance des couleurs. Les avancées sur la structure de la rétine et les composantes neuronales des photorécepteurs jusqu'au cortex visuel révèlent une organisation bien plus

complexe. La théorie des couleurs opposées, proposée par Hering dès 1878, prend alors en compte l'organisation en champs récepteurs et l'antagonisme centre-périphérie (Hurvich & Jameson, 1957; Gegenfurtner & Sharpe, 2001). Les cellules ganglionnaires semblent fondamentales au codage des couleurs, leur champ récepteur étant organisé autour des caractéristiques des cônes : on remarque l'existence de cellules ganglionnaires dont le centre du champ récepteur est en majorité constitué de cônes L et la périphérie composée de cônes M. Ce dispositif permet une opposition rouge-vert, les informations émises par les cônes L étant stimulantes si la cellule est à centre ON ou inhibitrices si à centre OFF, et les cônes M ayant un effet opposé sur la réponse cellulaire. De la même manière, on définit des cellules ganglionnaires à opposition bleu-jaune, mettant en jeu les cônes S au centre et utilisant les informations venant de cônes L et M pour former l'information jaune en périphérie. Les cellules dont le champ récepteur est composé indifféremment de cônes S, M et L transmettent une information achromatique : blanc si l'ensemble des trois populations de cônes engendre une réponse, noir si à l'inverse ils ne transmettent aucune information (Figure 13).

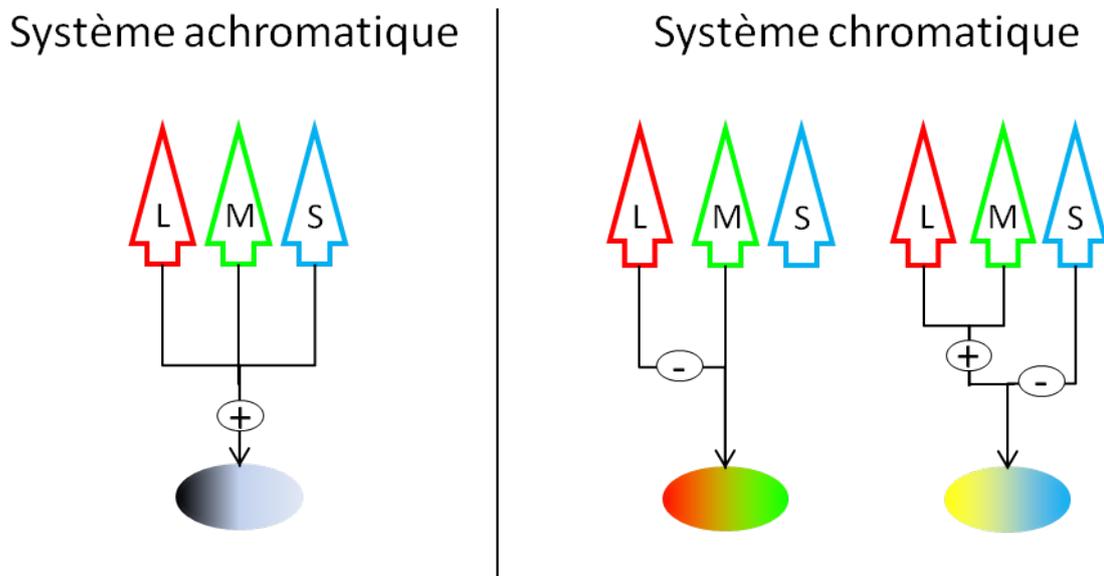


Figure 13 : Schématisation du principe de la théorie des couleurs opposées. Les cônes (M, L, S) activés communiquent avec les autres neurones de la rétine. L'opposition entre les réponses des différents cônes suivant leur spécialisation de spectre permet le codage des couleurs sur trois axes : la luminance (système achromatique), l'axe rouge-vert et l'axe bleu-jaune (système chromatique).

Le passage de l'information à travers la rétine va donc subir une première forme de codage. Les cellules ganglionnaires sont donc, pour certaines, porteuses d'une information colorée, et pour d'autres d'une information concernant la luminance et les contrastes lumineux. L'intégration de ces messages se fait ensuite au sein du cortex. Les premières études tendaient

à déterminer une zone spécialisée dans la vision colorée, identifiée comme la zone V4 chez l'homme (Lueck et al., 1989; Kleinschmidt et al., 1996), par analogie avec les découvertes chez le singe (Zeki, 1973), située en région ventro-médiale du lobe occipital temporal. Toutefois, les études plus récentes concluraient plutôt à une diversité des lieux d'intégration, la perception colorée résultant donc de l'activité simultanée de neurones appartenant à différentes régions corticales (Gegenfurtner & Kiper, 2003). En effet, les études de diverses lésions corticales chez l'Homme et le singe ont démontré que divers aspects de la perception des couleurs, tels que la constance de la perception, la mémoire des couleurs, leur discrimination, pouvaient être impactés séparément (Clarke et al., 1998; Schoppig et al., 1999). La perception des couleurs impliquerait donc une intégrations sur des plans plus divers que l'interprétation brute des ondes lumineuses. Les notions de sentiments liés aux couleurs, de préférence, de mémoire supposent aussi une intégration complexe des couleurs à différents niveaux corticaux.

II. Vision des couleurs chez les animaux

A. Origines de la vision : des cyanobactéries aux yeux caméruaires

L'origine de la vision et son évolution ont été et sont toujours difficiles à établir. De nombreuses théories ont été proposées, se basant sur les éléments physiologiques, morphologiques, génétiques. Les éléments proposés ici correspondent aux modèles actuellement admis par de nombreux auteurs et repris dans les revues les plus récentes (Land & Fernald, 1992; Arendt, 2003; Fernald, 2004; Plachetzki et al., 2005; Feuda et al., 2012; Gehring, 2014) mais sont bien évidemment sujets à modifications suivant les avancées réalisées dans ce domaine. Nous présenterons succinctement l'apparition des premiers photopigments, leur intégration dans des structures de base que sont les photorécepteurs puis l'organisation des photorécepteurs associés à d'autres types cellulaires en yeux. Le sujet de cette thèse portant sur les Chimpanzés, nous suivrons la lignée évolutive des Primates à partir des cyanobactéries puis remontant les Procaryotes, Eumétazoaires, Bilatériens, Vertébrés et Mammifères. Les principales évolutions menant à la formation des yeux tels qu'on les retrouve chez les vertébrés sont résumées dans la Figure 16.

1. Apparition des pigments visuels

La capacité à détecter les rayons lumineux a présenté très rapidement un avantage évolutif majeur. Un des plus vieux fossiles macroscopiques connu, la cyanobactérie, eubactérie procaryote, présentait la capacité de photosynthèse, utilisant donc la source lumineuse comme énergie pour la machinerie cellulaire. Deux éléments démontrent que les cyanobactéries actuelles peuvent détecter la lumière : l'existence de rythme circadien et les déplacements en fonction d'une source lumineuse, la phototaxie. Les cyanobactéries fossiles présentaient-elles ces capacités ? L'étude des cyanobactéries actuelles, large famille en descendance directe de fossiles datés à 3,5 milliards d'années pour les plus vieux, nous permet d'avancer des hypothèses quant aux mécanismes cellulaires de leurs ancêtres. L'existence d'un rythme circadien chez les cyanobactéries a été démontré chez les espèces actuelles, bien que les détails des mécanismes et surtout la nature du pigment entrant en jeu dans la détection des variations de luminosité soient encore inconnus (Dong & Golden, 2008). D'autre part, la régularité des dépôts de stromatolithes, roches sédimentaires constituées entre autres de couches de cyanobactéries, tendraient à démontrer un dépôt cyclique régulier correspondant à des cycles d'activité d'environ 20 heures (Gehring, 2014), ce qui serait en faveur d'une origine de ces cycles chez les cyanobactéries fossiles. Une phototaxie, permettant le déplacement des organismes vers les zones d'éclairement favorable (suffisamment pour un fonctionnement optimal de la photosynthèse mais sans excès pour éviter les dégâts causés sur l'ADN par les rayons UV), a aussi été démontrée chez les cyanobactéries actuelles (Ng et al., 2003; Bhaya, 2004). L'étude d'une cyanobactérie terrestre, *Leptolyngbya* sp., qui présente une phototaxie positive lente en direction d'une source lumineuse, a mis en évidence des zones à l'extrémité distale de chaque trichome composées de globules lipidiques riches en caroténoïdes. Des études par microspectrométrie ont déterminé un pic d'absorption à 456 nm, compatible avec l'hypothèse de pigments homologues à la rhodopsine (Albertano et al., 2000). Si l'implication d'une opsine dans ces mécanismes chez les cyanobactéries n'a pas été formellement identifiée, le rôle de ces pigments dans la phototaxie chez des organismes proches, les algues unicellulaires eucaryotes telles que les *Chlamydomonas*, a été démontré (Foster et al., 1984; Sineshchekov et al., 2002). Ces études laissent donc supposer une apparition très tôt de pigments photosensibles de type rhodopsine, dès les stades de vie unicellulaire procaryote, et leur implication dans des mécanismes leur permettant une meilleure adaptation à leur milieu.

L'origine commune des opsines remontant à la vie aquatique se traduit d'autre part pas le spectre visible relativement étroit comparé au spectre lumineux total : l'eau chargée en

particules agissant comme un filtre, les espèces aquatiques primitives n'étaient pas exposées à l'ensemble du spectre lumineux (Fernald, 1988). Aujourd'hui la majorité des espèces terrestres gardent cet héritage aquatique, bien que certains insectes, reptiles, oiseaux et même poissons aient développé plus tardivement des opsines leur permettant d'élargir leur spectre visible aux ultraviolets (Jacobs, 1992; Fleishman et al., 1993). Les études phylogéniques concernant l'évolution des opsines les séparent généralement en deux grandes catégories : les opsines microbiennes, très hétérogènes, parmi lesquelles on retrouve les opsines des cyanobactéries actuelles, et les opsines animales, récepteurs couplés à une protéine G (Gehring, 2014). Nous ne détaillerons pas ici les opsines microbiennes.

2. Evolution des structures visuelles

a) *Les photorecepteurs*

Les pigments visuels permettent la transformation d'un rayonnement en une énergie chimique lors de la phototransduction. Les opsines animales sont des protéines membranaires qui vont agir à travers une cascade déclenchée par l'activation d'une protéine G. D'abord intégrés dans des structures membranaires simples, les pigments visuels ont peu à peu fait partie de structures plus spécialisées, plus adaptées à la captation des informations lumineuses et la transmission des messages : les photorécepteurs. On distingue deux types de photorécepteurs, les **ciliés** et les **rhabdomériques** différenciés par leur morphologie (cils ou microvillosités), les familles d'opsine présentes et les mécanismes de phototransduction : les récepteurs rhabdomériques se dépolarisent lors de l'arrivée d'un rayon lumineux, la cascade déclenchée aboutissant à l'ouverture des canaux ioniques alors que les récepteurs ciliés répondent par une hyperpolarisation (Gerhart & Kirschner, 1997). De nombreux indices laissent supposer une origine commune à ces deux types de récepteurs.

En premier il s'agit de cellules neuronales spécialisées dans la transformation d'une information lumineuse en une information électrique, assurant donc la même fonction mais différant sur les mécanismes mis en jeu ou les stratégies morphologiques permettant une meilleure captation des rayons lumineux (cils dans un cas et microvillosités dans l'autre).

D'autre part, les opsines exprimées sont différents sous-types d'une même famille, laissant supposer des duplications à partir d'un même ancêtre commun. De même, les gènes codant pour des acteurs de la phototransduction, telle que la transducine, sont identiques quel que soit le type de photorécepteur présent (Arendt, 2003). On retrouve généralement plus de récepteurs rhabdomériques chez les invertébrés et de ciliés chez les vertébrés. Toutefois, cette

répartition n'est pas exactement stricte puisque les cas d'invertébrés présentant des photorécepteurs de type cilié sont loin d'être exceptionnels (Arendt et al., 2004) et certains auteurs considèrent les cellules ganglionnaires de la rétine comme des récepteurs rhabdomériques ayant évolué dans leur morphologie et fonction, en raison de leur utilisation de mélanopsine, une des sous-familles d'opsines présentes chez les récepteurs rhabdomériques (Isoldi et al., 2005; Dacey et al., 2005).

Enfin, la quasi-totalité des espèces de Bilatériens présentent un groupe de gènes, *Pax6*, codant pour des facteurs de transcription impliqués dans le développement des formations visuelles (Chow et al., 1999 6; Gehring & Ikeo, 1999 6; Plachetzki et al., 2005). L'étude de la lignée des Cnidaires, présentant des yeux morphologiquement proches de ceux des vertébrés (simples, avec une vision par réfraction), a démontré que le gène exprimé serait une forme proche du gène ancestral de *Pax6* : *PaxB* (Kozmik et al., 2003). L'origine commune des photorécepteurs se situerait donc avant la séparation des Bilatériens et des Cnidaires, il y a environ 600 millions d'années.

b) Les yeux

Les photorécepteurs se sont ensuite organisés en structures plus complexes, permettant une perception de l'information lumineuse plus efficace et complexe : les yeux. Si l'on considère l'ensemble des espèces présentant des formations visuelles spécialisées (96% des espèces animales connues) (Land & Fernald, 1992), on retrouve une très grande diversité de forme et de fonctionnement des yeux. La question de l'origine de structures aussi complexes que celles qu'on retrouve chez les mammifères a longtemps posé problème, depuis Darwin lui-même qui trouvait difficile d'expliquer une telle complexité par la sélection naturelle (Darwin, 1963). Les homologues dans les mécanismes génétiques de contrôle de l'organogenèse chez les protostomiens (arthropodes, mollusques) et les deutérostomiens (vertébrés, échinodermes) tend à faire remonter l'apparition de l'œil chez un ancêtre commun aux premiers stades des Bilatériens, il y a environ 550 millions d'années.

Le modèle actuel propose un œil originel (œil "prototypique") composé de deux cellules : un photorécepteur et une cellule pigmentaire servant à la formation et au recyclage des pigments visuels (Gehring & Ikeo, 1999). On retrouve une telle organisation au stade larvaire du polychète *Platynereis dumerilii* (Arendt et al., 2002, voir Figure 14). A partir de cette structure basique, les yeux se sont peu à peu différenciés, complexifiés, aboutissant à une variété morphologique : yeux simples (ou camérulaires) chez les vertébrés et certains mollusques ; yeux composés chez les arthropodes ou encore yeux en coupe pigmentée chez de

nombreux invertébrés. Nous ne nous intéresserons ici qu'aux yeux simples dans la lignée des Bilatériens, ce type étant celui retrouvé chez l'intégralité des vertébrés.

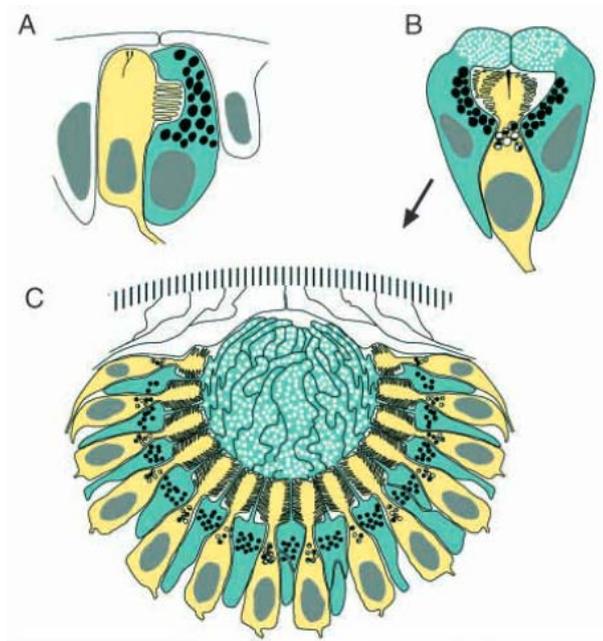


Figure 14 : Représentation schématique des formations visuelles au stade larvaire (A) et adulte (B,C) chez le polychète *Platynereis dumerilii*. Le stade larvaire est considéré comme étant proche de l'organisation primitive de l'œil "prototypique" : une cellule photoréceptrice (en jaune), de type rhabdomérique ici, associée à une cellule pigmentée (en bleu). D'après Arendt et al., 2002.

3. Evolution de la vision chez les premiers vertébrés

a) Cinq lignées de photopigments

Les vertébrés forment une très large famille d'espèces au sein de laquelle la présence d'yeux simples associés à un système neuronal permettant la formation d'images est quasiment systématique. Les pigments visuels sont composés d'une apoprotéine, l'opsine, associée de manière covalente à un chromophore, dérivé de la vitamine A. On retrouve chez les vertébrés deux chromophores : le 11-cis retinal (celui présent chez l'Homme) et le 11-cis-3,4-dehydroretinal. La vision des couleurs repose sur deux éléments de base : la présence de récepteurs multiples dont les spectres d'absorption diffèrent et la présence de systèmes comparateurs. Les vertébrés actuels présentent une très grande diversité d'opsines, qui peuvent être classifiés en 5 groupes: SWS1, SWS2, RH1, RH2 et LWS (Yokoyama, 2002). Du groupe RH1 descendent les opsines présentes dans les bâtonnets. Les autres groupes d'opsines se retrouvent dans les cônes.

L'étude des lamproies, poissons du groupe des Petromyzoniformes, descendant des Agnathes (vertébrés sans mâchoire), nous informe sur les caractéristiques des formations

visuelles avant la divergence des Gnathostomes (vertébrés ayant une bouche possédant une mâchoire), il y a environ 430 millions d'années. Les lamproies possèdent l'ensemble des opsines appartenant aux 5 groupes retrouvés chez les gnathostomes (Collin et al., 2003), ce qui laisse supposer que les origines de ces groupes se situent avant la séparation de ces différentes branches. Concernant les photorécepteurs, le type primitif présent chez les premiers vertébrés a longtemps fait débat, depuis les premières propositions de Schultze en 1867 qui considérait que les cônes avaient évolué à partir des bâtonnets. Toutefois, l'apport de la génétique et des analyses moléculaires ont déterminé que les opsines du groupe RH1 étaient apparues plus tard, après la mise en place du groupe LWS, SWS1 et SWS2 (Hisatomi & Tokunaga, 2002, Figure 15). Ces résultats proposent donc que les opsines présentes dans les bâtonnets sont l'objet d'une évolution plus récente à partir d'opsines retrouvées dans les cônes. D'autre part, l'étude de lamproies de l'hémisphère Sud a démontré que ces espèces présentaient 5 types morphologiques de photorécepteurs, tous homologues à des cônes (Meyer-Rochow & Stewart, 1996; Collin et al., 1999). Ces éléments mènent donc au consensus actuel plaçant la vision photopique (vision diurne), assurée principalement par les cônes, comme plus ancienne que la vision scotopique (vision crépusculaire), permise par les bâtonnets, et dont l'origine des familles d'opsine remonte au Cambrien, il y a plus de 430 millions d'année.

Evaluer la présence et la nature des éléments permettant la comparaison des informations transmises par les divers photopigments au cours de l'évolution est un défi qui reste encore à être relevé. L'absence de marqueurs moléculaires ou paléontologiques concernant la manière dont les espèces percevaient les informations lumineuses fait que les connaissances à ce niveau sont encore très limitées. L'observation de comportements dépendant de certains spectres lumineux chez certains invertébrés tend à supposer que des systèmes de comparateurs rudimentaires existaient déjà avant la divergence des vertébrés. La vision des couleurs sous-entend ensuite une capacité neuronale de codage et d'intégration. La rétine organisée en 3 couches (pHORécepteurs, cellules bipolaires, cellules ganglionnaires) et la communication latérale au sein de ces couches assurées par les cellules horizontales et amacrines sont des structures très conservées chez les vertébrés terrestres. On date donc généralement la mise en place de ces systèmes neuronaux à 500 millions d'années environ, avant la sortie de l'eau des premiers vertébrés. L'organisation de la rétine s'est dessinée progressivement, en parallèle de l'évolution morphologique et fonctionnelle des yeux.

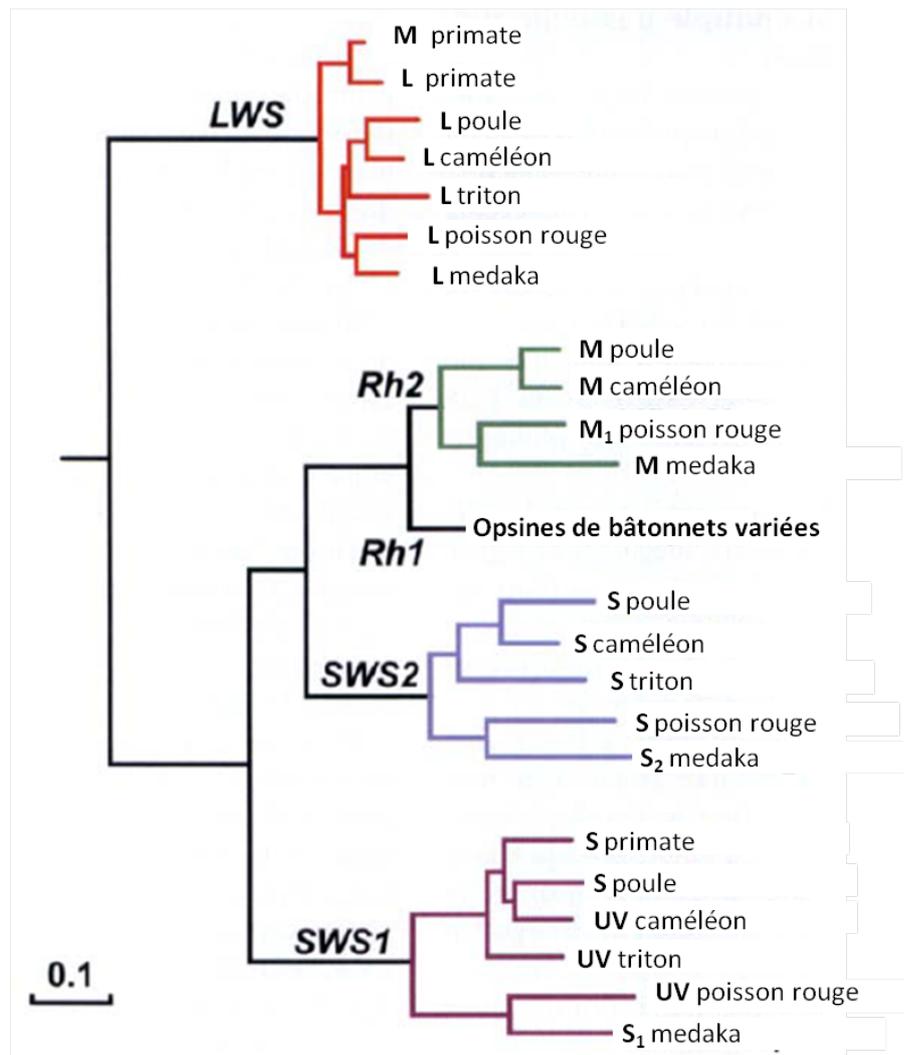


Figure 15 : Arbre phylogénétique des opsines retrouvées chez les vertébrés, élaboré à partir des séquences d'acide aminé en utilisant la méthode de *Neighbour Joining*. L'échelle représente le taux de substitution de chaque acide aminé. Modifié, d'après Hisatomi & Tokunaga, 2002.

b) Formation du globe oculaire

Les vertébrés ont en commun la présence d'yeux cavitaires situés en position cervicale latérale et présentant un certain nombre d'annexes permettant une vision précise et adaptée au mode de vie. La séquence évolutive de ce type d'yeux pose encore de nombreuses questions aujourd'hui. Les premières observations embryologiques et morphologiques menaient à des hypothèses d'origine polyphylique des yeux : une morphologie commune mais pas de lien génétique donc reposant sur des évolutions parallèles. Toutefois, ces hypothèses mettaient en jeu 40 à 60 évolutions pour arriver aux structures observées aujourd'hui, ce qui était difficilement compatible avec les principes de sélection naturelle. Les découvertes récentes portant sur le gène Pax6, commun à l'ensemble des vertébrés et semblant diriger la formation

des yeux, a fortement favorisé une idée d'origine monophylique des yeux : tous les yeux camérulaires des vertébrés présenteraient un ancêtre commun et une base génétique identique.

Les yeux des lamproies sont très similaires à ceux retrouvés chez les gnathostomes : camérulaires, avec un cristallin, un iris et des muscles extraoculaires. Leur rétine présente également une structure identique. Au stade larvaire en revanche, les lamproies présentent des yeux de petite taille, coniques, sans cornée ni iris ni cristallin et enfoncés sous une peau dépigmentée et équipés d'une rétine peu différenciée. Ces yeux sont aveugles (ne forment pas d'image) et servent surtout au rythme circadien de la larve. Or ce même type d'yeux est retrouvé chez les Myxines (*Myxiniidae*), groupe d'agnathes dont l'origine est encore plus ancienne que les lamproies. Le développement des yeux vers un stade adulte est ensuite très lent. En 5 ans, la rétine va se différencier dans un ordre identique à celui observé au cours de l'organogenèse de l'œil des vertébrés : cellules ganglionnaires, horizontales et amacrines, photorécepteurs et enfin cellules bipolaires. Au moment de la métamorphose, la rétine termine sa différenciation complète, le cristallin se développe en s'invaginant à partir d'une placode qui lui est dédiée, la cornée se forme en deux couches (une sclérique et une dermique) et les muscles extraoculaires apparaissent. Cet enchaînement d'évènement menant d'un type d'œil présent chez les myxiniformes à un œil semblable à celui des vertébrés pourrait s'approcher de la séquence évolutive à l'origine des yeux des vertébrés actuels.

Le rôle du gène Pax6 dans le contrôle de l'organogenèse des yeux est depuis longtemps établi, dès l'association de divers mécanismes moléculaires et cellulaires aboutissant à une fonction visuelle primitive. De quelle manière la structure et le fonctionnement des yeux se sont complexifiés jusqu'aux stades observés aujourd'hui ? Différentes hypothèses encadrent ces mécanismes. Dans un premier temps, les duplications et divergences de gènes engendrent une diversité telle que celle observée pour les opsines et les diverses capacités d'absorption. Un second phénomène, identifié comme étant responsable, entre autres, de l'apparition du cristallin, met en jeu des séquences régulatrices, des amplificateurs, à la base d'un recrutement de gènes aboutissant à la formation de structures plus complexes. Ainsi, l'intercalation de gènes codant pour divers enzymes et protéines courtes sous le contrôle d'un même amplificateur a permis la formation de nouvelles protéines créant un milieu translucide, adapté au passage des ondes lumineuses. L'avantage évolutif en résultant, associé à un recrutement de gènes de plus en plus nombreux ont aboutit à la formation d'un cristallin de plus en plus complexe et organisé (Piatigorsky & Wistow, 1989). Ce modèle est applicable à l'apparition

d'autres composants de l'œil, tel que l'iris ou encore les muscles intrinsèques permettant l'accommodation du cristallin.

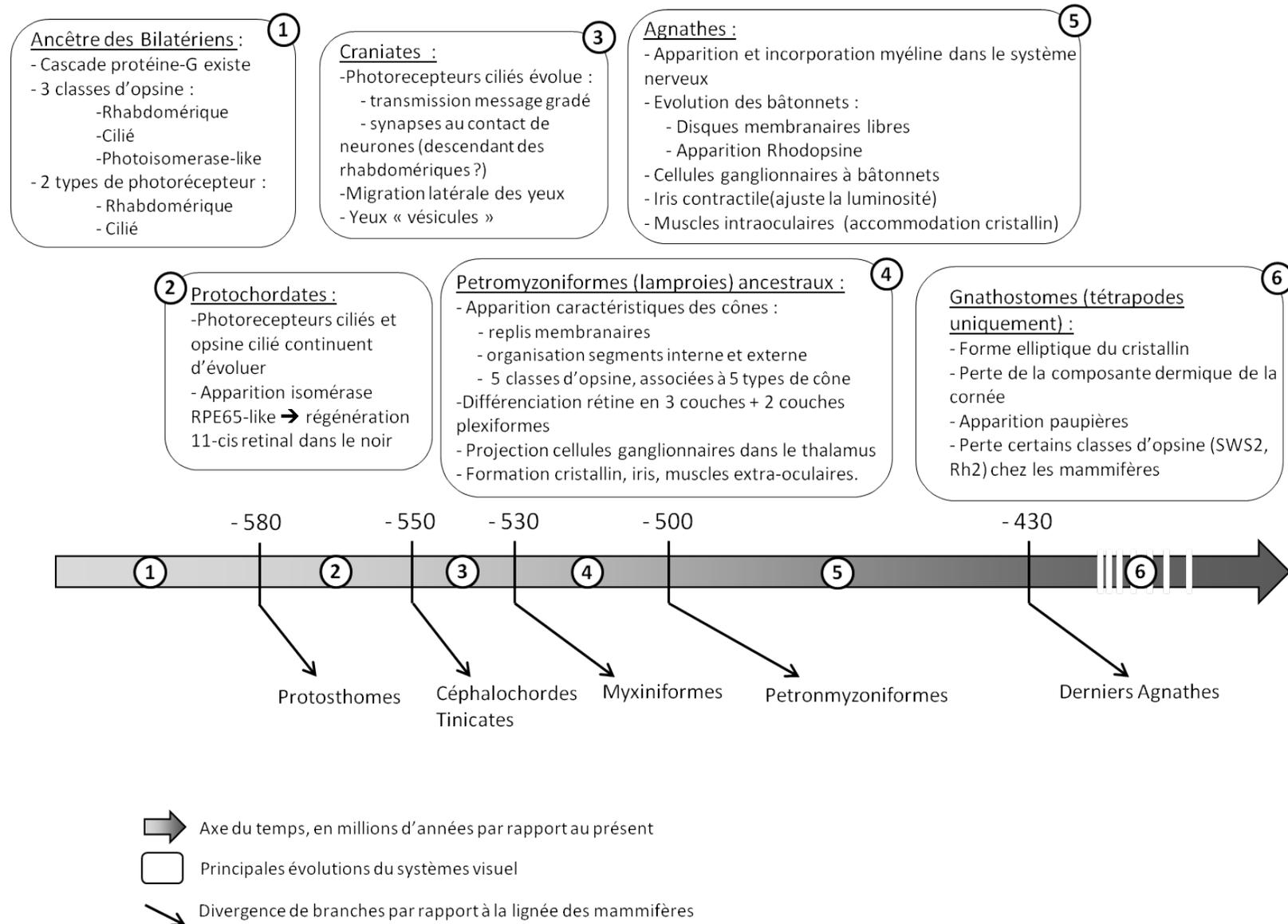


Figure 16 : Proposition de séquence des principaux stades évolutifs menant à la formation de yeux camérolaires sur la lignée de mammifères. (adapté d'après Lamb et al., 2007)

B. Vision des couleurs chez les Mammifères

1. Bases génétiques

a) Monotrèmes, Marsupiaux et Euthériens

Les mammifères actuels sont répartis en trois clades principales : les **monotrèmes**, singuliers par le fait qu'ils pondent des œufs tout en étant classés comme des mammifères, les **marsupiaux**, caractérisés par l'absence de placenta et le développement du fœtus dans une poche ventrale de la mère, et les **euthériens**, aussi appelés placentaires. Les études génétiques des gènes codant pour les opsines ont révélé que seules trois familles d'opsines de cônes, sur les quatre présentes chez les vertébrés, sont retrouvées chez les mammifères : SWS1, SWS2 et LWS (Bowmaker, 2008), voir Figure 17.

Les monotrèmes, qui ont divergé les premiers de la branche des mammifères primitifs il y a environ 165 millions d'années, présentent deux types de cône fonctionnels, portant des opsines de la famille des SWS2 et LWS (Davies et al., 2007). Un fragment de gène appartenant à la famille des SWS1 a aussi été retrouvé, laissant supposer que les premiers monotrèmes présentaient encore trois types de cônes fonctionnels avant de perdre SWS1. Les marsupiaux et les euthériens trouvent leur dernier ancêtre commun il y a environ 150 millions d'années. Les opsines présentes chez ces deux groupes appartiennent à deux familles, SWS1 et LWS. La plupart des espèces ne présentent que deux types de cônes fonctionnels, ce qui les rend dichromates. On observe aussi quelques cas de monochromatie, avec la disparition du gène SWS1 (principalement chez les espèces nocturnes) ou de trichromatie, chez certains primates et marsupiaux. Un cas particulier apparaît chez certains marsupiaux australiens où un troisième type de cône présentant un profil d'absorption retrouvé généralement pour les opsines de la famille Rh2 a été identifié (Arrese et al., 2002). Toutefois, aucun gène de cette même famille n'a été retrouvé pour le moment, favorisant donc l'hypothèse d'une duplication du gène LWS (Strachan et al., 2004), tel que cela est observé chez les primates (voir paragraphe II.C.2). Malgré tout, l'hypothèse d'un gène hérité de l'origine commune des vertébrés ne peut être entièrement écartée.

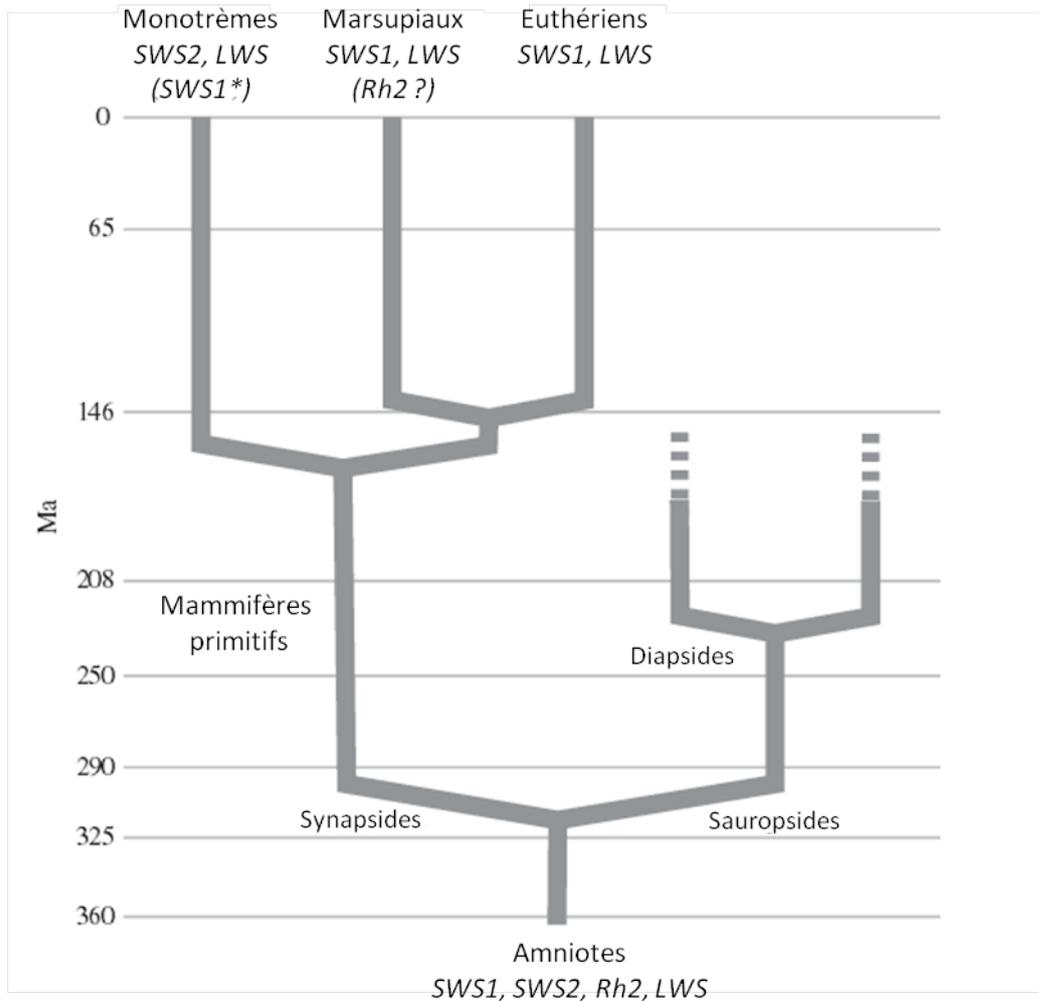


Figure 17 : Arbre phylogénétique des mammifères et la répartition des familles d'opsines dans les différents groupes. Modifié, d'après Jacobs, 2009.

b) Génétique et variations de la vision des couleurs

Les opsines de la famille SWS1 ou SWS2, sensibles aux courtes longueurs d'onde, sont codées par un gène présent sur le chromosome 7, contrairement aux opsines de la famille LWS, codées par un gène situé sur le chromosome X.

Les opsines dérivant de la famille LWS présentent, à travers les différentes espèces de mammifères, de nombreuses variations au niveau du spectre d'absorption. Ainsi, certaines espèces présentent, en plus de cônes S sensibles au bleu (pic entre 400 et 450 nm), des cônes dont le pic d'absorption se situe dans les grandes longueurs d'onde (cônes L, pic supérieur à 540 nm, présent par exemple chez les Canidés, les Félinés, les Mustélinés, mais aussi les Ovins, Bovins ou encore les Cétacés), ou des cônes dont le pic d'absorption est décalé vers des longueurs d'onde intermédiaires (cônes M, pic entre 510 et 540 nm, présents chez les

Rongeurs et les Lagomorphes). Ces variations sont classiquement attribuées à des mutations intéressant un nombre restreint de sites au niveau des opsines. Ainsi, on considère que cinq sites critiques (acides aminés aux positions 180, 197, 277, 285 et 308) sont responsables de la plupart des variations au sein des opsines dérivant de la famille LWS (Yokoyama & Radlwimmer, 1998, 1999). Le gène LWS, situé sur le chromosome X, a aussi subi chez certains primates, et potentiellement chez certains marsupiaux, des phénomènes de duplication, permettant la trichromatie. Nous détaillerons ce phénomène dans un paragraphe futur.

Les opsines de la famille des SWS1 présentent aussi un certain nombre de variations, dont une directement liée à la vie terrestre et l'exposition à l'ensemble du spectre lumineux sans filtre aquatique : la capacité de perception des ultraviolets (pic d'absorption <400 nm), observée chez certains rongeurs (rats, souris, géomys) ou les chauve-souris. La vision des ultraviolets se retrouve aussi chez d'autres vertébrés, tels que certains reptiles ou oiseaux, et représenterait un exemple de coévolution, non pas héritée d'un même ancêtre commun mais résultant de l'exposition aux mêmes conditions écologiques. Un petit nombre d'acides aminés au site de fixation du chromophore semble impliqué dans ces variations de pic d'absorption, mais les bases moléculaires et génétiques exactes de la vision des UV restent encore à préciser (Jacobs, 1992; Shi et al., 2001). Ce gène a aussi subi des phénomènes de dégénérescence et de perte de fonctionnalité chez les espèces nocturnes mais aussi chez les mammifères marins (voir paragraphe suivant).

2. Vision des mammifères nocturnes

On considère généralement que les premiers mammifères étaient de petite taille, terrestres, et surtout nocturnes jusqu'à l'extinction Crétacé-Tertiaire qui a touché les dinosaures, libérant de nombreuses niches écologiques (Martin, 2006). Comme décrit précédemment, les cônes ne sont fonctionnels et utiles à la vision des couleurs que sous des conditions de luminosité suffisantes. La vision nocturne repose donc en quasi totalité sur les bâtonnets, dont les opsines descendent de la famille Rh1, présentes chez l'ensemble des vertébrés. La période de vie nocturne des premiers mammifères est supposée comme étant à la base de la perte des familles d'opsines telles que Rh2 et SWS2 pour les mammifères autre que les monotrèmes. Les espèces aujourd'hui nocturnes présentent certains points communs dans leur vision (ou absence de vision) des couleurs. Mais on remarque aussi des différences entre

ces espèces, ce qui rend les datations et enchainements précis des évènements difficiles à déterminer.

On observe tout d'abord que l'ensemble des espèces de mammifères, même celles exclusivement nocturnes, présentent des cônes fonctionnels à opsines descendant des LWS, avec des caractéristiques de cônes L pour les espèces nocturnes (Wang, 2003; Tan et al., 2005). Le mode de vie de la plupart des espèces comportant une activité crépusculaire, la présence de cônes fonctionnels sensibles aux émissions rouges peut s'expliquer par l'avantage évolutif apporté. Toutefois, la grande conservation de ces gènes à travers les lignées strictement nocturnes laisse supposer que ces cônes présentent une fonction autre que celle de la vision des couleurs. Certains auteurs considèrent que les cônes L ont chez les espèces nocturnes un rôle dans la régulation des rythmes circadiens de certains mécanismes biologiques (Nei et al., 1997).

Concernant les opsines descendant des familles SWS1, deux particularités sont observées. Tout d'abord, un certain nombre d'espèces nocturnes se caractérise par l'absence d'opsine SWS1, ne présentant donc que des cônes à opsine LWS. Les gènes SWS1 sont toutefois toujours présents dans le génome, mais les protéines codées sont rendues non fonctionnelles par diverses mutations ou délétions. La diversité des modifications touchant ces gènes non fonctionnels amène à considérer ces évènements comme étant intervenus de manière indépendante dans les différentes lignées (Zhao et al., 2009). Les mécanismes menant à la perte de fonctionnalité des cônes S restent encore à définir. En effet, si l'on considère que la perte de ces cônes est une conséquence de la vie nocturne, leur absence ne représenterait pas de désavantage évolutif et provoquerait au contraire une économie en terme de flux d'informations à analyser. Or comment expliquer que de nombreuses espèces nocturnes possèdent encore des pigments SWS fonctionnels ? De même, en considérant l'origine nocturne commune des mammifères, comment l'ensemble des espèces diurnes ou crépusculaires a-t-il conservé la fonctionnalité des cônes S ? D'autres facteurs entrent donc en jeu dans cette perte de la dichromatie, mais leur nature n'est pas encore connue (Jacobs, 2009).

La seconde particularité des pigments issus de la famille SWS1 chez les mammifères nocturnes est la capacité de certains à détecter les ultraviolets, avec un pic d'absorption aux alentours de 360 nm. Les études génétiques d'opsines sensibles aux UV chez plusieurs espèces de chauve-souris et de rongeurs ont démontré que les 9 sites connus pour déterminer un tel spectre d'absorption étaient identiques à ceux retrouvés chez l'ancêtre commun des mammifères. La vision des UV était donc présente chez les mammifères primitifs et a été

conservée chez les espèces nocturnes. La variation du pic d'absorption vers des longueurs d'onde supérieures à 400 nm serait donc intervenue dans un second temps, de manière indépendante dans les différentes lignées, en jouant sur deux sites clés de l'opsines : les acides aminés en position 86 et 90 (Hunt et al., 2007).

Enfin, les mammifères nocturnes se distinguent par la topographie des cônes et des bâtonnets sur la rétine. Un fort déséquilibre en faveur des bâtonnets est observé, avec seulement 0,5 à 3% de cônes sur l'ensemble des photorécepteurs (contre 8 à 95% chez les mammifères diurnes), ce qui permet une optimisation de la vision scotopique, en première ligne dans des conditions de faible luminosité. L'organisation est aussi modifiée. Ainsi, chez certaines espèces nocturnes de primates, le tarsier *Tarsius spectrum* et le lémur *Microcebus murinus*, le gradient de densité des cônes S est inversé : plus important en périphérie alors que les autres mammifères présentent un pic de densité au niveau de la *fovea centralis* (Hendrickson et al., 2000; Dkhissi-Benyahya et al., 2001). De ce fait, on suppose que les espèces possédant ce genre de distribution ne peuvent percevoir les couleurs dans leur champ de vision d'acuité visuelle maximale. Les avantages permis par cette topographie sont encore à préciser.

3. Cas des mammifères marins

Le terme de mammifère marin ne désigne pas un ensemble taxonomique mais un groupe d'espèces de différentes lignées qui ont connu un retour à une vie entièrement ou partiellement aquatique. On compte aujourd'hui près de 130 espèces descendant d'au moins cinq lignées : les cétacés (baleines, orques, dauphins, cachalots, marsouins ...), les siréniens (lamantins et dugongs), les pinnipèdes (phoques, morses, otaries ...), les ursidés (ours polaire) et les mustélidés (loutre de mer et loutre marine) (Pompa et al., 2011). Au moins quatre autres lignées ont aussi évolué vers une vie aquatique ou semi-aquatique mais sont à présent éteintes (*Desmostylia*, *Kolponomos*, *Thalassonius*, *Ichthyoconodon*). De par ce retour secondaire à la vie marine, on observe chez ces espèces des traits particuliers s'ajoutant aux caractéristiques décrites chez les autres mammifères.

Les cétacés présentent des yeux fortement remaniés par la vie aquatique et adaptés aux conditions de vie sous-marine. La vision de ces espèces n'est pas orientée vers une grande acuité, le développement de systèmes d'écholocation permettant une analyse précise de l'organisation de l'environnement. La vision est toutefois importante pour la discrimination des différentes proies ou encore la reconnaissance des partenaires. Les yeux des cétacés sont

sensibles aux fortes luminosités, avec une large pupille capable de se fermer de manière importante lors de l'exposition à des luminosités élevées, lors de remontées hors de l'eau par exemple (Supin et al., 2001; Mass & Supin, 2002). Ils présentent une rétine dominée par les bâtonnets, avec seulement 1% de cônes (Kastelein et al., 1990; Peichl et al., 2001). Une première particularité concernant les opsines se situe dans les photopigments des bâtonnets : le spectre d'absorption des bâtonnets chez les baleines a été déterminé comme étant plus large que celui des espèces terrestres et avec un pic d'absorption décalé vers des longueurs d'onde plus courtes (480-490 nm contre 500 nm en moyenne chez les mammifères terrestres) (Fasick & Robinson, 2000; Southall et al., 2002). D'autre part, des études immuno-histochimiques ont démontré l'absence de cônes S dans de nombreuses espèces de dauphins et de baleines. Les séquençages génétiques ont confirmé la présence de gènes SWS1 mais rendus non fonctionnels par une accumulation de mutations et de délétions, à l'image de ce qui est observé chez les espèces nocturnes (Robinson & Newman, 2002; Levenson & Dizon, 2003). Toutefois, des expériences comportementales chez le dauphin souffleur (*Tursiops truncatus*) laisse supposer la participation de deux pigments différents dans la discrimination des couleurs (Griebel & Schmid, 2002). Contrairement à ce qui est observé chez les autres mammifères, il est donc possible que les opsines de bâtonnets chez les cétacés participent aussi à la vision des couleurs, en ayant un spectre d'absorption se rapprochant de celui des opsines de cône S.

Un autre groupe présentant une adaptation à la vie sous-marine est le groupe des pinnipèdes, comportant les phoques, les otaries et les morses. Ces espèces ne sont pas strictement aquatiques et passent une partie de leur vie hors de l'eau. Elles réalisent toutefois leurs activités de chasse, de reproduction et de déplacement dans l'eau. Les adaptations observées sont très proches de celles décrites chez les cétacés, témoignant d'une vision optimisée pour les phases de plongée profonde. On observe en effet des yeux de grande taille, très sensibles aux fortes luminosités mais avec une meilleure acuité visuelle. La rétine est très densément peuplée, avec une forte majorité de bâtonnets, dans des proportions semblables à celles observées chez les cétacés (Peichl & Moutairou, 1998; Peichl et al., 2001). De même, les études immuno-histochimiques ont démontré l'absence de cônes S et l'accumulation de mutations et délétions sur le gène codant pour les opsines SWS1 (Robinson & Newman, 2002). Les opsines présentes sur les cônes présentent aussi un décalage du pic d'absorption vers de moindres longueurs d'onde (Southall et al., 2002). On retrouve un plus grand nombre d'études sur la discrimination des couleurs d'un point de vue comportemental chez les

pinnipèdes, principalement des phoques. Ces expériences convergent dans leurs résultats, déterminant que ces espèces étaient capables de distinguer le bleu, et seulement cette couleur, du gris (Wartzok & McCormick, 1978; Griebel & Schmid, 1992). De la même manière que chez les cétacés, on suppose que les opsines de bâtonnets ont développé une implication dans la vision des couleurs, adaptée aux spectres présents en eau profonde. Les autres mammifères aquatiques, quant à eux, ne présentent pas de particularité notable par rapport aux mammifères terrestres.

C. Ordre des Primates : focus sur les Simiens

1. Singes de l'Ancien Monde

Les primates simiens, dont les origines remontent à 60 millions d'années environ, se sont séparés en deux lignées : les Catarhiniens, ou Singes de l'Ancien Monde, dont fait parti l'Homme, et les Platyrhiniens, aussi appelés singes du Nouveau Monde. Ces deux lignées se sont séparées il y a environ 40 millions d'année. On distingue deux grandes lignées : les Cercopithécoïdes (parmi lesquels on retrouve les macaques, babouins, mandrills, vervets, mais aussi les colobes, nasiques et langurs) et les Hominoïdes, eux mêmes subdivisés entre les Hylobatidés (gibbons) et les Hominidés (orang-outans, gorilles, chimpanzés, bonobos et hommes).

Les singes de l'Ancien Monde se distinguent des autres mammifères par une trichromatie généralisée. En effet, on retrouve le gène codant pour les opsines des cônes S sur le chromosome 7, et deux gènes codant pour les opsines des cônes L et M, l'un à la suite de l'autre sur le chromosome X, sous le contrôle d'un même locus. On considère généralement que les premiers primates ne possédaient qu'une version de gène codant pour des opsines LWS (rouge), et qu'un phénomène de duplication est intervenu après la séparation des Catarhiniens et des Platyrhiniens, il y a environ 30 millions d'années. Ces deux gènes présentent en effet 96% d'homologie, contre 43% seulement avec le gène codant pour les opsines SWS1, sur le chromosome 7. L'étude de la région 5' des gènes MWS et LWS chez l'homme a démontré que ces parties sont homologues sur seulement 236 paires de bases directement en amont du site de début de transduction (Nathans et al., 1986). D'autre part, l'étude de la région 3' révèle que les deux gènes sont directement suivis par une version tronquée d'un même gène, TEX28 (Hanna et al., 1997). Dans l'ensemble, ces études ont conclu que la duplication du gène avait intéressé une région de 35kb, parmi lesquelles on

retrouve 236 paires de bases en amont du début de transduction et un fragment de gène TEX28 en région 3'. Il est admis que le gène ancestral de ces deux gènes est le LWS, codant pour des opsines sensibles aux longues longueurs d'onde. Toutefois, nous ne sommes pas en mesure actuellement de distinguer lequel des gènes MWS et LWS est la version ancestrale et lequel est la version dupliquée, puisque rien n'indique que le gène dupliqué soit celui qui ait ensuite muté entraînant une modification dans le pic d'absorption. Nous ne savons donc pas dire si le gène dupliqué s'est intégré en amont ou en aval du gène d'origine (Figure 18).

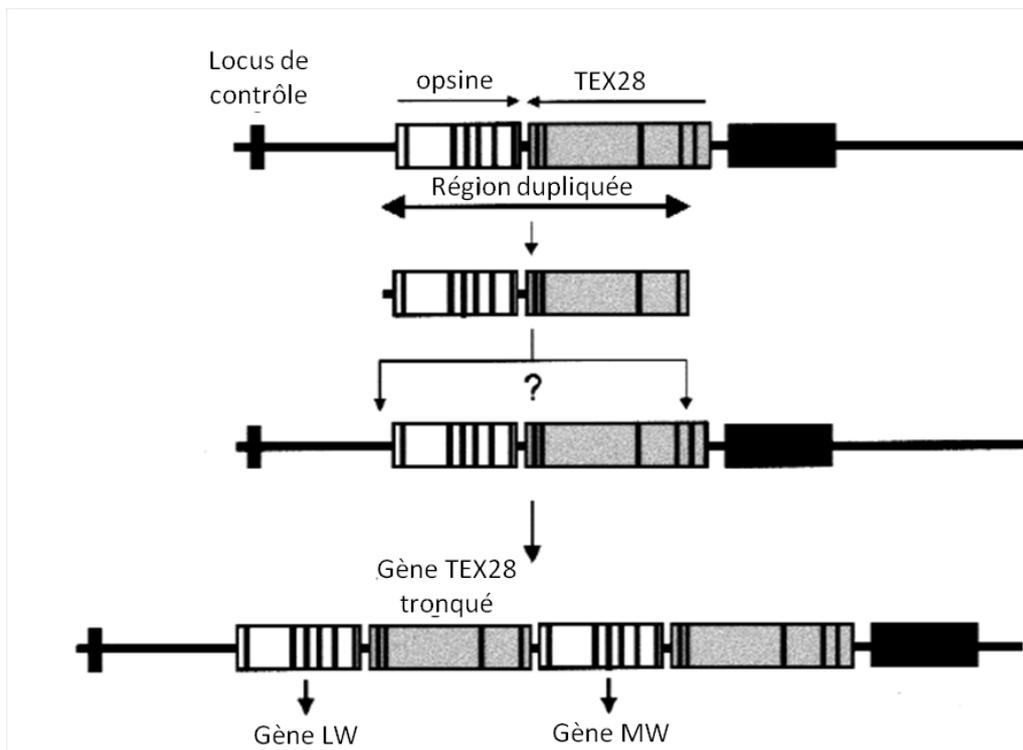


Figure 18 : Mécanisme de duplication du gène sur le chromosome X chez les Catarrhiniens. Modifié d'après Dulai et al., 1999.

Le séquençage des gènes codant pour ces opsines chez les grands singes et l'homme ont révélé un très haut degré d'homologie, témoignant d'un haut degré de conservation d'une part, et de spectres d'absorption des opsines très similaires entre ces espèces d'autre part, puisque les quelques différences observées ne touchent pas de régions susceptibles de modifier le pic d'absorption. Au sein de ces mêmes espèces, un certain degré de polymorphisme est aussi observé. Ainsi, certaines femelles présentent deux allèles différents pour un même gène, codant pour les opsines M (vert) ou L (rouge). Ce polymorphisme n'intéresse qu'un nombre restreint de positions dans les acides aminés, ce qui ne devrait pas se traduire par des modifications significatives des spectres d'absorption. Les légères variations dans la

perception des couleurs observées chez l'Homme par exemple pourraient toutefois s'expliquer par ce phénomène de polymorphisme (Deeb et al., 1994).

2. Singes du Nouveau Monde

Différentes hypothèses entourent la colonisation du continent sud américain : les fossiles les plus anciens sur ce continent datent d'environ 40 millions d'années, époque à laquelle l'Amérique du Sud est déjà séparée de l'Afrique par l'Océan Atlantique. L'hypothèse retenue aujourd'hui comme la plus probable met en jeu les observations d'une chute du niveau des océans au début de l'Oligocène causée par une diminution globale des températures et un refroidissement des océans. Une série d'îles aurait alors pu émerger, permettant un passage de proche en proche entre l'Afrique et l'Amérique du Sud (Loader, 2015).

Concernant la vision des couleurs, la majorité des Platyrrhiniens présente les mêmes caractéristiques que les autres lignées de mammifères : deux types de cônes dont les opsines descendent des familles SWS1 et LWS. Un premier gène codant pour l'opsine SWS1 est localisé au niveau du chromosome 7. Un second, codant pour l'opsine LWS, est retrouvé sur le chromosome X. On note toutefois une caractéristique particulière : la plupart des espèces de singes du Nouveau Monde présente un polymorphisme du gène LWS, jusqu'à 3 allèles différents au sein d'une même espèce. Ce gène étant porté sur le chromosome X, seules les femelles hétérozygotes présentent donc une trichromatie, des mécanismes d'inactivation permettant l'expression d'un seul allèle par cellule (Mollon et al., 1984; Kawamura et al., 2001). Ces femelles trichromates présentent aussi une grande diversité dans leurs profils de perception des couleurs, dépendant de la combinaison d'allèles qu'elles possèdent. Les mâles et les femelles homozygotes sont en revanche dichromates.

Deux exceptions se distinguent toutefois : le douroucouli commun (*Aotus trivirgatus*) et le genre *Alouatta* (singe hurleur). Dans le premier cas, le douroucouli est une espèce nocturne. Ce mode de vie a mené chez lui, comme chez d'autres espèces nocturnes, à la perte des cônes S, avec un gène SWS1 non fonctionnel. Cette espèce est à ce jour le seul cas de monochromatie découvert chez les Simiens. Le singe hurleur quant à lui présente deux gènes homologues l'un à la suite de l'autre sur le chromosome X. La trichromatie chez un singe du Nouveau Monde est un cas d'autant plus intéressant que la duplication du gène situé sur le chromosome X n'est pas un héritage de l'ancêtre commun des Catarrhiniens et des Platyrrhiniens mais un exemple d'évolution convergente. La trichromatie est en effet plus

récente et différente (le lieu de duplication n'est pas identique) chez le singe hurleur par rapport à celle des singes de l'Ancien Monde. Les études écologiques démontrent aussi que le singe hurleur a développé un mode de vie et un régime alimentaire similaire à celui des Catarhiniens, contrairement aux autres singes du Nouveau Monde, ce qui aurait permis un avantage évolutif.

3. Dichromatie, trichromatie et écologie des espèces

La conservation et la généralisation du polymorphisme du gène descendant de la famille des LWS chez les singes du Nouveau Monde, menant donc à des populations comportant à la fois des dichromates et des trichromates, intrigue les chercheurs. En quoi cette diversité dans la vision des couleurs apporte-t-elle un avantage supplémentaire par rapport à la trichromatie simple ?

On considère généralement que la trichromatie a apporté la possibilité aux individus de repérer de loin les fruits et surtout les jeunes feuilles dans les tons rouges sur un fond de feuillage vert. Ceci a d'ailleurs mené à des phénomènes de coévolution entre les espèces de primates trichromates et les végétaux, ces derniers profitant du pouvoir de dispersion des primates (Regan et al., 2001). Certaines études démontrent toutefois que la dichromatie permet une meilleure détection de fruits dont les couleurs se fondent dans l'arrière plan végétal. En effet, les dichromates semblent plus efficaces à distinguer les camouflages, se reposant entre autre sur une plus grande sensibilité aux différentes luminances des couleurs (Saito et al., 2005). Une théorie propose donc que la sélection de la trichromatie ne s'est pas faite sur la base des régimes alimentaires classiques mais aurait été poussée par les périodes de pénurie en ressources alimentaires. Cette étude propose un scénario basé sur la mise en relation des ressources alimentaires au cours du temps, en particulier les ressources-clé en cas de disette, et le profil de vision des couleurs des primates vivant dans ces zones (Dominy et al., 2003). Les singes du Nouveau monde ont des régimes alimentaires variés : frugivores, folivores, insectivores ... Toutefois, des études écologiques ont isolé deux types de ressources-clé sur lesquelles les différentes espèces se reposent en cas de pénurie : les figes, riches en calcium, et les noix de palme, riches en lipides et très énergétiques (Terborgh, 1986; Power et al., 1996). Ces deux fruits présentent des couleurs peu différentes du couvert végétal.

Les modifications de climat durant l'Oligocène ont provoqué un appauvrissement net des continents africain et asiatique en ces ressources (Burnham & Morley, 2000), menant les

primates à se tourner vers un type d'alimentation folivore lors des mauvaises périodes. Or les jeunes feuilles, plus tendres, plus riches en fibres et en acides aminés libres, présentent des tons plus rouges que les feuilles plus âgées (Dominy & Lucas, 2001). Ainsi, les auteurs proposent que la disparition des ressources-clé telles que les figues et les noix de palmier ont poussé les singes de l'Ancien Monde à se reposer sur un autre type de ressources pour lesquelles la trichromatie présente un réel avantage dans le repérage. Le continent sud américain n'ayant pas été impacté de la même manière, les individus trichromates ne se sont pas retrouvés particulièrement avantagés en dehors des périodes d'abondance, et devaient même se reposer sur leurs congénères dichromates en périodes de pénurie. Le polymorphisme au sein de ces espèces s'est donc imposé comme étant l'évolution la plus profitable (Dominy et al., 2003). Cette théorie est confirmée par le cas du singe hurleur, qui présente une trichromatie similaire à celle des Catarhiniens. En effet, l'analyse du régime alimentaire de cette espèce a révélé qu'il était principalement folivore, même en période de disette alimentaire, avec une adaptation de son système digestif à cette originalité parmi les Platyrrhiniens (Milton, 1998). Cette homologie avec les régimes observés parmi les singes de l'Ancien Monde pourrait donc être à la base de la sélection de la duplication du gène sur le chromosome X plutôt qu'un polymorphisme.

Comme indiqué précédemment, les gènes codant pour les opsines des grands singes présentent un degré d'homologie tel que la perception des couleurs est rendue quasiment identique parmi ces espèces (Deeb et al., 1994; Jacobs, 1996). Les études comparant les pics d'absorption des cônes observés chez l'homme et chez le chimpanzé sont peu nombreuses. L'étude fondatrice repose sur des mesures par électrorétinographie (permettant d'étudier les réactions électriques de la rétine face à des stimuli lumineux de diverses natures) et conclue à des pics d'absorption très similaires si ce n'est identiques. En revanche, les chimpanzés se révéleraient légèrement moins sensibles aux émissions de grande longueur d'onde (rouge) et plus sensibles aux courtes longueurs d'onde (bleu) (Jacobs et al., 1996). La vision des couleurs depuis l'embranchement des grands singes est donc particulièrement bien conservée.

III. Préférence de couleurs chez l'Homme et l'animal : notions de bases et principaux résultats.

A. Notion de préférence

1. Définition

Une préférence est définie comme un jugement d'estime ou sentiment de prédilection par lequel on donne à une personne ou à une chose la prééminence sur une autre (définition du Centre National de Ressources Textuelles et Lexicales, CNRTL). Cette définition semble simple au premier abord mais soulève de nombreuses questions. En effet, une préférence peut être considérée comme étant exprimée par un choix, une décision, ou comme n'étant qu'un élément entrant dans la réflexion menant au choix. On peut définir une préférence comme un sentiment basé sur un raisonnement argumenté, des critères conscients (objectifs) ou au contraire plus ou moins inconscients (subjectifs). Les nombreuses études psychologiques menées à ce sujet ne forment pas de consensus quant à la définition de la préférence. Un grand nombre s'accorde toutefois à considérer les préférences comme dépendantes ou basées sur le contexte.

La préférence des couleurs est l'une des plus étudiées chez l'Homme, de par la simplicité de la question et la complexité que suggèrent les réponses : quelles significations à l'existence de telles préférences ? Quelles origines ? Quels mécanismes ? Quel rôle des facteurs extérieurs et du contexte dans la définition d'une préférence de couleur ? L'étude chez les animaux permet d'explorer un peu plus la base des mécanismes de ces processus cognitifs et de proposer des hypothèses quant à l'origine de la préférence des couleurs d'un point de vue évolutif et écologique. D'autre part, l'étude de la préférence des couleurs présente l'avantage d'être plus facile à réaliser hors contexte émotionnel ou pratique, sans enjeu ni objectif à atteindre et donc serait une des formes les plus épurées de l'expression d'une préférence. La préférence d'une couleur dans ce cadre-là se définit donc très simplement par le choix d'une couleur par rapport à une autre, étant donné qu'aucun autre facteur de variation que la couleur des stimuli n'influence ce choix.

2. Construction d'une préférence

La formation d'une préférence, et en particulier d'une préférence subjective telle que la préférence des couleurs, est une question qui intéresse depuis longtemps les sciences

humaines. Les implications sont à la fois scientifiques, avec des informations sur le fonctionnement des prises de décisions, de la conscience, des mécanismes de la réflexion, mais aussi sociétales : les préférences individuelles sont à la base des choix, des actions, des conflits, de la détermination de la valeur d'une chose etc.

Les préférences sont généralement considérées comme le résultat de l'entremêlement de la **cognition** et de l'**affect**. La caractère construit ou irrationnel des préférences fait débat parmi les auteurs : certains considèrent qu'une préférence n'a lieu d'être que lorsqu'un choix doit être fait. Le contexte, l'objectif final, la portée du choix influencent la préférence et son expression à travers une **réflexion** de l'individu et la **comparaison** des bénéfices tirés de tel ou tel choix (Bettman et al., 1998 ; Griffin et al., 2005). D'autres observent au contraire une **constance** et une **stabilité** de certaines préférences, au delà de la situation ou du raisonnement de l'individu, impliquant donc une notion d'**inconscient** voire d'**irrationalité** (Dhar & Novemsky, 2008; Kivetz et al., 2008). Les études actuelles tendent à considérer ces deux notions comme des **composantes simultanées** de la construction d'une préférence. Certains auteurs soulignent aussi que le choix final doit être différencié de la notion de préférence en soi puisque d'autres facteurs entrent en jeu : une préférence alimentaire, par exemple, restera stable entre deux item mais le choix effectif sera conditionné par la situation financière, la facilité d'accès à la nourriture favorite etc. (Simonson, 2008).

Toutefois, de nombreuses études psychologiques mènent à un consensus selon lequel les **objectifs**, à plus ou moins long terme et plus ou moins conscients, constituent un des facteurs majeurs de tout comportement (Van Osselaer et al., 2005). Or ces objectifs sont modélés par le contexte des situations dans lesquelles se placent les sujets, parfois sans que cela soit du domaine du conscient. De ce fait, on considère généralement que l'expression d'une préférence sera **sensible au contexte**, et plus particulièrement au **contexte émotionnel**. Cette notion d'objectif s'illustre aussi par le fait qu'une préférence ne s'oriente pas toujours vers le choix offrant le plus de bien-être ou de ressenti positif. En effet, il a été mis en évidence que certains états émotionnels négatifs menaient à une préférence pour des choix négatifs eux aussi (musiques tristes, films sombres par exemple), dans le but d'accorder son environnement à son état et ne pas exacerber le sentiment de malaise (Västfjäll & Gärling, 2006). Les mécanismes précis quant à la formation d'une préférence restent cependant incertains et sujets à débat.

3. Préférences et évolution : impacts sur les espèces et leur environnement

Le choix d'un congénère en vue de reproduction est reconnu comme un des mécanismes menant à la sélection de gènes et de comportements particuliers au sein des espèces (Kirkpatrick, 1996). Le modèle simplifié considère le fait que les mâles présentant à la fois les meilleures capacités de survie dans un environnement donné et des traits attractifs pour les femelles auront plus de chance de transmettre leur génome aux générations futures. Les préférences des femelles pour certaines caractéristiques vont donc jouer sur la sélection de ces traits chez les mâles sans que cela ait un effet sur leur fécondité (Kirkpatrick & Ryan, 1991). Par exemple, l'extension (appelée épée) portée par les mâles xypho (*Xiphophorus*) au niveau de leur nageoire caudale aurait été sélectionnée à travers une préférence préexistante chez les femelles : les femelles d'une clade n'ayant pas développé d'épée au cours de l'évolution, *Xiphophorus maculatus*, présentent néanmoins une préférence pour les mâles chez lesquels une extension avait été rajoutée sur la nageoire caudale. Les auteurs supposent que cette extension augmenterait la taille perçue par les congénères et que la préférence des femelles se porterait plus sur la taille des mâles, témoin d'une plus grande vigueur (Basolo, 1990). De la même manière, il a été démontré que les femelles manchots royal (*Aptenodytes patagonicus*) montraient une préférence pour des zones colorées jaune plus grandes au niveau des oreilles, représentant l'agressivité et le caractère territorial chez les deux sexes alors que les mâles préfèrent des tâches plus petites. Les manchots sont généralement monogames et élèvent de manière conjointe leur petit. Ils présentent actuellement des régions colorées jaunes au niveau des oreilles sensiblement similaires chez les deux sexes. Toutefois, les observations démontrent que les mâles dans les couples formés ont des zones colorées plus grandes que leur partenaire, sélectionnant petit à petit un dimorphisme sexuel au niveau de ce caractère. Les auteurs prévoient une accentuation de ce dimorphisme au cours des générations, dûe à ces mécanismes de préférence sexuelle dans le choix du partenaire (Dobson et al., 2011).

Une autre illustration des effets des préférences des femelles lors du choix du partenaire est la sélection de parades parfois compliquées et extravagantes, augmentant le coût énergétique de la reproduction et donc contraire aux principes de moindre coût et d'efficacité dans les sélections naturelles. Par exemple, une espèce de passereau, le Jardinier maculé (*Chlamydera maculata*) va construire un nid décoré de morceaux de verre et entouré de morceaux d'os répartis tout autour. Les parades sont aussi complexes et agressives, impliquant souvent la destruction d'autres nids. Un petit nombre seulement de mâles va au final participer

à la reproduction (Borgia, 1995). La complexité de ces parades serait basée sur la grande variabilité des préférences des femelles au cours du temps. Ainsi, au lieu de sélectionner un type de trait particulier, cette variabilité a favorisé l'accumulation d'attributs et parades sexuelles pour attirer la femelle sur différents plans, formant une sorte de "course à l'ornement" pour surpasser les autres mâles (Coleman et al., 2004). Une autre hypothèse explicative serait que les mâles présentant un comportement plus expressif paraîtraient plus résistant aux maladies et aux parasites, attirant donc la faveur des femelles (Kirkpatrick & Ryan, 1991).

Les préférences alimentaires peuvent aussi mener à des évolutions dans le profil de la végétation d'un milieu. On considère généralement que les régimes alimentaires et la disponibilité des aliments évoluent de manière parallèle, dépendant de paramètres tels que le climat ou les modifications démographiques des espèces d'un même milieu. Toutefois, il a été démontré que les évolutions de préférences alimentaires chez certains insectes ou oiseaux pollinisateurs ont représenté un levier de sélection sur les espèces végétales, modelant ainsi le fil de leur évolution. C'est le cas par exemple pour différentes espèces de *Mimulus* qui ont développé des traits morphologiques et des caractéristiques nutritionnelles différentes suivant les préférences des espèces pollinisatrices. *Mimulus lewisii*, pollinisées par des abeilles, présentent de grandes fleurs pauvres en pigments caroténoïdes et anthocyanosides, conformément aux préférences des abeilles. Une autre espèce, *Mimulus cardinalis*, présente quant à elle des fleurs plus riches en ces pigments et en nectar, critères de préférence des colibris responsables de leur pollinisation. Ces deux espèces de mimulus ont évolué dans un même milieu et les hypothèses actuelles mettent les différences préférentielles entre les pollinisateurs comme facteur de divergence de ces espèces, contrairement aux modèles plus courants d'éloignement et de reproduction en groupes séparés (Schemske & Bradshaw, 1999).

B. Préférence des couleurs chez l'homme

1. Traits communs

Diverses études ont démontré que l'être humain présentait une tendance universelle à préférer certaines couleurs à d'autres (Hurlbert & Ling, 2007; Palmer & Schloss, 2010). Une première étude fondatrice à ce sujet conclut à des tendances vers la préférence des couleurs les plus saturées, avec un ordre de préférence : bleu, rouge, vert, violet, orange et jaune (Eysenck, 1941). Ces préférences apparaissent à première vue dépendantes de la culture, du

groupe dans lequel l'étude a été menée, du sexe des sujets (Choungourian, 1968). Une première étude interculturelle portant sur 23 groupes différents a démontré certaines similarités dans les préférences et surtout le ressenti à propos des couleurs, plaçant le bleu en première position, puis le blanc et le vert en seconde, le rouge et le jaune en troisième place et le gris et le noir en dernière position (Adams & Osgood, 1973). En 1981, un autre auteur s'est intéressé à 400 sujets appartenant à 9 groupes culturels, concluant lui aussi à certaines similarités : le bleu vif a été globalement choisi comme couleur favorite dans l'ensemble des groupes culturels. De manière générale, le jaune sombre est classé parmi les couleurs les moins appréciées. Des différences apparaissent aussi, menant l'auteur à conclure que l'effet culturel a aussi son importance dans la préférence des couleurs (Saito, 1981).

Les chercheurs s'intéressent alors aux jeunes enfants, entre 1 et 2 ans, considérés comme moins impactés par l'effet de culture sur l'expression de leurs préférences. Une tendance générale à la préférence du bleu et du rouge apparaît alors. Le jaune en revanche arrive en dernière position (Franklin et al., 2012). Chez les nourrissons (moins de 6 mois) en revanche, les ordres de préférence semblent différents. En effet, ils présenteraient une préférence pour les grandes longueurs d'onde (rouge et jaune) par rapport aux couleurs de courte longueur d'onde (bleu et vert), et contrairement aux adultes ils préféreraient les luminosités plus faibles aux couleurs vives (Taylor et al., 2013). Une tendance générale à préférer les stimuli colorés au stimuli achromatiques est toutefois notée, chez l'enfant comme chez l'adulte (Zemach & Teller, 2007). Un attrait pour les couleurs existerait donc dès la naissance et une préférence pour les couleurs primaires (rouge, bleu, vert) vives serait présente dès l'enfance et de manière interculturelle chez l'adulte (Franklin et al., 2008). Ceci dit, l'impact de la culture ne fait pas de doute pour la majorité des auteurs. Certains proposent l'hypothèse de préférences de couleurs formées sur des bases innées et physiologiques, puis modelées par la valence émotionnelle portée par les couleurs suivant l'objet réel qui lui est associé, parfois de manière inconsciente et variable suivant la situation, dépendant de la culture et de l'expérience des individus (Palmer & Schloss, 2010).

2. Préférences de couleur et état émotionnel

L'étude des préférences humaines mais aussi animales démontre la place particulière de la couleur rouge, qui est associée aussi bien à des émotions positives que négatives. En effet, certaines études démontrent que le rouge est préféré par les population féminines et ce, quelle que soit la culture. Certains théories explicatives relient cette préférence à l'avantage évolutif

qu'a permis la perception du rouge (apparition de la trichromatie) dans la recherche des aliments. En parallèle, le rouge est souvent signe de danger, signalant des plantes non comestibles (champignons par exemple) ou encore la colère d'un individu. Chez les primates non humains, cette double valence du rouge a aussi été observée, avec par exemple une signalétique positive de la part des femelles dont les parties génitales deviennent plus rouges en période de chaleur (Nunn, 1999), et négative de la part des mâles dominants qui arborent des attributs rouges au niveau de la poitrine pour encourager la fuite et éviter les conflits (Setchell & Jean Wickings, 2005).

Certaines études sur de jeunes enfants ont tenté de déterminer si la préférence pour le rouge était modelable suivant l'état émotionnel. En montrant des stimuli à valeur émotionnelle positive (visage souriant) ou négative (visage en colère) juste avant de donner le choix entre des objets de couleurs différentes, une étude conclut à une préférence pour le rouge après le visage souriant et au contraire un évitement du rouge après le visage en colère. Ces résultats mènent les auteurs à proposer que la préférence pour le rouge ne serait pas stable mais dépendrait de l'état émotionnel de l'individu (Maier et al., 2009). Une autre étude reprenant un protocole identique mais comparant plus de couleurs (en ajoutant notamment le bleu) arrive toutefois à un résultat différent : la préférence pour le rouge et pour le bleu est claire pour les enfants par rapport à un autre stimuli (vert), mais cette préférence ne s'inverse pas lorsque le visage négatif est montré. En effet, les enfants ne démontrent pas d'évitement de la couleur rouge, mais un effacement de toute relation de préférence entre les stimuli. Ces auteurs apportent donc une vision plus prudente des résultats précédents, concluant que l'état émotionnel aurait bien un effet sur l'expression de la préférence mais peut être pas au niveau de sa formation (Franklin et al., 2012). Suivant ce modèle, le fait d'être dans un état émotionnel négatif relèguerait dans un second plan la formation d'une préférence quelconque pour les couleurs, l'affect interférant avec les mécanismes de cognition menant à une préférence.

Cette illustration démontre donc l'influence des émotions dans l'expression de la préférence de couleurs par rapport à d'autres mais souligne aussi les difficultés d'interprétation des résultats. La multiplication d'études utilisant des protocoles différents et jouant sur divers aspects de la cognition (objet portant le stimulus coloré, situation générale, contexte émotionnel ...) est donc primordiale pour comprendre les nombreuses facettes de formation de telles préférences.

C. Préférence des couleurs chez les Primates Non Humains

1. Principaux résultats

Peu d'études concernant la préférence de couleurs chez les primates non humains sont publiées à ce jour, de par la difficulté de mise en œuvre de telles expériences sur un nombre de sujets suffisants. La quasi totalité des études est faite sur des sujets en captivité, ce qui réduit encore plus le panel d'animaux testés. Seules des publications concernant des expériences menées sur des grands singes sont accessibles, et leurs résultats ne peuvent être mis en relation les uns avec les autres.

Une des premières études concernant la préférence de couleurs chez un primate remonte à 1976, où une femelle gibbon du zoo de Columbus, dans l'Ohio, a été testée avec 6 objets colorés. Les résultats rapportent une préférence pour l'objet de couleur bleue, mais les auteurs soulignent aussi dans certaines conditions un biais de position (préférence pour les objets à la droite du sujet) (Wilson & Danco, 1976). Un peu plus tard, une autre étude menée sur des orangs-outans utilise des granules alimentaires pour primates colorés avec du colorant alimentaire en rouge, vert, bleu et orange. La consommation des adultes et des juvéniles est comparée entre les aliments colorés et les aliments normaux. Les résultats révèlent une préférence des sujets pour les granules colorés (consommation accrue pour les jeunes et plus rapide pour les adultes). Un juvénile a quant à lui présenté une préférence significative pour les granules colorés en rouge (Barbiers, 1985). Une des principales études à ce jour compare deux groupes de six gorilles (*Gorilla gorilla gorilla*) et de six chimpanzés (*Pan troglodytes*) du zoo de Belfast. Ces groupes ont été confrontés à divers objets (vêtements, boîtes, morceaux de tissus) rouges, bleus ou verts. Le temps de manipulation au cours des observations a été relevé et les deux espèces ont démontré des résultats similaires : les gorilles et les chimpanzés ont présenté de manière significative plus de manipulations des objets bleus ou verts que des objets rouges. Les auteurs concluent ainsi à une expression d'une préférence vers les couleurs bleues et vertes (Wells et al., 2008).

D'autre part, des témoignages d'observations sur des populations de bonobos (*Pan paniscus*) en liberté laissent supposer un comportement d'évitement net lorsque les chercheurs ou leurs accompagnateurs portaient du matériel bleu. L'observation des comportements de cueillette rapporte sans surprise une préférence pour les fruits rouges aux verts, la couleur de ces fruits étant le témoin de leur maturité, rappelant l'avantage évolutif qu'a permis la discrimination du rouge avec la trichromatie.

Le bleu-vert et le rouge sont donc des couleurs qui semblent se distinguer des autres dans l'expression de préférences chez les primates étudiés, de manière comparable à ce qui est observé dans les populations humaines. Toutefois aucune conclusion générale n'a encore pu être tirée, les études étant isolées les unes des autres et très différentes dans leurs méthodes. D'avantage d'expériences utilisant des protocoles expérimentaux comparables et sur des échantillons de sujets plus nombreux sont nécessaires pour avancer dans ce domaine.

2. Limites des études

Un des principaux biais de l'étude des préférences de couleurs chez les primates non humains est apporté par les conditions inhérentes à la captivité et la proximité avec l'Homme. Les animaux sont ainsi exposés à un panel de couleurs plus large et dans des conditions différentes de leurs congénères en liberté. L'association de certaines couleurs avec les seaux de nourriture ou encore des portes, des objets de l'enrichissement du milieu etc. peuvent constituer des biais positifs non négligeables. A l'inverse, une mauvaise expérience avec des personnes portant un uniforme d'une couleur particulière va mener le sujet à éviter cette couleur. L'utilisation de colorant alimentaire pour évaluer la préférence de couleur présente un autre biais important : un aliment de couleur nouvelle aura un attrait différent suivant le degré de néophobie de l'espèce ou de l'individu. De même, lorsque les études sont menées sur des animaux en liberté (beaucoup plus rares ou non publiées), ce même biais apparaît : comparer plusieurs couleurs portées par des objets identiques pour permettre une comparaison mène à proposer aux sujets des items à couleur anormale, incongrue ou des objets inconnus. La surprise, l'effet de nouveauté, peuvent prendre le dessus sur les effets réels d'une préférence pour une couleur plutôt qu'une autre.

Les procédés expérimentaux sont aussi variables, dépendant des conditions de captivité, des installations permettant les expériences, des protocoles. Utiliser des objets neutres pour présenter les stimuli colorés n'aura pas la même signification que si les couleurs sont liées à de la nourriture (colorant alimentaire). Mener l'expérience dans un contexte social (objets répartis dans l'espace commun des animaux) ou isolé (sujet seul dans la pièce le temps de l'expérience) représente aussi un biais en influant sur le contexte émotionnel du sujet. Les comparaisons des études entre elles sont donc compliquées par ces différences de conditions expérimentales.

PARTIE 2

LA PERCEPTION DES COULEURS CHEZ LES CHIMPANZES

(*PAN TROGLODYTES*) :

DISCRIMINATION ET PREFERENCES DES COULEURS

Ce projet avait pour objectif d'aborder la perception des couleurs chez les chimpanzés de deux manières différentes. Dans un premier temps, nous nous sommes intéressés à la vision des couleurs au sens strict par des exercices de discrimination des couleurs. Un second aspect s'est imposé à nous lors de cette première série d'expériences, celui de la perception plus individuelle et subjective, des couleurs. La seconde partie de cette étude s'est donc intéressée à la notion de préférence des couleurs. Les expériences ont été réalisées ici à travers des exercices sur écrans tactiles. De plus en plus de primates mais aussi d'autres espèces sont habitués à l'utilisation d'écrans tactiles dans le cadre de recherche ou d'enrichissement dans les parcs animaliers. Les exercices mis en place lors de la présente étude reposaient sur des modèles de base : les *cibles* (en général le premier exercice d'habituation aux écrans tactiles), et l' "*identity Matching-to-Sample*" (iMTS, consistant à associer un stimulus, présenté d'abord seul, à son identique parmi un certain nombre de réponses possibles). Les résultats décrits ici ont la vocation d'être des bases pour des séries d'études plus larges, au sein des chimpanzés mais pouvant s'étendre aussi à d'autres espèces.

I. Méthode générale

A. Le Primate Research Institute

Fondé en 1967 par des primatologues de l'Université de Kyoto dans la petite ville d'Inuyama près de Nagoya au Japon, le Primate Research Institute a profité de la proximité avec le Monkey Park, parc d'amusement abritant de nombreuses espèces de primates, pour étudier les origines de l'homme. Les premiers projets ont concerné les origines de la bipédie et ont motivé l'accueil du premier chimpanzé en juillet 1968, Reiko, femelle de 7 mois. Le centre compte aujourd'hui 13 chimpanzés, formant 3 générations. 12 d'entre eux sont repartis en 2 groupes sociaux s'approchant le plus possible de l'organisation des groupes à l'état naturel. Ils sont hébergés dans un habitat multiple : logements intérieurs pour les nuits et les repas, grandes volières extérieures et enclos extérieur à ciel ouvert (Figure 19). L'inauguration fin 2015 d'une troisième volière reliée aux anciennes mais aussi à l'enclos permettra la reconstitution d'un environnement propice aux mécanismes de "fission-fusion" observés dans les groupes de chimpanzés en liberté. Un 13^{ème} chimpanzé handicapé, Léo, est hébergé à l'écart des autres, dans une salle aménagée à son handicap. En effet, il a souffert en septembre 2006 d'une myélite aiguë qui l'a laissé d'abord tétraplégique (Miyabe-Nishiwaki et al., 2010)

puis paralysé des membres postérieurs uniquement après pratiquement 2 ans de rééducation (Hayashi et al., 2013).



Figure 19 : Espace extérieur avec la tour centrale, vu depuis le toit des volières communiquant avec les espaces intérieurs. La nouvelle volière (verte) est visible à droite.

Les chimpanzés sont nourris 3 fois par jour et participent quotidiennement pour certains d'entre eux à des séries d'expériences comportementales ou cognitives, utilisant divers procédés tels que des écrans tactiles, des objets à manipuler ou encore des pianos. L'apport de récompense alimentaire de petite taille suite à un déficit cognitif a été reconnu comme étant un enrichissement à part entière, étant donné que ce processus s'approche du comportement alimentaire observé dans la nature. Des postes d'écrans tactiles en libre accès peuvent être utilisés et paramétrés pour chaque individu à l'aide de logiciels de reconnaissance faciale.

B. Sujets

L'étude a inclus sept chimpanzés, six femelles et un mâle, âgés entre 12 et 35 ans au moment de la première étude (en 2012) et entre 15 et 38 ans lors de la seconde série d'expériences (en 2015). Six d'entre eux entretenaient des relations filiales (voir Tableau 1) : Ai (née en 1976) et son fils Ayumu (né en 2000), Chloé (née en 1980) et sa fille Cléo (née en 2000), Pan (née en 1983) et sa fille Pal (née en 2000). La septième chimpanzé était une femelle, Pendesa, née en 1977. Tous avaient déjà eu à réaliser des tâches utilisant les écrans

tactiles, et étaient donc habitués à leur fonctionnement. Aucun entraînement n'a été réalisé avant les expériences.

En 2012, un kyste sub-arachnoïdien avait été diagnostiqué chez Pendesa (Miyabe-Nishiwaki et al., 2014). Les tests cognitifs et une étude rétrospective des expériences auxquelles elle avait participé auparavant n'avaient toutefois démontré aucune différence avec les autres sujets. Sa participation aux expériences de classification des couleurs a mis en évidence une perception identique des couleurs à celle de Ai, mais une stabilité un peu plus faible de ses réponses comparée aux performances de Ai. Cette différence a alors été possiblement expliquée par le fait que Ai avait appris par le passé à nommer les couleurs, contrairement à Pendesa (Matsuno et al., 2004). Des tests visuels ont aussi démontré qu'elle présentait une zone aveugle dans son champ visuel inférieur gauche, sans impacts sur sa perception des couleurs (Kaneko et al., 2013).

Ayumu avait participé à une étude génétique menée sur de nombreux mâles chimpanzés concernant les gènes responsables du daltonisme chez l'Homme. Aucune anomalie n'avait été mise en évidence (Terao et al., 2005).

Les autres sujets avaient participé à de nombreuses expériences cognitives par le passé. Les résultats obtenus n'avaient pas laissé suspecter de trouble de la perception des couleurs.

Tableau 1: Noms, âges et relations filiales des sujets pour les expériences 1 et 2. Ayumu n'a pas pu participer entièrement à l'expérience 2 pour des raisons pratiques.

Nom	Age Exp. 1	Age Exp. 2	Relations
Ai	35	38	Mère d'Ayumu
Ayumu	12	/	Fils d'Ai / Demi frère de Pal
Chloe	31	34	Mère de Cléo
Cleo	12	15	Fille de Chloé
Pan	28	31	Mère de Pal
Pal	12	15	Fille de Pan / Demi sœur d'Ayumu
Pendesa	35	38	/

C. Matériel :

La pièce où se sont déroulées les expériences, "South Play Room", comportait deux cabines d'environ 1,8 m x 1,8 m x 2 m, délimitées par des panneaux en acrylique transparents et séparés par une trappe. Les chimpanzés avaient accès à ces espaces via un tunnel relié aux logements intérieurs. Les soigneurs et chercheurs appelaient chaque jour les sujets depuis la volière et les invitaient par la voix à cheminer jusqu'aux salles d'expérience. La venue des chimpanzés était donc basée sur leur propre volonté. Les deux cabines étaient équipées de moniteurs à écran tactiles (Mitsubishi Electric Engineering moniteurs à écran tactiles LCD 15 pouces, modèles TSD-FT157-MN pour l'expérience 1 et TSD-AT1515-MN pour la seconde expérience). Ces moniteurs étaient reliés à un ordinateur (Diginnos Biz EA, Windows 7). Des expériences utilisant ces écrans tactiles, par interaction directe entre le sujet et l'expérimentateur ou encore des observations comportementales depuis l'extérieur des cabines pouvaient être réalisées. Un système de distribution automatique de récompense (Biomedica, BUF-310 P50) composé d'une plaque ronde en plexiglas rainurée par 50 emplacements pour les récompenses et d'un rotor entraînant un pinceau pour pousser le morceau de fruit était installé à côté de chacun des deux moniteurs. Ces mécanismes étaient contrôlés par les programmes des expériences à travers un module Contec USB DIO-8/8. Toutes les données issues des expériences sur écran tactile étaient enregistrées par l'ordinateur conformément à la programmation de l'expérience. Le comportement des chimpanzés était aussi enregistré par des caméras situées derrière eux lorsqu'ils étaient assis face aux écrans. Les expérimentateurs se plaçaient face aux chimpanzés dans l'espace qui leur était dédié. Les enregistrements des caméras étaient retransmis sur des écrans de télévision en temps réel pour permettre de suivre les réponses des sujets. La Figure 20 représente l'installation, vue depuis l'espace réservé aux expérimentateurs.

Les expériences sur écran tactile ont été programmées à l'aide du logiciel Visual Basic 6.0.



Figure 20 : South Play Room, Primate Research Institute, Inuyama

II. Expérience 1 : investigation de la vision des couleurs chez les Chimpanzés à travers des exercices de type *identity Matching-to-sample*.

A. Introduction

L'objectif de cette étude était de tester la perception générale des couleurs par les chimpanzés, au moyen d'un exercice simple sur écran tactile. En récoltant les réponses de chimpanzés ne présentant pas de troubles de la vision des couleurs, nous avons établi les valeurs de références pour que ce test puisse être appliqué à un plus grand nombre de sujets. Les seuls pré-requis étaient un entraînement basique à l'utilisation d'écrans tactiles et aux exercices de type "*identity Matching-to-sample*". Une étude plus large sur un plus grand nombre de chimpanzés pourrait nous permettre de suspecter des dyschromatopsies de manière plus simple que par test génétique. Les exercices sur écran tactile étant un mode d'enrichissement de plus en plus courant dans les parcs zoologiques, le nombre de chimpanzés pouvant être testés va donc augmenter dans les années à venir.

Cette expérience a été menée entre juin et août 2012. Les 7 chimpanzés testés quotidiennement dans la South Play Room ont participé à cette étude.

B. Matériels et méthodes

1. Stimuli

Dix couleurs ont été testées : rouge, orange, jaune, vert, bleu, rose, violet, marron, gris et blanc. Les stimuli ont été choisis comme étant les standards des couleurs déterminées lors des expériences de classification de couleurs par Matsuno et al., 2004. Les coordonnées chromatiques et les luminances dans l'espace chromatique de la Commission internationale de l'éclairage (CIE) de 1931 sont regroupées dans le Tableau 2. Ces coordonnées ont été vérifiées par comparaison visuelle avec les standards de la Japanese Paint Manufacturer Agency, par un expérimentateur et une tierce personne étrangère à l'étude.

Tableau 2 Coordonnées xy de l'espace CIE de 1931 et luminance (Y) des couleurs testées lors de l'expérience 1.

Couleur	x	y	Y (cd/m ²)
Rouge	0.598	0.330	29.3
Orange	0.499	0.414	43.0
Jaune	0.451	0.480	59.5
Vert	0.299	0.548	30.3
Bleu	0.197	0.230	20.4
Rose	0.419	0.308	29.9
Violet	0.287	0.210	21.7
Marron	0.488	0.343	11.9
Gris	0.314	0.384	31.2
Blanc	0.307	0.373	78.2

Les stimuli sont présentés sous forme de carrés pleins uniformes de 95x95mm. Ils peuvent apparaître sur une matrice de 2 lignes et 5 colonnes dans la moitié supérieure de l'écran, ainsi qu'au centre en bas de l'écran. Le symbole représentant le début d'un exercice est un cercle blanc vide de 27mm de diamètre. Toutes les séries de cette première étude ont été réalisées sur un fond noir.

2. Procédure et description des exercices

Cette étude repose sur le principe de l'*identity Matching-to-sample* (iMTS), qui consiste à faire correspondre un stimulus présenté à un identique apparaissant parmi diverses alternatives. Deux types d'exercice ont été proposés : pour le premier, 10 couleurs ont été testées (les 10 décrites précédemment) et 10 alternatives ont été proposées à chaque exercice. Pour le second, les 10 mêmes couleurs pouvaient apparaître en stimulus mais seules 2 alternatives apparaissaient : le stimulus et une autre couleur parmi les 10 étudiées (voir Figure 21). On les a désignées par 10s10a (10 stimuli - 10 alternatives) et 10s2a (10 stimuli - 2 alternatives).

Pour l'exercice de type 1, chacune des 10 couleurs a été présentée comme stimulus 100 fois, soit 1000 exercices au total, répartis en sessions de 50 à 90 exercices par jour. L'ordre d'apparition des stimuli, leur positions ainsi que celles des alternatives ont été randomisés à l'aide de séquences pseudo-aléatoires générées par ordinateur. Pour le second type d'exercice, chaque couple de couleurs (45 combinaisons au total) a été présenté en alternative 20 fois : chaque couleur de la paire est apparu 10 fois en tant que stimulus et 10 fois en tant qu'alternative. Ainsi, chaque sujet a réalisé 900 fois les exercices, répartis en 10 sessions de 90 exercices. L'ordre d'apparition des stimuli, leur position, ainsi que celle des alternatives étaient randomisés en utilisant des séquences pseudo-aléatoires générées par ordinateur.

Un exercice débute avec le symbole de départ sur un fond noir situé dans le coin en bas à droite de l'écran. Le stimulus apparaît lorsque le sujet touche ce symbole, dans une position aléatoire. Quand le sujet touche ce stimulus, il disparaît et réapparaît immédiatement dans une autre position, puis en bas au centre de l'écran. Lorsque le chimpanzé touche une troisième fois le stimulus, les alternatives apparaissent dans la partie supérieure de l'écran : répartis sur une matrice 5x2 pour l'exercice de type 1 ou une en haut à droite et l'autre en haut à gauche pour l'exercice de type 2. Le chimpanzé doit alors toucher l'alternative identique au stimulus qui lui a été présenté. Si la réponse est correcte, un renforcement positif sonore est émis et une récompense (ici un morceau de pomme ou de raisin) lui est distribuée. Si la réponse est fautive, un renforcement sonore négatif retentit et le sujet doit attendre 3 secondes avant le début d'un nouvel exercice. Les procédures des exercices de type 1 et 2 sont schématisées dans la Figure 21 a et b. Les exercices ont été codés à l'aide du logiciel Visual Basic 6.0.

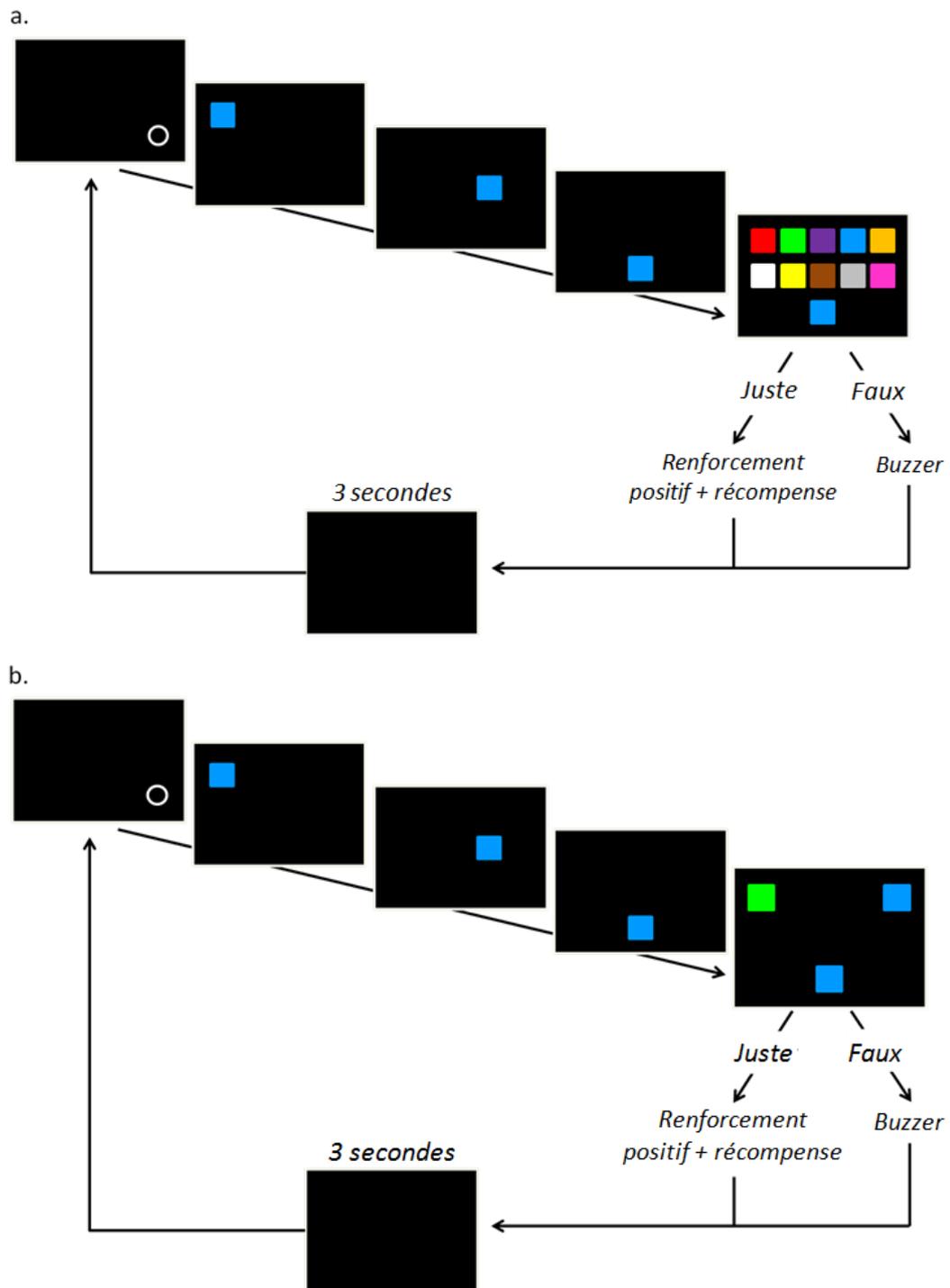


Figure 21 : Représentation schématique du déroulement des exercices de type 1 (a) et de type 2 (b).

3. Analyse des données

a) *Exercice de type 1 :*

Le stimulus présenté, les positions des alternatives, la réponse choisie et les temps de réponse ont été enregistrés par le programme informatique. A l'aide de ces données, nous avons rempli une matrice de confusion, avec en entrées les stimuli et les réponses. En utilisant un indice tel qu'il avait été déterminé lors des expériences sur la perception des formes et l'acuité visuelle chez les chimpanzés (Matsuzawa, 1990), nous avons calculé un indice de similarité S entre chaque paire de couleurs ij tel que :

$$S_{ij} = \frac{P_{i/j} + P_{j/i}}{P_{i/i} + P_{j/j}}$$

avec $P_{i/j}$ la probabilité conditionnelle de choisir la couleur i lorsque la couleur j est présentée comme stimulus.

En se basant sur ces indices de similarité, nous avons calculé des distances non métriques (distances Euclidiennes) entre les couleurs et représenté les résultats à l'aide d'un positionnement multidimensionnel ainsi que d'un arbre issu d'une analyse de partition.

b) *Exercice de type 2*

La couleur présentée en stimulus, les alternatives et leur position, la réponse et le temps de réponse ont été enregistrés pour chaque exercice. Pour chaque individu, un temps de réponse moyen sur l'ensemble des exercices réalisés a été établi pour servir de référence comme temps de réaction propre à l'individu. Les temps de réponse pour chaque paire de couleurs ont ensuite été comparés à ce temps de réaction. La différence a été exprimée en pourcentage de ce temps de réaction pour chaque individu. Notre hypothèse reposait sur l'observation que les chimpanzés sont généralement très impulsifs dans leurs réactions et répondent aussitôt qu'ils ont la réponse. Ainsi, si les alternatives proposées lors d'un exercice de type 2 apparaissaient comme proches l'une de l'autre pour le sujet, nous nous attendons à un temps de réponse plus important que son temps de réaction moyen.

C. Résultats

a) Exercice de type 1

Les pourcentages de réussite sur l'ensemble des sessions ont été stables pour chaque chimpanzé. L'arbre de similarité obtenu par analyse de partition des données est représenté par la Figure 22.

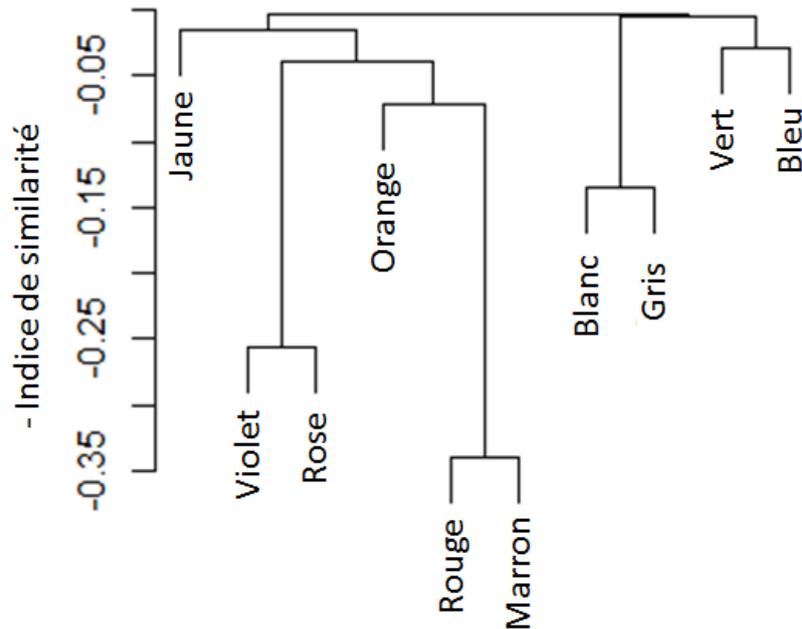


Figure 22 : Analyse de groupement à partir des indices de similarité pour chaque paire de couleurs.

Une première partition claire entre les couleurs associées au rouge (rouge, marron, rose, violet, orange) et les autres (jaune, bleu, vert, blanc, gris) a été observée. Les couleurs menant à un maximum de confusions chez tous les sujets ont été le rouge et le marron. En suivant, le rose et le violet ont été les couleurs les plus confondues. Puis dans une moindre mesure le rouge associé à l'orange et le blanc associé au gris. Enfin, le jaune, le bleu et le vert apparaissent comme les couleurs les moins ambiguës, rarement confondues avec d'autres. La représentation multidimensionnelle non métrique (Figure 23) a reproduit ces mêmes groupes : rouge - marron - rose - violet, puis blanc et gris et les 4 dernière couleurs un peu plus dispersées car moins sujettes à confusion. Ces résultats généraux ont été exprimés de manière commune par l'ensemble des sujets. D'un point de vue individuel, des confusions particulières un peu plus marquées sont apparues au sein de ces groupes généraux : vert-bleu pour Ayumu, orange-jaune pour Pan et Pendesa, gris-bleu pour Pal.

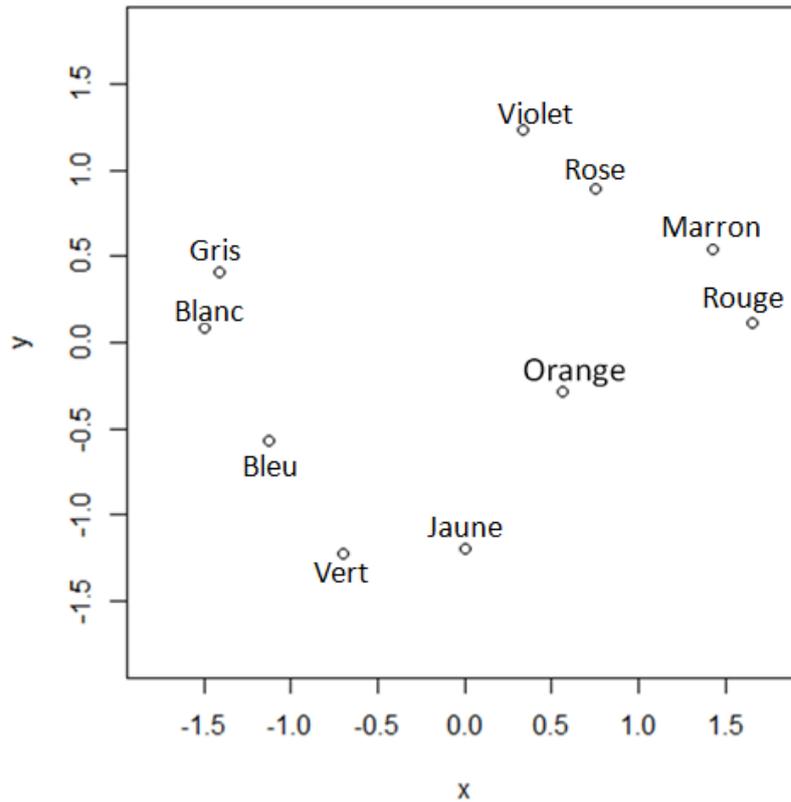


Figure 23 : Analyse multidimensionnelle non métrique basée sur les indices de similarité pour chaque paire de couleur.

Le cas de Pal nous a intrigué : l'apparition d'un indice de similarité plus important entre le gris et le bleu a résulté de réponses systématiquement fausses lorsque le bleu était proposé comme stimulus pour plus de la moitié des sessions. Puis du jour au lendemain elle a répondu correctement aux stimuli bleus comme elle le faisait avec les autres couleurs. Durant cette première moitié des expériences, Pal a choisi quasiment toutes les autres couleurs, sans pattern particulier autre que le choix du gris un peu plus souvent que les autres alternatives (d'où l'apparition de cette similarité dans les résultats finaux).

b) Exercice de type 2

La Figure 24 représente les résultats obtenus pour chaque couleur. La ligne de base (0) représente le temps de réaction individuel de chaque sujet. Les écarts de temps de réponse sont exprimés en pourcentage de ce même temps de réaction pour permettre une comparaison équitable des résultats entre les sujets. On remarque que pour les couleurs qui figuraient parmi celles les moins confondues (jaune, bleu, vert), les temps de réponse ne diffèrent pas significativement du temps de réaction moyen. En revanche, on observe une augmentation

significative des temps de réponse pour les paires de couleurs reconnues comme similaires lors des exercices de type 1. Ainsi, lorsque le rouge est présenté face au marron (Figure 24-a et -h), le temps de réponse augmente en moyenne de 23,60% ([17,65-29,56], p-value < .001). De même, les sujets mettent en moyenne 13,97% plus de temps à discriminer le rose du violet (Figure 24 -f et -g, [6,61-21,33], p-value < .001), 11,23% plus de temps pour le gris et le blanc (Figure 24 - i et -j, [6,21-16,26], p-value < .001), 11,08% plus de temps pour le rouge et le orange (Figure 24 -a et -b, [4,52-17,46], p-value =0.0011) et 6,27% plus de temps à répondre lorsque le rouge et le rose sont présentés (Figure 24 -a et -f, [1,08 - 11,46], p-value = 0.018). A titre individuel, nous n'avons pas observé d'augmentation significative du temps de réponse pour des paires de couleur inattendues. La confusion de Pal concernant la couleur bleu observée dans lors des exercices de type 1 ne se retranscrit pas de manière significative dans les résultats des exercices de type 2.

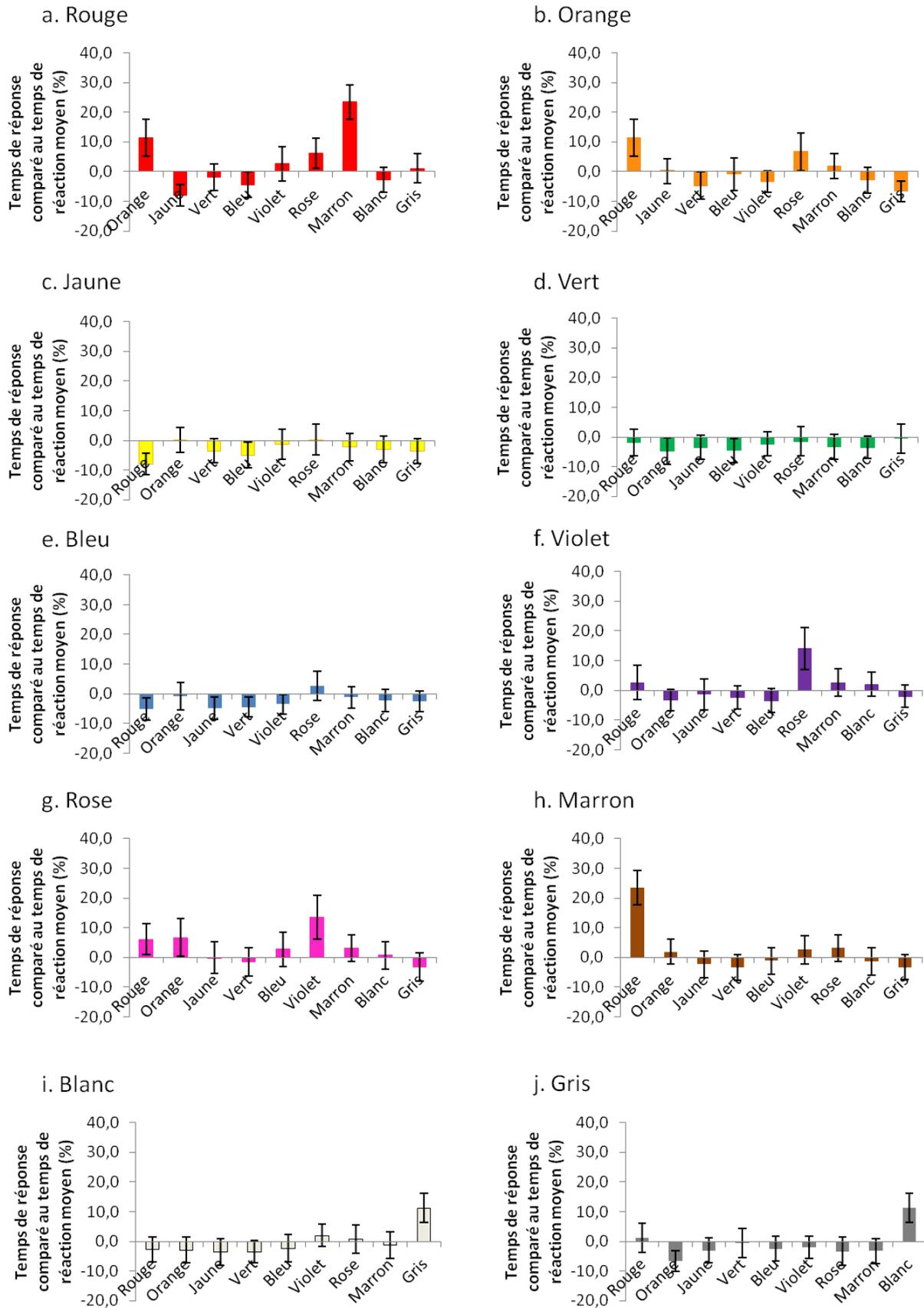


Figure 24 : Temps de réponse pour chaque couple de couleurs, exprimé en pourcentage du temps de réaction moyen de chaque sujet (ligne de base). Chaque graphique (a. à j.) représente les temps de réponses pour chaque couleur présentée en stimuli et comparée aux couleurs alternatives.

D. Discussion

L'objectif de ces expériences était d'évaluer le caractère trichromate des chimpanzés en utilisant des exercices simples sur écran tactile. Les deux types d'exercice présentés ici approchent la similarité entre les couleurs de deux manières différentes. Tout d'abord, en observant directement les confusions faites par les sujets lorsque 10 alternatives leur étaient présentées. Ensuite, en réduisant le nombre d'alternatives, le taux d'erreur attendu était très bas. Les similarités entre deux couleurs se répercutaient en revanche à travers le temps de réponse du sujet. Les résultats concordant des deux expériences nous ont permis de conclure à la trichromatie des chimpanzés testés, ainsi qu'une moindre sensibilité aux émissions de grandes longueurs d'onde, tel que l'avaient décrit Grether, 1940a,b et Jacobs et al., 1996.

Le rouge et le marron ont été les couleurs les plus confondues de l'ensemble du panel de couleur étudiées. Venaient ensuite le rose et le violet et le rouge et l'orange. Les couleurs telles que le vert, le jaune ou le bleu ont été au contraire moins sujettes à confusion. Les similarités observées entre le gris et le blanc, aussi bien dans les exercices de type 1 que de type 2 sont intéressantes car elles permettent d'émettre une hypothèse sur la perception des informations visuelles : les stimuli achromatiques semblent groupés en une même catégorie, distincte des stimuli chromatiques. Les différences individuelles portaient sur des variations dans les indices de similarité mais demeuraient exprimées au sein des mêmes catégories chromatiques (similarité plus importante pour le rouge et le orange ou pour le orange et le jaune). Des similarités anormales (rouge-vert par exemple, ou encore rose-gris) auraient pu nous permettre d'émettre l'hypothèse de dyschromatopsie chez le sujet concerné.

Le seul cas particulier concerne Pal, femelle de 12 ans lors de cette série d'expérience, qui a démontré des résultats anormaux lors des exercices de type 1 concernant la couleur bleu. Lorsque cette couleur était présentée en stimulus pendant la première moitié des expériences, Pal a répondu presque systématiquement faux, choisissant toutes les autres couleurs (excepté le rouge). Puis, d'un jour à l'autre, ses réponses ont subitement été correctes. Les résultats des exercices de type 2 ne démontrent d'ailleurs aucune augmentation particulière de son temps de réponse lorsque le bleu était présenté. L'hypothèse d'une dyschromatopsie de type tritanopie (défaut dans la perception du bleu) a été émise. Toutefois, aucune autre confusion anormale ne corrobore cette hypothèse : en cas de tritanopie, une forte similarité entre le gris et le bleu existerait, mais d'autres confusions seraient aussi observées, portant sur le jaune et le violet ou encore le bleu et le vert. Une seconde hypothèse a alors été émise : serait-il possible que Pal

réponde ainsi à cause d'une aversion pour le bleu ? Cette interrogation a mené à une question plus générale : les chimpanzés présentent-ils des préférences ou aversions pour certaines couleurs ?

III. Expériences 2 : préférence des couleurs chez les Chimpanzés

A. Introduction

La première étude a mis en évidence des particularités individuelles qui questionnent l'aspect subjectif de la vision des couleurs : la notion de préférence des couleurs chez les chimpanzés. D'autre part, la préférence des couleurs chez l'homme et les animaux est un sujet d'intérêt croissant étant donné qu'il s'agit d'une des méthodes les plus simples d'investiguer les mécanismes, origines et constructions des préférences, à l'échelle individuelle et de l'espèce. Des tests de préférence de couleur à travers des choix sur écrans tactiles n'ont, à notre connaissance, jamais été réalisés sur des chimpanzés. Les exercices proposés ici ont été basés sur un des principes les plus basiques : la sélection de cibles sur l'écran. L'entraînement demandé était donc minimal et ce type d'exercice avait le potentiel de pouvoir être proposé à un maximum de sujets. Ainsi, nous avons testé 6 chimpanzés parmi les 7 de la première étude : les 6 femelles, Ayumu n'ayant pas pu être testé régulièrement pour des raisons pratiques. L'objectif était ici de poser les premières bases d'une étude de plus large envergure, en déterminant la meilleure procédure pour tester la préférence des couleurs chez les chimpanzés.

Les noms, âges et relations filiales entre les sujets sont rappelés dans le Tableau 1. Cette étude a été réalisée entre Juin et Septembre 2015.

B. Matériels et méthodes

1. Stimuli

Neuf couleurs ont été étudiées : rouge, orange, jaune, vert, bleu, violet, rose, marron et gris, ainsi que deux couleurs de fond d'écran, le noir et le blanc. Dans les exercices sur fond noir, un stimulus blanc a été ajouté aux neuf autres, et inversement un stimulus noir a été utilisé sur le fond blanc. Les coordonnées xy de l'espace chromatique CIE 1931 ainsi que les luminances (Tableau 3) ont été déterminées par comparaison avec les standards de la Japanese

Paint Manufacturer Agency (JPMA), par un expérimentateur et une tierce personne étrangère à l'étude.

Tableau 3 Coordonnées xy de l'espace chromatique CIE 1931 et luminance (Y) des stimuli utilisés lors de l'étude 2.

Couleur	x	y	Y (cd/m ²)
Rouge	0,640	0,329	21,3
Orange	0,499	0,414	43,0
Jaune	0,450	0,480	55,9
Vert	0,379	0,498	59,4
Bleu	0,197	0,230	20,4
Rose	0,287	0,209	29,9
Violet	0,351	0,306	42,9
Marron	0,488	0,343	11,9
Gris	0,314	0,38	31,2
Blanc	0,307	0,373	78,2

Les stimuli étaient présentés sous forme de carrés pleins de 95 x 95 mm de côté, apparaissant sur une matrice 3x3. Le symbole de début d'exercice était toujours le même cercle vide de 27 mm de diamètre, présenté au centre en bas de l'écran, blanc lorsque le fond était noir et noir si le fond était blanc.

2. Procédure et description des exercices

Les exercices étaient basés sur un principe de cible : le sujet devait toucher les stimuli qui apparaissaient à l'écran pour obtenir une récompense (toujours associée à un renforcement sonore positif). Aucune condition ne lui était imposée, le sujet étant libre de choisir l'ordre dans lequel il souhaitait toucher les cibles. Nous nous sommes intéressés à deux paramètres : le nombre de couleurs proposées et la couleur du fond. Ainsi, 4 différents types d'exercice ont été réalisés : 2 ou 3 choix de couleur sur fond noir ou blanc. L'étude a débuté par le fond noir. Pour vérifier la consistance des résultats, un principe A-B-A a été suivi : 2 choix, puis 3 choix et de nouveau 2 choix. Pour le fond blanc, seule une série de 2 choix et une série de 3 choix ont été réalisées.

Pour les séries de 2 choix, chaque paire de couleurs (45 paires) a été présentée 20 fois, soit 900 exercices, divisés en 10 sessions de 90 exercices. L'ordre d'apparition des paires ainsi que la position des stimuli ont été randomisés à l'aide de séquences pseudo-aléatoires générées par ordinateur. Le point de départ de chaque séquence était changé pour chaque session de manière à ce que les associations entre paire de couleurs et positions à l'écran soient différentes à chaque apparition. Pour les séries de 3 choix, chaque arrangement (360 arrangements au total) était présenté 2 fois, soit 720 exercices, répartis en 8 sessions de 90 exercices. L'ordre d'apparition des couleurs ainsi que leur position à l'écran ont été randomisés à l'aide de séquences pseudo-aléatoires générées par ordinateur. Le point de départ des séquences était également changé pour chaque session. Les exercices ont été codés à l'aide du logiciel Visual Basic 6.0.

Un exercice débutait par un écran noir ou blanc selon le type de la session et le symbole de départ en bas au centre de l'écran. Lorsque le sujet le touchait, 2 ou 3 stimuli apparaissaient en position pseudo-aléatoire. Le sujet devait alors toucher les stimuli, qui disparaissaient un à un, jusqu'à ce qu'il n'y ait plus de stimulus à l'écran. Lorsque le dernier stimulus était touché, un renforcement positif sonore retentissait et une récompense (morceau de pomme ou de raisin ici) était distribuée. L'exercice suivant débutait ensuite. La Figure 25 représente la procédure générale des exercices, en prenant l'exemple du fond noir.

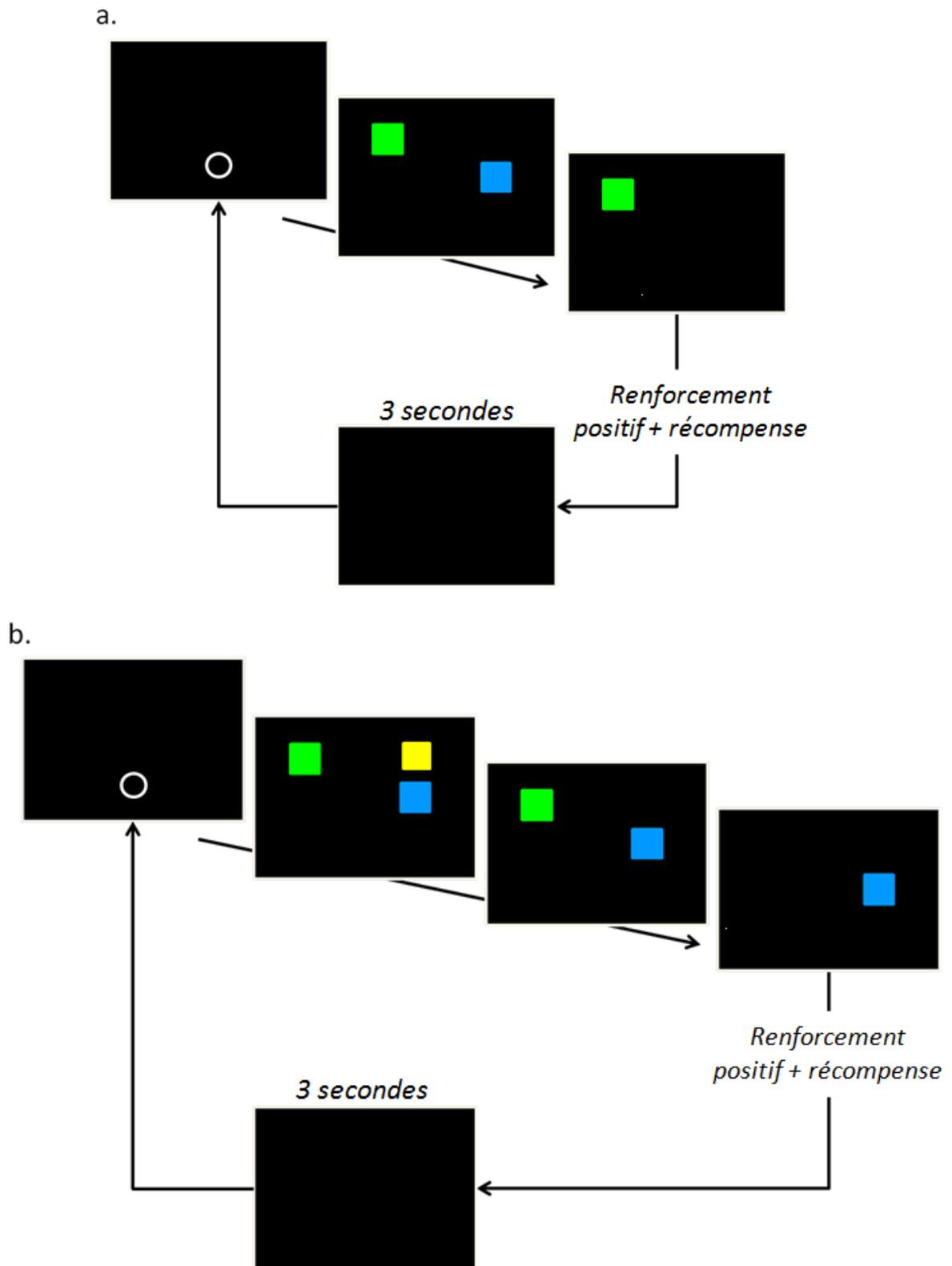


Figure 25 : Description du déroulement des exercices de préférence de couleur. a. exercices avec 2 choix de couleur, le fond pouvant être noir ou blanc. b. Exercice avec 3 choix de couleur, le fond pouvant être noir ou blanc.

3. Analyse des données

A chaque exercice, les couleurs proposées, leur position, l'ordre choisi par le sujet et les temps de réponse ont été enregistrés. Pour chaque sujet, des indices de préférence ont été calculés pour chaque couleur.

Pour les séries avec 2 choix, cet indice a pris en compte les préférences de couleur mais aussi les préférences de position. Il était basé sur la fréquence de choix en première position, balancé par un facteur kf et la fréquence de choix en seconde position, balancée par un facteur ks . Ces facteurs kf et ks ont été définis, pour chaque position i par la relation suivante :

$$kf_i = 2(1 - \%Pos_i) \quad \text{et} \quad ks_i = 2 \times Pos_i$$

avec $\%Pos_i$ la fréquence à laquelle la position i a été choisie en première lors de la session.

Ainsi, choisir une couleur en premier choix alors qu'elle était en une position habituellement peu choisie en premier augmente le poids de ce résultat dans le calcul de l'indice de préférence. A l'inverse, les choix respectant les préférences de position ont un poids moindre dans le calcul de l'indice de préférence.

L'indice de préférence PI (Preference Index) pour une couleur x a alors été défini par la relation suivante :

$$PI_x = \frac{\sum_{i=1}^9 nFCP_i \times kf_i}{\sum_{i=1}^9 nFCP_i \times kf_i + \sum_{i=1}^9 nSCP_i \times ks_i}$$

avec $nFCP_i$ le nombre de fois où la couleur x a été le premier choix alors qu'elle apparaissait en position i ,

$nSCP_i$ le nombre de fois où la couleur x a été le second choix alors qu'elle apparaissait en position i ,

kf_i le facteur balançant le poids des premiers choix,

ks_i le facteur balançant le poids des seconds choix.

Cet indice a été calculé de sorte que $PI_x = 1$ si la couleur x était toujours choisie en premier lorsqu'elle était présentée et $PI_x = 0$ si cette couleur était toujours choisie en dernier.

Pour les séries avec 3 choix de couleurs, les préférences de position n'ont pas été prises en compte et seules les fréquences de choix en premier et second ont été utilisées pour définir l'indice de préférence pour une couleur x selon la relation suivante :

$$PI_x = \%FC + 0.5 \times \%SC$$

Avec $\%FC$ la fréquence de premier choix de la couleur x lorsqu'elle était présentée

$\%SC$ la fréquence de second choix de la couleur x lorsqu'elle était présentée.

Cet index a donc été calculé de sorte que $PI = 1$ si la couleur était toujours choisie en premier, $PI = 0.5$ si la couleur était choisie en premier, second et dernier choix de manière égale et $PI = 0$ si la couleur était toujours choisie en dernier.

Enfin, pour chaque sujet, un Indice de Facteur Couleur **CFI** (Color Factor Index) et un Indice de Facteur Position **PFI** (Position Factor Index), indiquant respectivement l'importance de la couleur et de la position dans la prise de décision du sujet, ont été calculés. Le **CFI** était basé sur la pente formée par les indices de préférence de chaque couleur ordonnés du plus grand au plus petit, multiplié par 10 : si le sujet ne choisissait pas les stimuli suivant les couleurs, les indices de préférence seraient tous proches de 0,5 ce qui résulterait en une pente, et donc un CFI, proche de 0. Inversement, si le sujet choisissait les stimuli exclusivement suivant leur couleur, l'indice de préférence de la couleur la plus appréciée serait proche de 1 et celui de la couleur la moins préférée serait proche de 0, ainsi la pente, donc le CFI, serait proche de 1. Le **PFI** était basé sur l'écart type des fréquences de choix des 9 différentes positions, comparées à l'écart type d'un choix exclusivement basé sur les positions (de droite à gauche et haut en bas par exemple), dit $SD_{Perfect}$: si le sujet ne basait son choix que sur les couleurs, il choisirait les 9 positions de manière égale, indistinctement, et l'écart type des fréquences de premier choix des positions serait proche de 0. Si il basait son choix sur une logique relative à la position des stimuli, un déséquilibre dans les fréquences de premier choix serait alors apparent et l'écart type serait proche du $SD_{Perfect}$. Ainsi, le PFI était défini par le rapport :

$$PFI = \frac{SD_{Subject}}{SD_{Perfect}}$$

Avec $SD_{Subject}$ l'écart type des fréquences de premier choix des 9 positions pour un sujet,

$SD_{Perfect}$ l'écart type des fréquences de premier choix des 9 positions pour un choix exclusivement basé sur une logique "de haut et en bas et de droite à gauche", $SD_{Perfect} = 0.33$ pour les séries de 2 choix et $SD_{Perfect} = 0.37$ pour les séries de 3 choix.

C. Résultats

- *Les indices de préférence ont différencié significativement d'une couleur à l'autre*

Un test de Friedman pour chaque série et chaque sujet a permis de mettre en évidence que des différences significatives étaient observées parmi les indices de préférence des 9 couleurs testées (Tableau 4). Tous les sujets ont démontré des indices significativement supérieurs ou inférieurs au niveau de hasard (0,5) pour certaines couleurs, nous permettant de déterminer quelles couleurs étaient préférées et quelles couleurs étaient évitées. Cependant, Ai n'a pas démontré de différences significatives dans les indices de préférences pour la seconde série de 2 choix sur fond noir (A2 BBG) et celle de 3 choix sur fond blanc (B WBG), ainsi que Chloé pour la série de 3 choix sur fond blanc (B WBG).

Tableau 4 Test de Friedman appliqué aux indices de préférence obtenus lors des séries de 2 choix - fond noir (A1 BBG), 3 choix - fond noir (B BBG), 2 choix - fond noir (A2 BBG), 2 choix - fond blanc (A WBG) et 3 choix - fond blanc (B BBG). Les résultats non significatifs sont indiqués en rouge.

Sujet		Code de la série				
		A1 BBG	B BBG	A2 BBG	A WBG	B WBG
Ai	χ^2	52,58	11,37	31,2655	31,1698	16,2903
	p	< .001	0,2507	< .001	< .001	0,06106
Chloe	χ^2	74,5191	19,0994	66,3273	41,5636	6,5027
	p	< .001	< .05	< .001	< .001	0,6887
Cleo	χ^2	53,2364	57,5277	62,3564	61,3954	57,5004
	p	< .001	< .001	< .001	< .001	< .001
Pan	χ^2	67,2873	51,1091	30,4145	38,2213	30,6874
	p	< .001	< .001	< .001	< .001	< .001
Pal	χ^2	79,5055	65,5812	69,5127	78,1711	59,8589
	p	< .001	< .001	< .001	< .001	< .001
Pendesa	χ^2	43,4039	59,3194	24,5985	41,1031	19,4943
	p	< .001	< .001	< .001	< .001	< .05

- *Les résultats obtenus lors de la première série ont été constants au cours des séries suivantes.*

Tous les sujets ont démontré lors de la première série d'exercices (2 choix sur fond noir) un certain ordre de préférence entre les couleurs. Ces tendances ont été conservées à l'échelle individuelle à travers les différents paramètres. Les analyses de Spearman (ρ) et Pearson (r) (Tableau 5) ont démontré ces corrélations significatives pour tous les sujets lors de la seconde série (3 choix, fond noir). Cléo a montré des résultats particulièrement stables pour l'ensemble des séries, avec un ordre de préférence pratiquement inchangé. Chloé a aussi obtenu des résultats constants lorsque un ordre de préférence était observé (pas d'ordre identifiable pour la dernière série, 3 choix sur fond blanc). Pal a présenté aussi des préférences plutôt constantes, avec des couleurs clairement préférées (jaune, orange, vert) et d'autres clairement évitées (violet, bleu). Toutefois, les couleurs intermédiaires ont été plus variables, d'où des facteurs de corrélation à la limite de la significativité voire en dessous. Pendesa et Pan, en

revanche, ont démontré des résultats différents entre les séries sur fond blanc et celles sur fond noir, avec seulement une certaine constance pour les couleurs favorites (marron-gris-rouge pour Pendesa, violet-gris-rose pour Pan). Au sein des séries sur fond blanc, ces deux sujets ont cependant obtenu des résultats hautement comparables. Ai a très vite orienté ses réponses vers une préférence de position plutôt que de couleur. L'ordre de préférence a donc été difficile à déduire pour certaines séries. Pour celles où un ordre était clairement exprimé, les résultats sont constants (préférence pour le rouge-marron et évitement du gris).

Tableau 5 Facteurs de corrélation de Spearman (ρ) et de Pearson (r) appliqués aux indices de préférence obtenus lors des séries 3 choix - fond noir (B BBG), 2 choix - fond noir (A2 BBG), 2 choix - fond blanc (A WBG) et 3 choix - fond blanc (B BBG) comparés à la première série de 2 choix sur fond noir. Les résultats non significatifs sont indiqués en rouge.

Sujets		Code de la série			
		B BBG	A2 BBG	A WBG	B WBG
Ai	ρ	0,8 **	/	0,8 **	/
	r	0,72 *	/	0,74 *	/
Chloe	ρ	0,87 **	0,97 ***	0,83 **	/
	r	0,85 **	0,99 ***	0,85 **	/
Cleo	ρ	0,95 ***	0,88 **	0,88 **	0,92 ***
	r	0,96 ***	0,94 ***	0,89 **	0,96 ***
Pan	ρ	0,93 ***	0,42	0,2	0,53
	r	0,94 ***	0,59 °	0,32	0,6 °
Pal	ρ	0,87 **	0,5	0,78 **	0,5
	r	0,91 ***	0,7 *	0,86 **	0,66 °
Pendesa	ρ	0,97 ***	0,75 *	0,47	0,4
	r	0,91 ***	0,79 *	0,49	0,34

Code de significativité : $p < .001$ ***, $p < .01$ **, $p < .05$ *, $p < .1$ °

- *Tendances générales de préférences*

Quatre principales tendances ont pu être démontrées. Le calcul de distances non métriques (similarité cosinus) et une représentation sur une échelle multidimensionnelle a mis

en évidence les groupes pouvant être formés (Figure 26). Ainsi, Pal et Chloé préféraient très clairement les couleurs telles que le jaune ou le vert, Pan et Cléo exprimaient une préférence pour les couleurs bleu et violet, Ai présente une tendance à choisir le rouge et marron en premier et Pendesa a démontré une préférence pour les stimuli achromatiques (gris, blanc, noir). Les couleurs choisies plus généralement comme dernières sont quant à elles plus variables d'un sujet à l'autre. Le détail des résultats individuels obtenus par chaque sujet est présenté en annexe.

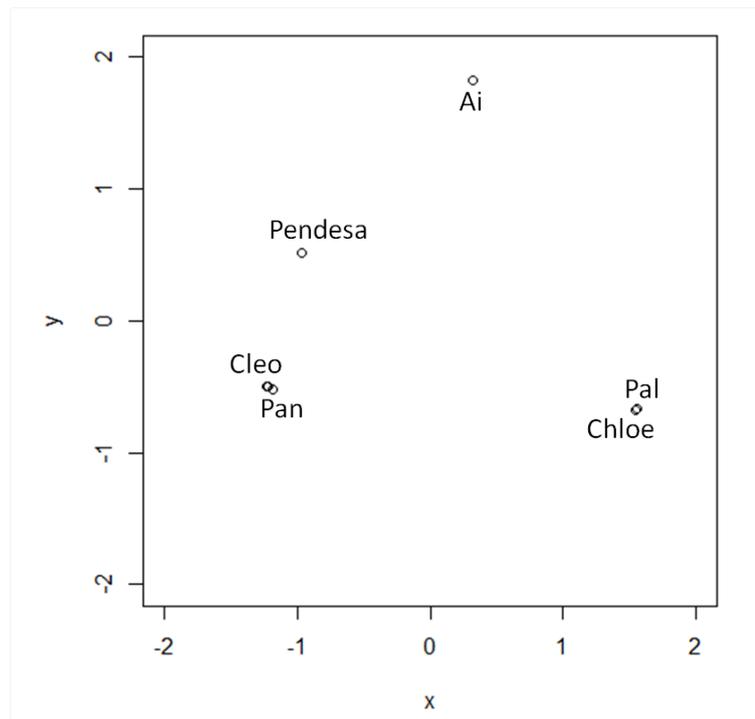


Figure 26 : Positionnement multidimensionnel des sujets les uns par rapport aux autres suivant le profil des ordre de préférence obtenus au cours de l'ensemble des séries d'exercice.

- *Détermination du meilleur protocole pour les expériences futures*

Un des objectifs de cette étude était de jeter les bases d'une étude plus large, incluant un plus grand nombre de chimpanzés mais aussi d'autres espèces, primates ou non. L'ensemble de ces séries d'exercice a représenté 46 sessions de 90 exercices, ce qui est beaucoup trop important pour être proposé dans un cadre autre que l'Institut de Primatologie où les sujets sont habitués à de telles sessions et sont testés tous les jours. Nous avons donc cherché à déterminer quel serait le meilleur protocole pour obtenir des résultats identiques mais avec un minimum de sessions.

Lors de la première série d'exercices, tous les sujets ont démontré un ordre de préférence clair, en basant leur choix sur la couleur du stimulus plus que sur sa position : le ratio entre le facteur couleur (CFI) et le facteur position (PFI) a été pour cette série significativement supérieur à 1 (moyenne = 3,11, test de Student contre une valeur égale à 1 : $t = 2,4024$, $p = 0.031$). En revanche, comme le montre la Figure 27, ce ratio CFI/PFI a diminué significativement lorsque 3 choix ont été présentés. Cela nous permet de dire que les chimpanzés ont exprimé de manière plus explicite leur préférence de couleur lorsqu'ils étaient face à 2 choix plutôt que 3.

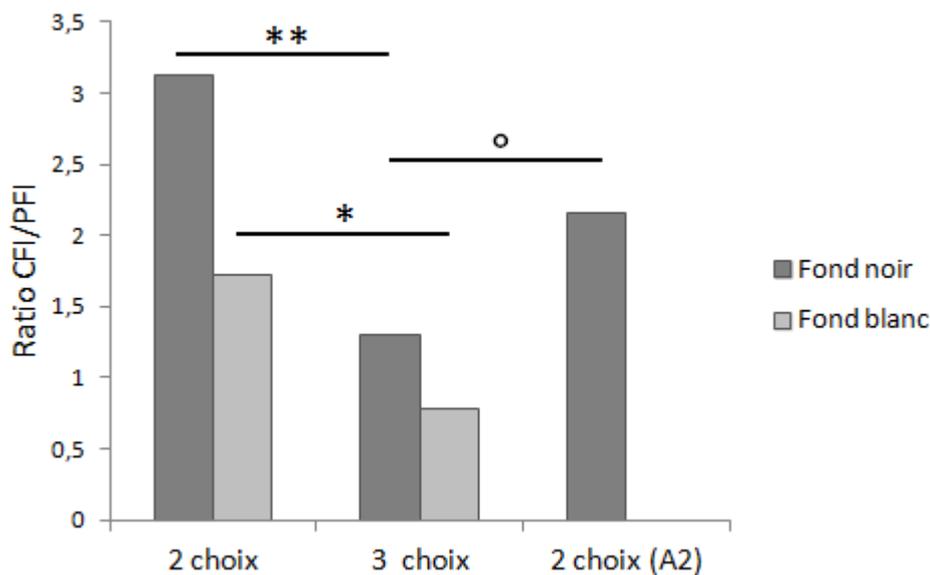


Figure 27 : Ratio CFI/PFI pour les différentes séries d'exercice.
 Test de Student sur moyennes appariées, code de significativité :
 $p < .001$ ***, $p < .01$ **, $p < .05$ *, $p < .1$ °

On a aussi observé une tendance à la diminution de ce même ratio au cours des sessions à titre individuel. L'attitude des sujets lors des expériences nous a également renseigné sur le fait qu'ils ont porté de moins en moins d'attention aux stimuli au cours du temps et répondu de manière plus automatique, se reposant donc sur la position.

D'autre part, certains sujets ont exprimé des résultats différents lors des séries sur fond blanc par rapport au fond noir, soulevant l'importance de ce paramètre dans le protocole. Pour prendre en compte cet aspect, nous avons donc testé la représentativité des résultats obtenus lors des 5 premières sessions de 2 choix sur fond noir ajoutés à ceux obtenus lors des 5 premières sessions de 2 choix sur fond blanc. En ne sélectionnant que ces 10 sessions, les

résultats obtenus sont hautement corrélés aux résultats issus de l'ensemble des 46 sessions (tests de corrélation de Spearman et Pearson, moyenne $\rho = 0,95$ [0,88-0,98], moyenne $r = 0,96$ [0,94 - 0,98], p -value $< .001$ pour tous les sujets). Ainsi, cette configuration nous a permis d'obtenir des données suffisantes pour conclure à une préférence ou non des stimuli présentés.

D. Discussions

Les 6 sujets de cette étude ont tous démontré des tendances stables de préférence ou au contraire d'évitement de couleurs présentées sur un écran sous forme de carrés pleins homogènes. Le fait que ces tendances aient été identiques sur fond noir et blanc nous permet d'écarter l'hypothèse que le choix des sujets était basé sur le contraste avec le fond d'écran (notamment pour les préférences pour le jaune ou le vert, particulièrement marquées chez les 2 sujets qui les expriment). La conservation de ces tendances est la preuve que le choix était fondé sur la couleur des stimuli en soi. Quatre tendances sont apparues : préférence pour les couleurs jaune-vert, préférence pour le rose-violet, préférence pour le rouge-brun et enfin préférence pour les stimuli achromatiques. En augmentant la taille de l'échantillon de sujets testés, une vision plus juste à l'échelle de l'espèce pourra être étudiée. La différence d'historique, d'origine, d'entraînement des sujets ajoutera d'autre part une mixité nécessaire à la généralisation des résultats à l'espèce.

Il est important de souligner que ces expériences de préférence de couleurs étaient basées sur des stimuli géométriques apparaissant sur un écran. De ce fait, les stimuli étaient sortis de tout contexte, de tout lien avec la réalité, et ne pouvaient être associés à des objets ou des situations. Or les études récentes sur les préférences chez l'homme ou l'animal ont émis l'hypothèse que les préférences de couleurs pourraient être définies par la valeur émotionnelle de l'objet ou la situation qu'un individu associe à la couleur (Palmer & Schloss, 2010) ou pourraient être conditionnées par le contexte émotionnel dans lequel se trouve le sujet (Maier et al., 2009; Franklin et al., 2012). Comparer les résultats obtenus lors de la présente étude à des tests passant par des objets ou aliments sur les mêmes sujets pourrait s'avérer intéressant.

Cette série d'expériences a été motivée par les résultats intrigants d'un des sujets de l'étude n°1, Pal. Cette dernière a présenté un comportement étonnant face au stimulus bleu, répondant systématiquement faux pendant un nombre non négligeable de séances. Les résultats obtenus par test de préférence sont sans appel pour Pal : elle a clairement présenté un évitement du bleu, qu'elle a choisi majoritairement en dernière position quels que soient les

paramètres (Indice de Préférence moyen = 0,159 ; [0,060 - 0,284]). L'origine de cet évitement de la couleur bleu n'est pas encore déterminé, d'autant plus que Pal présentait une histoire très proche d'une autre chimpanzé, Cléo, née la même année et élevée dans les mêmes conditions, et qui au contraire a présenté une préférence pour le bleu de manière très stable (Indice de Préférence moyen = 0,639 ; [0,616 - 0,661]). Toutefois ce résultat a confirmé l'hypothèse de l'aversion pour le bleu comme origine des erreurs observées sur les exercices de discrimination des couleurs.

Nous remarquons que le ratio CFI/PFI a diminué petit à petit au fil des sessions. Une hypothèse est que les sujets se sont habitués aux séquences pseudo-aléatoires de couleurs et de position après plusieurs itérations. En effet, une seule séquence pour l'ordre d'apparition des couleurs et une pour les positions des stimuli ont été utilisées. La possibilité que le sujet ait appris la séquence des positions (ne comportant que 72 lignes) même partiellement est peu probable mais reste possible. D'autant plus que les chimpanzés testés ici sont entraînés quotidiennement avec des exercices de mémoire parfois poussés. Pour éviter ce biais lors des études futures, nous recommandons l'utilisation de plusieurs séquences différentes.

Toujours dans l'objectif d'étendre ce projet à d'autres individus, il est important de noter que les moniteurs, suivant leur marque ou leur calibrage, émettent des couleurs parfois très différentes. Les conditions d'éclairage jouent aussi sur les couleurs perçues par le sujet. Il est donc primordial, avant de débiter toute série d'expérience, de comparer les couleurs perçues par l'utilisateur avec les coordonnées des couleurs fournies ici. La méthode la plus précise pour évaluer les couleurs exactes est de mesurer les émissions avec un colorimètre adapté aux émissions des écrans LCD. Toutefois, pour des raisons pratiques nous avons choisi une méthode d'évaluation directe par deux observateurs différents qui ont comparé les couleurs perçues avec les échantillons d'un nuancier. Il ne s'agit pas de la méthode optimale, et les résultats obtenus intègrent certainement des erreurs liés aux observateurs. Nous recommandons malgré tout l'utilisation des coordonnées ainsi déterminées comme références pour de prochaines expérimentations.

CONCLUSION GENERALE

Nous avons vu comment la vision des couleurs est le résultat d'évolutions trouvant leurs origines dans les premiers stades de vie. Pouvoir percevoir de manière distinctive les différentes émissions du spectre lumineux permet une analyse plus précise de l'environnement, une recherche de nourriture facilitée, le repérage des congénères, la transmission de signaux sociaux ou interspécifiques etc. Suivant l'écologie des différentes espèces, ces éléments se révèlent plus ou moins importants : les espèces nocturnes, vivant dans des conditions pour lesquelles les cônes ne sont que peu fonctionnels, mais aussi les mammifères marins, soumis à des spectres lumineux différents du fait du phénomène de filtre causé par l'eau, ont progressivement perdu la capacité de percevoir les couleurs. En parallèle on observe chez ces espèces le développement de sens particuliers tel que l'écholocation ou l'exacerbation des autres sens (ouïe, odorat ...). La vision des couleurs présente de très nombreuses variations au sein du monde animal, et de nombreuses espèces peuvent percevoir un plus grand nombre de couleur que l'espèce humaine, grâce à des photorécepteurs plus variés, mais aussi des procédés assistant la vision des couleurs tel que des gouttelettes lipidiques ou des régions pigmentées ajoutant des filtres aux différences d'absorption des photorécepteurs. Ces mécanismes sont principalement observés chez les insectes et n'ont donc pas été décrits ici mais ils contribuent de manière intégrale à la grande diversité des modes de vision des couleurs dans le monde du vivant.

Les chimpanzés, tout comme les singes de l'Ancien Monde, espèce humaine comprise, ont de nouveau gagné, après la perte de deux familles d'opsines sur quatre dans la lignée des mammifères, la capacité de percevoir trois couleurs primaires à travers un phénomène de duplication du gène situé sur le chromosome X. Les analyses génétiques, ainsi que des études électrorétinographiques et comportementales ont démontré que la vision des chimpanzés est très similaire, si non identique, à celle de l'homme. Une légère sensibilité inférieure aux émissions de grande longueur d'onde subsiste. Au delà de la vision stricte des couleurs, nous avons aussi vu que de nombreux processus cognitifs sont associés à ces informations sensibles : mémoire, régulation des rythmes biologiques, transmission de messages, relation avec l'affect ... La notion de préférence est une illustration de la complexité de l'intégration des informations transmises à partir des photorécepteurs. Les préférences de couleurs sont retrouvées dans de nombreuses espèces mais sont principalement étudiées chez l'homme. Le manque de connaissance qui subsiste à propos des mécanismes entourant la formation d'une

préférence introduit une difficulté supplémentaire : quels éléments influent sur une préférence et comment tester la préférence des couleurs dans une espèce sans jouer sur ces facteurs ?

La présente étude s'intéresse à ces deux aspects de la perception colorée chez le chimpanzé. Par les expériences menées ici, il s'agit de poser les bases d'une série d'études de plus grande envergure reposant sur un outil commun : l'utilisation d'écrans tactiles comme interface pour proposer des exercices. Le premier projet vérifie la trichromatie des chimpanzés en se basant sur leurs capacités de discrimination. Les résultats démontrent leur perception correcte des trois couleurs primaires que sont le bleu, le vert et le rouge, avec une augmentation des confusions nette entre les couleurs associées au rouge (marron, rouge, orange). Cet exercice est basé sur la forme la plus simple des exercices d'association d'un échantillon à son identique ("identity Matching-to-Sample"), mais nécessite toutefois un entraînement préalable à ce principe d'exercice. Le second volet de cette étude s'intéresse à la préférence des couleurs. Nous avons pu mettre en évidence ici que les chimpanzés présentaient un ordre de choix stable entre les différentes couleurs lorsque deux ou trois stimuli leur sont proposés. Nous n'avons pas trouvé de tendance générale au sein des six chimpanzés testés, mais chacun d'entre eux a présenté une tendance personnelle constante au fil des différentes conditions expérimentales. En se basant sur nos résultats, nous avons déterminé un protocole simplifié, prenant en compte les deux conditions de fond d'écran, qui pourra être proposé à un nombre plus large de sujets. Cet exercice étant basé sur un principe de touché de cible, sans conditions pour la récompense, n'importe quel sujet ayant reçu un entraînement de base à l'utilisation des écrans tactiles pourra être testé. L'utilisation d'écrans tactiles permet aussi de proposer des expériences dont les conditions sont identiques, sans intervention d'un expérimentateur humain.

Ainsi, cette étude appelle à la continuation du projet en intégrant un plus grand nombre de sujets chimpanzés, mais peut aussi s'appliquer à toute espèce ayant été entraînée aux exercices sur écrans tactiles : bonobos, orang-outans, macaques, mais aussi des espèces non primates telles que les chevaux. La comparaison avec d'autres espèces n'ayant pas les mêmes profils de vision des couleurs peut s'avérer intéressante : les mammifères autres que les singes de l'Ancien Monde sont dichromates, avec des perceptions colorées très différentes dues aux variations dans le spectre d'absorption des opsines. En comparant les préférences entre les espèces, des homologues pourraient nous instruire sur une implication de l'inné dans la construction d'une préférence et l'hypothèse d'une origine commune de ce processus.

BIBLIOGRAPHIE :

- ADAMS, F.M. and OSGOOD, C.E. (1973) A Cross-Cultural Study of the Affective Meanings of Color. *Journal of Cross-Cultural Psychology* **4**, 135–156.
- AHNELT, P. and KOLB, H. (1994) Horizontal cells and cone photoreceptors in human retina: A Golgi-electron microscopic study of spectral connectivity. *Journal of comparative Neurology* **343**, 406–427.
- ALBERTANO, P., BARSANTI, L., PASSARELLI, V. and GUALTIERI, P. (2000) A complex photoreceptive structure in the cyanobacterium *Leptolyngbya* sp. *Micron* **31**, 27–34.
- ARENDDT, D. (2003) Evolution of eyes and photoreceptor cell types. *International Journal of Developmental Biology* **47**, 563–572.
- ARENDDT, D., TESSMAR, K., DE CAMPOS-BAPTISTA, M.-I.M., DORRESTEIJN, A. and WITTBRODT, J. (2002) Development of pigment-cup eyes in the polychaete *Platynereis dumerilii* and evolutionary conservation of larval eyes in Bilateria. *Development* **129**, 1143–1154.
- ARENDDT, D., TESSMAR-RAIBLE, K., SNYMAN, H., DORRESTEIJN, A.W. and WITTBRODT, J. (2004) Ciliary photoreceptors with a vertebrate-type opsin in an invertebrate brain. *Science* **306**, 869–871.
- ARRESE, C.A., HART, N.S., THOMAS, N., BEAZLEY, L.D. and SHAND, J. (2002) Trichromacy in Australian marsupials. *Current Biology* **12**, 657–660.
- BARBIERS, R.B. (1985) Orangutans' color preference for food items. *Zoo Biology* **4**, 287–290.
- BARRY, J. (1995) Biologie des conduites subjectives : Sens de la vision. In *Neurobiologie de la pensée*. Presse Universitaire du Septentrion. pp 119–128.
- BASOLO, A.L. (1990) Female preference predates the evolution of the sword in swordtail fish. *Science (New York, N.Y.)* **250**, 808–810.
- BAYLOR, D.A. (1987) Photoreceptor signals and vision. Proctor lecture. *Investigative ophthalmology & visual science* **28**, 34–49.
- BETTMAN, J.R., LUCE, M.F. and PAYNE, J.W. (1998) Constructive Consumer Choice Processes. *Journal of Consumer Research* **25**, 187–217.
- BHAYA, D. (2004) Light matters: phototaxis and signal transduction in unicellular cyanobacteria. *Molecular Microbiology* **53**, 745–754.
- BIRGE, R.R., COOPER, T.M., LAWRENCE, A.F., MASTHAY, M.B., VASILAKIS, C., ZHANG, C.F. and ZIDOVETZKI, R. (1989) A spectroscopic, photocalorimetric, and theoretical investigation of the quantum efficiency of the primary event in bacteriorhodopsin. *Journal of the American Chemical Society* **111**, 4063–4074.
- BLOOMFIELD, S.A. and DACHEUX, R.F. (2001) Rod Vision: Pathways and Processing in the Mammalian Retina. *Progress in Retinal and Eye Research* **20**, 351–384.
- BOK, D. (1985) Retinal Photoreceptor-Pigment Epithelium Interactions. *Investigative ophthalmology and Visual Science* **26**, 1659–1695.
- BORGIA, G. (1995) Complex male display and female choice in the spotted bowerbird: specialized functions for different bower decorations. *Animal Behaviour* **49**, 1291–1301.

- BOWMAKER, J.K. (2008) Evolution of vertebrate visual pigments. *Vision Research* **48**, 2022–2041.
- BOWMAKER, J.K. and DARTNALL, H.J. (1980) Visual pigments of rods and cones in a human retina. *The Journal of physiology* **298**, 501–511.
- BOYCOTT, B.B. and KOLB, H. (1973) The horizontal cells of the rhesus monkey retina. *The Journal of Comparative Neurology* **148**, 115–139.
- BROWN, A.G. (1991) Nerve cells and nervous systems: an introduction to neuroscience. Springer.
- BURNHAM, R.J. and MORLEY, R.J. (2000) Origin and Evolution of Tropical Rain Forests. *PALAIOS* **15**, 580.
- CARCIERI, S.M. (2003) Classification of Retinal Ganglion Cells: A Statistical Approach. *Journal of Neurophysiology* **90**, 1704–1713.
- CHOUNGOURIAN, A. (1968) Color preferences and cultural variation. *Perceptual and motor skills* **26**, 1203–1206.
- CHOW, R.L., ALTMANN, C.R., LANG, R.A. and HEMMATI-BRIVANLOU, A. (1999) Pax6 induces ectopic eyes in a vertebrate. *Development* **126**, 4213–4222.
- CLARKE, S., WALSH, V., SCHOPPIG, A., ASSAL, G. and COWEY, A. (1998) Colour constancy impairments in patients with lesions of the prestriate cortex. *Experimental Brain Research* **123**, 154–158.
- COLEMAN, S.W., PATRICELLI, G.L. and BORGIA, G. (2004) Variable female preferences drive complex male displays. *Nature* **428**, 742–745.
- 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. *Current Biology* **13**, R864–R865.
- COLLIN, S.P., POTTER, I.C. and BRAEKEVELT, C.R. (1999) The Ocular Morphology of the Southern Hemisphere Lamprey *Geotria australis* Gray, with Special Reference to Optical Specialisations and the Characterisation and Phylogeny of Photoreceptor Types. *Brain, Behavior and Evolution* **54**, 96–118.
- COTE, R.H. (2004) Characteristics of Photoreceptor PDE (PDE6): similarities and differences to PDE5. *International Journal of Impotence Research* **16**, S28–S33.
- CURCIO, C.A. and ALLEN, K.A. (1990) Topography of ganglion cells in human retina. *Journal of comparative Neurology* **300**, 5–25.
- DACEY, D.M., LIAO, H.-W., PETERSON, B.B., ROBINSON, F.R., SMITH, V.C., POKORNY, J., YAU, K.-W. and GAMLIN, P.D. (2005) Melanopsin-expressing ganglion cells in primate retina signal colour and irradiance and project to the LGN. *Nature* **433**, 749–754.
- DARWIN, C. (1963) *The Origin of Species Or, The Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. Emereo. <http://www.limpidsoft.com/small/originofspecies.pdf>. Accessed October 26, 2015.
- DAVIES, W.L., CARVALHO, L.S., COWING, J.A., BEAZLEY, L.D., HUNT, D.M. and ARRESE, C.A. (2007) Visual pigments of the platypus: A novel route to mammalian colour vision. *Current Biology* **17**, R161–R163.
- 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. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **91**, 7262–7266.
- DHAR, R. and NOVEMSKY, N. (2008) Beyond rationality: The content of preferences. *Journal of Consumer Psychology* **18**, 175–178.
- DIZHOOR, A., RAY, S., KUMAR, S., NIEMI, G., SPENCER, M., BROLLEY, D., WALSH, K., PHILIPPOV, P., HURLEY, J. and STRYER, L. (1991) Recoverin: a calcium sensitive activator of retinal rod guanylate cyclase. *Science* **251**, 915–918.
- DKHISSI-BENYAHYA, O., SZEL, A., DEGRIP, W.J. and COOPER, H.M. (2001) Short and mid-wavelength cone distribution in a nocturnal Strepsirrhine primate (*Microcebus murinus*). *The Journal of Comparative Neurology* **438**, 490–504.
- DOBSON, F.S., COUCHOUX, C. and JOUVENTIN, P. (2011) Sexual Selection on a Coloured Ornament in King Penguins: Sexual Selection on a Coloured Ornament. *Ethology* **117**, 872–879.
- DOMINY, N.J., LI, W.-H. and SVENNING, J.-C. (2003) Historical contingency in evolution of primate color vision. *Journal of Human Evolution* **44**, 25–45.
- DOMINY, N.J. and LUCAS, P.W. (2001) Ecological importance of trichromatic vision to primates. *Nature* **410**, 363–366.
- DONG, G. and GOLDEN, S.S. (2008) How a cyanobacterium tells time. *Current Opinion in Microbiology* **11**, 541–546.
- DULAI, K.S., MOLLON, J.D. and VON DOMUM, M. (1999) The evolution of trichromatic color vision by opsin gene duplication in New World and Old World Primates. *Genome Research* **9**, 629–638.
- EYSENCK, H.J. (1941) A Critical and Experimental Study of Colour Preferences. *The American Journal of Psychology* **54**, 385.
- FASICK, J.I. and ROBINSON, P.R. (2000) Spectral-tuning mechanisms of marine mammal rhodopsins and correlations with foraging depth. *Visual Neuroscience* **17**, 781–788.
- FERNALD, R.D. (1988) Aquatic Adaptations in Fish Eyes. In *Sensory Biology of Aquatic Animals*. Eds J. Atema, R.R. Fay, A.N. Popper and W.N. Tavolga. Springer New York. pp 435–466.
- FERNALD, R.D. (2004) Evolving eyes. *The International Journal of Developmental Biology* **48**, 701–705.
- FEUDA, R., HAMILTON, S.C., MCINERNEY, J.O. and PISANI, D. (2012) Metazoan opsin evolution reveals a simple route to animal vision. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **109**, 18868–18872.
- FISHER, S.K. and BOYCOTT, B.B. (1974) Synaptic Connexions Made by Horizontal Cells within the Outer Plexiform Layer of the Retina of the Cat and the Rabbit. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **186**, 317–331.
- FLEISHMAN, L.J., LOEW, E.R. and LEAL, M. (1993) Ultraviolet vision in lizards. *Nature* **365**, 397–397.
- FOSTER, K.W., SARANAK, J., PATEL, N., ZARILLI, G., OKABE, M., KLINE, T. and NAKANISHI, K. (1984) A rhodopsin is the functional photoreceptor for phototaxis in the unicellular eukaryote *Chlamydomonas*. *Nature* **311**, 756–759.

- FOWLES, C., AKHTAR, M. and COHEN, P. (1989) Interplay of phosphorylation and dephosphorylation in vision: protein phosphatases of bovine rod outer segments. *Biochemistry* **28**, 9385–9391.
- FRANKLIN, A., GIBBONS, E., CHITTENDEN, K., ALVAREZ, J. and TAYLOR, C. (2012) Infant color preference for red is not selectively context specific. *Emotion* **12**, 1155–1160.
- FRANKLIN, A., PITCHFORD, N., HART, L., DAVIES, I.R.L., CLAUSSE, S. and JENNINGS, S. (2008) Saliency of primary and secondary colours in infancy. *British Journal of Developmental Psychology* **26**, 471–483.
- FU, Y. and YAU, K.-W. (2007) Phototransduction in mouse rods and cones. *Pflügers Archiv - European Journal of Physiology* **454**, 805–819.
- GEGENFURTNER, K.R. and KIPER, D.C. (2003) Color Vision. *Annual Review of Neuroscience* **26**, 181–206.
- GEGENFURTNER, K.R. and SHARPE, L.T., eds (2001) Color vision: from genes to perception. Reprint. Cambridge Univ. Press.
- GEHRING, W.J. (2014) The evolution of vision. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Developmental Biology* **3**, 1–40.
- GEHRING, W.J. and IKEO, K. (1999) Pax 6: mastering eye morphogenesis and eye evolution. *Trends in genetics: TIG* **15**, 371–377.
- GERHART, J. and KIRSCHNER, M. (1997) Cells, embryos, and evolution: toward a cellular and developmental understanding of phenotypic variation and evolutionary adaptability. Blackwell Science.
- GRETHER, W.F. (1940a) A comparison of human and chimpanzee spectral hue discrimination curves. *Journal of Experimental Psychology* **26**, 394–403.
- GRETHER, W.F. (1940b) Chimpanzee color vision. I. Hue discrimination at three spectral points. *Journal of Comparative Psychology* **29**, 167–177.
- GRIEBEL, U. and SCHMID, A. (1992) Color vision in the California sea lion (*Zalophus californianus*). *Vision Research* **32**, 477–482.
- GRIEBEL, U. and SCHMID, A. (2002) Spectral sensitivity and Color Vision in the Bottlenose Dolphin (*Tursiops Truncatus*). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* **35**, 129–137.
- GRIFFIN, D., LIU, W. and KHAN, U. (2005) A new look at constructed choice processes. *Marketing Letters* **16**, 321–333.
- GUYTON, A.C. and HALL, J.E. (2000) Système nerveux : Les organes des sens - L'oeil. In *Textbook of Medical Physiology*. 10th Edition (traduite). Piccin Nuova Libreria. pp 609–634.
- HANNA, M.C., PLATTS, J.T. and KIRKNESS, E.F. (1997) Identification of a Gene within the Tandem Array of Red and Green Color Pigment Genes. *Genomics* **43**, 384–386.
- HARGRAVE, P.A., MCDOWELL, J.H., FELDMANN, R.J., ATKINSON, P.H., MOHANA RAO, J.K. and ARGOS, P. (1984) Rhodopsin's protein and carbohydrate structure: Selected aspects. *Vision Research* **24**, 1487–1499.
- HAYASHI, M., SAKURABA, Y., WATANABE, S., KANEKO, A. and MATSUZAWA, T. (2013) Behavioral recovery from tetraparesis in a captive chimpanzee. *Primates* **54**, 237–243.

- HENDRICKSON, A., DJAJADI, H.R., NAKAMURA, L., POSSIN, D.E. and SAJUTHI, D. (2000) Nocturnal tarsier retina has both short and long/medium-wavelength cones in an unusual topography. *Journal of Comparative Neurology* **424**, 718–730.
- HERMANN, H. and CIER, J.-F. (1968) Organes des sens. In Précis de physiologie. Masson & cie. pp 311–347.
- HIRASAWA, H. (2003) pH Changes in the Invaginating Synaptic Cleft Mediate Feedback from Horizontal Cells to Cone Photoreceptors by Modulating Ca²⁺ Channels. *The Journal of General Physiology* **122**, 657–671.
- HISATOMI, O. and TOKUNAGA, F. (2002) Molecular evolution of proteins involved in vertebrate phototransduction. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* **133**, 509–522.
- HUNT, D.M., CARVALHO, L.S., COWING, J.A., PARRY, J.W.L., WILKIE, S.E., DAVIES, W.L. and BOWMAKER, J.K. (2007) Spectral Tuning of Shortwave-sensitive Visual Pigments in Vertebrates†: Photochemistry and Photobiology, 2007, 83. *Photochemistry and Photobiology* **83**, 303–310.
- HURLBERT, A.C. and LING, Y. (2007) Biological components of sex differences in color preference. *Current Biology* **17**, R623–R625.
- HURVICH, L.M. and JAMESON, D. (1957) An opponent-process theory of color vision. *Psychological review* **64**, 384–404.
- ISOLDI, M.C., ROLLAG, M.D., DE LAURO CASTRUCCI, A.M. and PROVENCIO, I. (2005) Rhabdomic phototransduction initiated by the vertebrate photopigment melanopsin. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**, 1217–1221.
- JACOBS, G.H. (2009) Evolution of colour vision in mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **364**, 2957–2967.
- JACOBS, G.H. (1996) Primate photopigments and primate color vision. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **93**, 577–581.
- JACOBS, G.H. (1992) Ultraviolet vision in vertebrates. *American Zoologist* **32**, 544–554.
- JACOBS, G.H., DEEGAN, J.F. and MORAN, J.L. (1996) ERG measurements of the spectral sensitivity of common chimpanzee (*Pan troglodytes*). *Vision research* **36**, 2587–2594.
- JENSEN, R.J. and DAW, N.W. (1984) Effects of dopamine antagonists on receptive fields of brisk cells and directionally selective cells in the rabbit retina. *The Journal of Neuroscience* **4**, 2972–2985.
- JUDD, D.B. (1966) Fundamental studies of color vision from 1860 to 1960. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **55**, 1313.
- KAMERMANS, M. (2001) Hemichannel-Mediated Inhibition in the Outer Retina. *Science* **292**, 1178–1180.
- KANEKO, T., SAKAI, T., MIYABE-NISHIWAKI, T. and TOMONAGA, M. (2013) A case of naturally occurring visual field loss in a chimpanzee with an arachnoid cyst. *Neuropsychologia* **51**, 2856–2862.
- KASTELEIN, R.A., ZWEYPFENNING, R.C.V.J. and SPEKREIJSE, H. (1990) Anatomical and Histological Characteristics of the Eyes of a Month-Old and an Adult Harbor Porpoise (*Phocoena Phocoena*). In Sensory Abilities of Cetaceans. Eds J.A. Thomas and R.A. Kastelein. Springer US. pp 463–480.

- KAWAMURA, S., HIRAI, M., TAKENAKA, O., RADLWIMMER, F.B. and YOKOYAMA, S. (2001) Genomic and spectral analyses of long to middle wavelength-sensitive visual pigments of common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Gene* **269**, 45–51.
- KIRKPATRICK, M. (1996) Good Genes and Direct Selection in the Evolution of Mating Preferences. *Evolution* **50**, 2125.
- KIRKPATRICK, M. and RYAN, M.J. (1991) The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature* **350**, 33–38.
- KIVETZ, R., NETZER, O. and SCHRIFT, R. (2008) The synthesis of preference: Bridging behavioral decision research and marketing science. *Journal of Consumer Psychology* **18**, 179–186.
- KLEINSCHMIDT, A., LEE, B., REQUARDT, M. and FRAHM, J. (1996) Functional mapping of color processing by magnetic resonance imaging of responses to selective P- and M-pathway stimulation. *Experimental Brain Research* **110**. doi:10.1007/BF00228558.
- KOEPPEN, B.M. and STANTON, B.A. (2008) The nervous system : The visual system. In Berne & Levy Physiology. 6th ed. Elsevier.
- KOLB, H., FERNANDEZ, E., SCHOUTEN, J., AHNELT, P., LINBERG, K.A. and FISHER, S.K. (1994) Are there three types of horizontal cell in the human retina? *Journal of Comparative Neurology* **343**, 370–386.
- KOLB, H., LINBERG, K.A. and FISHER, S.K. (1992) Neurons of the human retina: A Golgi study. *The Journal of Comparative Neurology* **318**, 147–187.
- KOLE, H., MARIANI, A. and GALLEGO, A. (1980) A second type of horizontal cell in the monkey retina. *The Journal of Comparative Neurology* **189**, 31–44.
- KÖNIG, C. (2006) L'oeil et la vision des vertébrés. <http://www.futura-sciences.com/magazines/sante/infos/dossiers/d/medecine-oeil-vision-dela-vision-667/page/3/>.
- KOZMIK, Z., DAUBE, M., FREI, E., NORMAN, B., KOS, L., DISHAW, L.J., NOLL, M. and PIATIGORSKY, J. (2003) Role of Pax genes in eye evolution: a cnidarian PaxB gene uniting Pax2 and Pax6 functions. *Developmental Cell* **5**, 773–785.
- KREBS, I.P. and KREBS, W. (1989) Discontinuities of the external limiting membrane in the fovea centralis of the primate retina. *Experimental Eye Research* **48**, 295–301.
- LAMB, T.D., COLLIN, S.P. and PUGH, E.N. (2007) Evolution of the vertebrate eye: opsins, photoreceptors, retina and eye cup. *Nature Reviews Neuroscience* **8**, 960–976.
- LAND, M.F. and FERNALD, R.D. (1992) The evolution of eyes. *Annual review of neuroscience* **15**, 1–29.
- LEE, B., DACEY, D., SMITH, V. and POKORNY, J. (1999) Horizontal cells reveal cone type-specific adaptation in primate retina. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **96**, 14611–14616.
- LEVENSON, D.H. and DIZON, A. (2003) Genetic evidence for the ancestral loss of short-wavelength-sensitive cone pigments in mysticete and odontocete cetaceans. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **270**, 673–679.
- LOADER, S.P. (2015) Stormy waters: Review of *The Monkey's Voyage*, by Alan de Queiroz, Basic Books. *Acta Zoologica* **96**, 398–400.

- LUECK, C.J., ZEKI, S., FRISTON, K.J., DEIBER, M.-P., COPE, P., CUNNINGHAM, V.J., LAMMERTSMA, A.A., KENNARD, C. and FRACKOWIAK, R.S.J. (1989) The colour centre in the cerebral cortex of man. *Nature* **340**, 386–389.
- MACNEIL, M.A. and MASLAND, R.H. (1998) Extreme diversity among amacrine cells: implications for function. *Neuron* **20**, 971–982.
- MAIER, M.A., BARCHFELD, P., ELLIOT, A.J. and PEKRUN, R. (2009) Context specificity of implicit preferences: The case of human preference for red. *Emotion* **9**, 734–738.
- MARTIN, T. (2006) Early Mammalian Evolutionary Experiments. *Science* **311**, 1109–1110.
- MASLAND, R. (1988) Amacrine cells. *Trends in Neurosciences* **11**, 405–410.
- MASS, A. and SUPIN, A.Y. (2002) Visual field organization and retinal resolution of the beluga, *Delphinapterus lucas* (Pallas). *Aquatic Mammals* **28**, 241–250.
- MATH, F., KAHN, J.-P. and VIGNAL, J.-P. (2008) Neurosciences cliniques: de la perception aux troubles du comportement. De Boeck Université.
- MATSUNO, T., KAWAI, N. and MATSUZAWA, T. (2004) Color classification by chimpanzees (*Pan troglodytes*) in a matching-to-sample task. *Behavioural Brain Research* **148**, 157–165.
- MATSUZAWA, T. (1990) Form perception and visual acuity in a Chimpanzee. *Folia Primatologica* **55**, 24–32.
- MEYER-ROCHOW, V.B. and STEWART, D. (1996) Review of larval and postlarval eye ultrastructure in the lamprey (*Cyclostomata*) with special emphasis on *Geotria australis* (Gray). *Microscopy Research and Technique* **35**, 431–444.
- MILTON, K. (1998) Physiological ecology of howlers (*Alouatta*): energetic and digestive considerations and comparison with the Colobinae. *International Journal of Primatology* **19**, 513–548.
- MIYABE-NISHIWAKI, T., KANEKO, A., NISHIWAKI, K., WATANABE, A., WATANABE, S., MAEDA, N., KUMAZAKI, K., MORIMOTO, M., HIROKAWA, R., SUZUKI, J., ITO, Y., HAYASHI, M., TANAKA, M., TOMONAGA, M. and MATSUZAWA, T. (2010) Tetraparesis resembling acute transverse myelitis in a captive chimpanzee (*Pan troglodytes*): long-term care and recovery. *Journal of Medical Primatology* **39**, 336–346.
- MIYABE-NISHIWAKI, T., KANEKO, T., SAKAI, T., KANEKO, A., WATANABE, A., WATANABE, S., MAEDA, N., KUMAZAKI, K., SUZUKI, J., FUJIWARA, R., MAKISHIMA, H., NISHIMURA, T., HAYASHI, M., TOMONAGA, M., MATSUZAWA, T. and MIKAMI, A. (2014) Intracranial arachnoid cysts in a chimpanzee (*Pan troglodytes*). *Primates* **55**, 7–12.
- 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. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **222**, 373–399.
- NATHANS, J., THOMAS, DARCY and HOGNESS, DAVID S. (1986) Molecular genetics of Human color vision: the genes encoding blue, green and red pigments. *Science, New Serie* **232**, 193–202.
- NEI, M., ZHANG, J. and YOKOYAMA, S. (1997) Color vision of ancestral organisms of higher primates. *Molecular biology and evolution* **14**, 611–618.

- NG, W.-O., GROSSMAN, A.R. and BHAYA, D. (2003) Multiple Light Inputs Control Phototaxis in *Synechocystis* sp. Strain PCC6803. *Journal of Bacteriology* **185**, 1599–1607.
- NUNN, C.L. (1999) The evolution of exaggerated sexual swellings in primates and the graded-signal hypothesis. *Animal Behaviour* **58**, 229–246.
- NUNNELEY, T. (1858) Original Communications: On the Structure of the Retina. *Quarterly Journal of Microscopical Science* **1**, 217–241.
- VAN OSSELAER, S.M., RAMANATHAN, S., CAMPBELL, M.C., COHEN, J.B., DALE, J.K., HERR, P.M., JANISZEWSKI, C., KRUGLANSKI, A.W., LEE, A.Y., READ, S.J. and OTHERS (2005) Choice based on goals. *Marketing Letters* **16**, 335–346.
- OSTERBERG, G. (1935) Topography of the Layer of Rods and Cones in the Human Retina.
- PALMER, S.E. and SCHLOSS, K.B. (2010) An ecological valence theory of human color preference. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **107**, 8877–8882.
- PEICHL, L., BEHRMANN, G. and KROGER, R.H.H. (2001) For whales and seals the ocean is not blue: a visual pigment loss in marine mammals*. *European Journal of Neuroscience* **13**, 1520–1528.
- PEICHL, L. and MOUTAIROU, K. (1998) Absence of short-wavelength sensitive cones in the retinae of seals (Carnivora) and African giant rats (Rodentia). *European Journal of Neuroscience* **10**, 2586–2594.
- PIATIGORSKY, J. and WISTOW, G.J. (1989) Enzyme/crystallins: Gene sharing as an evolutionary strategy. *Cell* **57**, 197–199.
- PLACHETZKI, D.C., SERB, J.M. and OAKLEY, T.H. (2005) New insights into the evolutionary history of photoreceptor cells. *Trends in Ecology & Evolution* **20**, 465–467.
- POLYAK, S. (1936) Minute structure of the retina in Monkeys and in Apes. *Archives of Ophthalmology* **15**, 477–519.
- POLYAK, S. (1941) The retina: the anatomy and histology of the retina in man, ape and monkey, including the consideration of visual functions, the history of physiological optics and the histological laboratory technique. University of Chicago Press.
- POMPA, S., EHRLICH, P.R. and CEBALLOS, G. (2011) Global distribution and conservation of marine mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **108**, 13600–13605.
- POWER, M.E., TILMAN, D., ESTES, J.A., MENGE, B.A., BOND, W.J., MILLS, L.S., DAILY, G., CASTILLA, J.C., LUBCHENCO, J. and PAINE, R.T. (1996) Challenges in the Quest for Keystones. *BioScience* **46**, 609–620.
- PURVES, D., AUGUSTINE, G. and FITZPATRICK, D. (2001) Phototransduction. In *Neuroscience*. 2nd edition. Sinauer Associates. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK10806/>.
- RAMON CAJAL, S. (1911) *Histologie du système nerveux de l'Homme et des vertébrés*. Maloine.
- RANC, M. (2006) Le cerveau: Différentes voies visuelles. *ACCES (Actualisation Continue des Connaissances des Enseignants en Sciences) - ENS Lyon*. http://acces.ens-lyon.fr/acces/ressources/neurosciences/vision/comprendre/vision_scientifique/differentes_voies_visuelles.

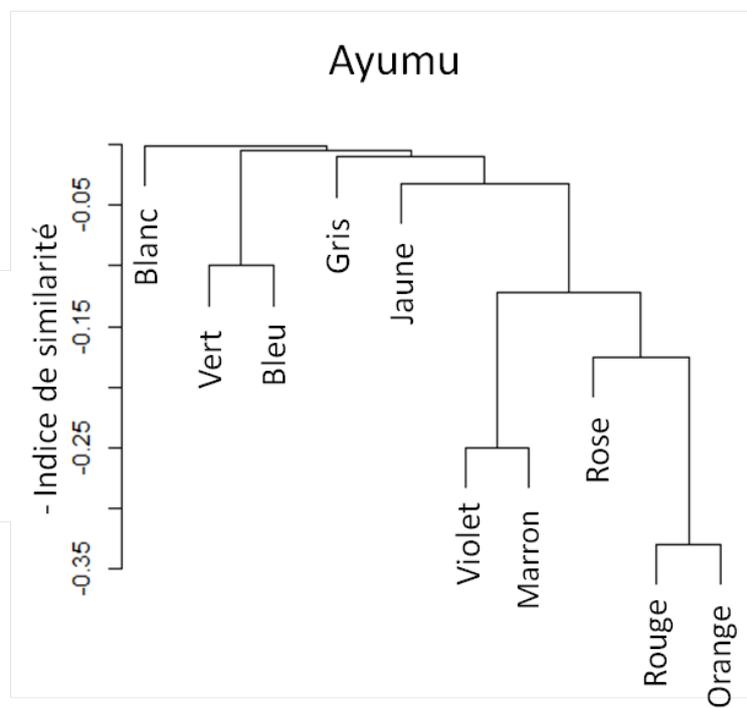
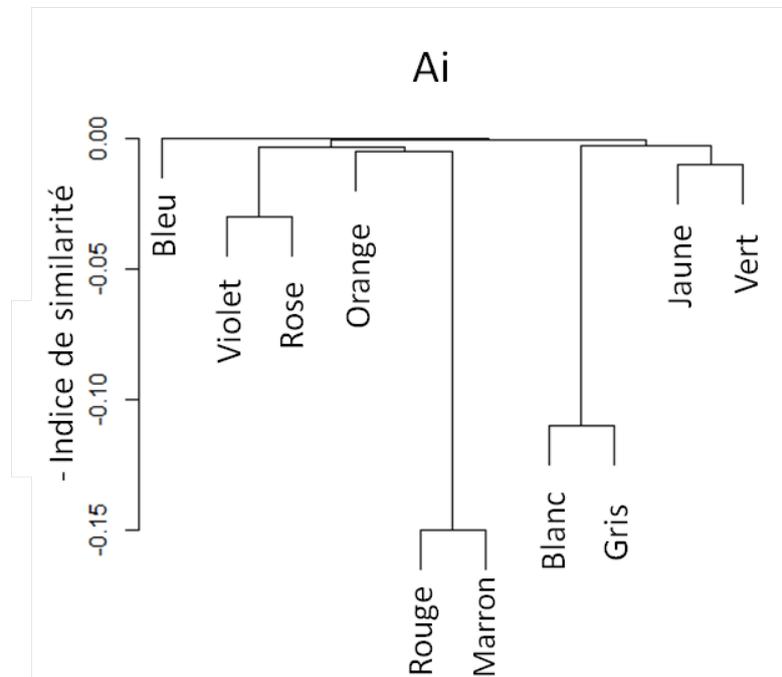
- REGAN, B.C., JULLIOT, C., SIMMEN, B., VIENOT, F., CHARLES-DOMINIQUE, P. and MOLLON, J.D. (2001) Fruits, foliage and the evolution of primate colour vision. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **356**, 229–283.
- ROBINSON, P. and NEWMAN, L. (2002) An Investigation of the Color Vision of Marine Mammals. *Investigative Ophthalmology & Visual Science* **43**, 4544–4544.
- ROCKHILL, R.L., DALY, F.J., MACNEIL, M.A., BROWN, S.P. and MASLAND, R.H. (2002) The diversity of ganglion cells in a mammalian retina. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience* **22**, 3831–3843.
- SAITO, A., MIKAMI, A., KAWAMURA, S., UENO, Y., HIRAMATSU, C., WIDAYATI, K.A., SURYOBROTO, B., TERAMOTO, M., MORI, Y., NAGANO, K., FUJITA, K., KUROSHIMA, H. and HASEGAWA, T. (2005) Advantage of dichromats over trichromats in discrimination of color-camouflaged stimuli in nonhuman primates. *American Journal of Primatology* **67**, 425–436.
- SAITO, H.A. (1983) Morphology of physiologically identified X-, Y-, and W-type retinal ganglion cells of the cat. *The Journal of Comparative Neurology* **221**, 279–288.
- SAITO, M. (1981) A cross-cultural research on color preference. *Bulletin of the Graduate Division of Literature of Wasada University* **27**, 211–216.
- SAKMAR, T.P., FRANKE, R.R. and KHORANA, H.G. (1989) Glutamic acid-113 serves as the retinylidene Schiff base counterion in bovine rhodopsin. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **86**, 8309–8313.
- SCHEMSKE, D.W. and BRADSHAW, H.D. (1999) Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences* **96**, 11910–11915.
- SCHOPPIG, A., CLARKE, S., WALSH, V., ASSAL, G., MEULI, R. and COWEY, A. (1999) Short-term memory for colour following posterior hemispheric lesions in man. *Neuroreport* **10**, 1379–1384.
- SCHULTZE, M. (1866) Zur anatomie und physiologie der retina. *Archiv für mikroskopische Anatomie* **2**, 175–286.
- SCLAR, G., MAUNSELL, J.H.R. and LENNIE, P. (1990) Coding of image contrast in central visual pathways of the macaque monkey. *Vision Research* **30**, 1–10.
- SETCHELL, J.M. and JEAN WICKINGS, E. (2005) Dominance, Status Signals and Coloration in Male Mandrills (*Mandrillus sphinx*). *Ethology* **111**, 25–50.
- SHI, Y., RADLWIMMER, F.B. and YOKOYAMA, S. (2001) Molecular genetics and the evolution of ultraviolet vision in vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **98**, 11731–11736.
- SIMONSON, I. (2008) Will I like a “medium” pillow? Another look at constructed and inherent preferences. *Journal of Consumer Psychology* **18**, 155–169.
- SINESHCHEKOV, O.A., JUNG, K.-H. and SPUDICH, J.L. (2002) Two rhodopsins mediate phototaxis to low- and high-intensity light in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **99**, 8689–8694.
- SOUTHALL, K.D., OLIVER, G.W., LEWIS, J.W., BOEUF, B.J. and LEVENSON, D.H. (2002) Visual pigment sensitivity in three deep diving marine mammals. *Marine Mammal Science* **18**, 275–281.

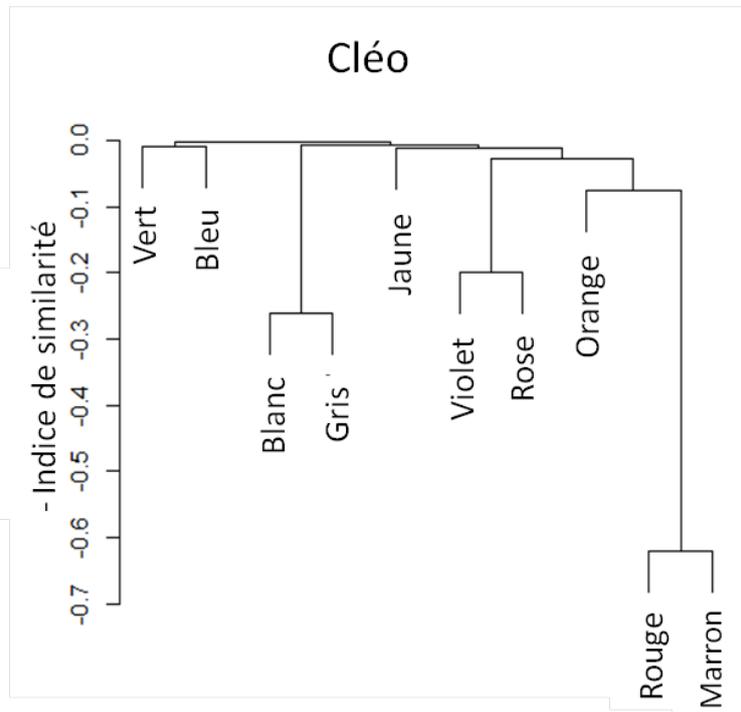
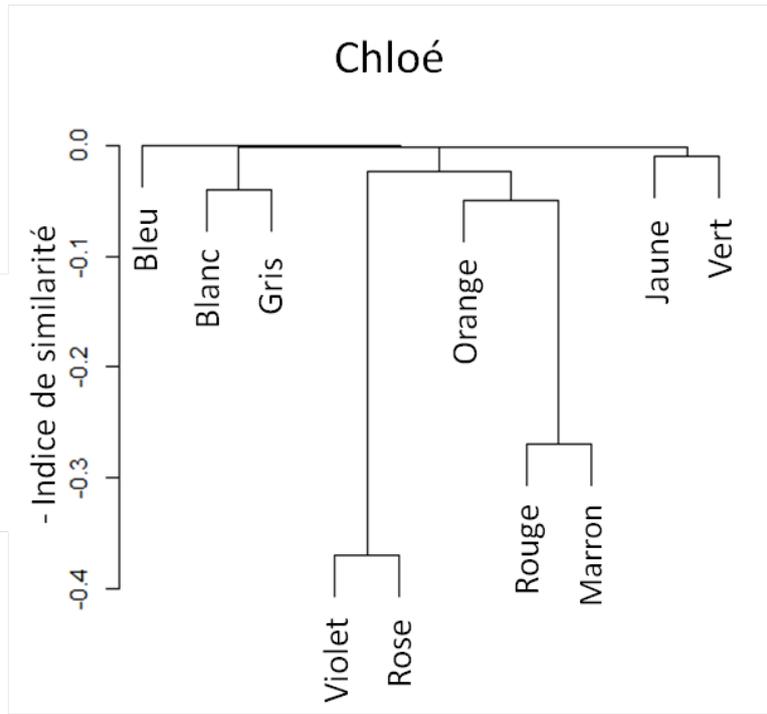
- STONE, J. (1983) *Parallel Processing in the Visual System the Classification of Retinal Ganglion Cells and its Impact on the Neurobiology of Vision*. Springer US. <http://dx.doi.org/10.1007/978-1-4684-4433-9>. Accessed October 15, 2015.
- STRACHAN, J., CHANG, L.-Y.E., WAKEFIELD, M.J., GRAVES, J.A.M. and DEEB, S.S. (2004) Cone visual pigments of the Australian marsupials, the stripe-faced and fat-tailed dunnarts: Sequence and inferred spectral properties. *Visual Neuroscience* **21**, 223.
- SUPIN, A.I., POPOV, V.V. and MASS, A.M. (2001) *The sensory physiology of aquatic mammals*. Kluwer Academic Publishers.
- TAN, Y., YODER, A.D., YAMASHITA, N. and LI, W.-H. (2005) Evidence from opsin genes rejects nocturnality in ancestral primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**, 14712–14716.
- TAYLOR, C., SCHLOSS, K., PALMER, S.E. and FRANKLIN, A. (2013) Color preferences in infants and adults are different. *Psychonomic Bulletin & Review* **20**, 916–922.
- TERAO, K., MIKAMI, A., SAITO, A., ITOH, S., OGAWA, H., TAKENAKA, O., SAKAI, T., ONISHI, A., TERAMOTO, M., UDONO, T., EMI, Y., KOBAYASHI, H., IMAI, H., SHICHIDA, Y. and KOIKE, S. (2005) Identification of a protanomalous chimpanzee by molecular genetic and electroretinogram analyses. *Vision Research* **45**, 1225–1235.
- TERBORGH, J. (1986) Community aspects of frugivory in tropical forests. In *Frugivores and seed dispersal*. Eds A. Estrada and T.H. Fleming. Springer Netherlands. pp 371–384.
- TESTUT, L. (1899) *Traité d'anatomie humaine : Système nerveux périphérique - Organes des sens*. 4th ed. Octave DOIN.
- VARDI, N. and STERLING, P. (1994) Subcellular localization of GABAA receptor on bipolar cells in macaque and human retina. *Vision Research* **34**, 1235–1246.
- VÄSTFJÄLL, D. and GÄRLING, T. (2006) Preference for negative emotions. *Emotion* **6**, 326–329.
- VUONG, T.M. and CHABRE, M. (1990) Subsecond deactivation of transducin by endogenous GTP hydrolysis. *Nature* **346**, 71–74.
- WANG, D. (2003) Molecular Evolution of Bat Color Vision Genes. *Molecular Biology and Evolution* **21**, 295–302.
- WARTZOK, D. and MCCORMICK, M.G. (1978) Color discrimination by a bering sea spotted seal, *Phoca largha*. *Vision Research* **18**, 781–784.
- WÄSSLE, H. (2004) Parallel processing in the mammalian retina. *Nature Reviews Neuroscience* **5**, 747–757.
- WELLS, D.L., MCDONALD, C.L. and RINGLAND, J.E. (2008) Color preferences in gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) and chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology* **122**, 213–219.
- WILDEN, U., HALL, S.W. and KÜHN, H. (1986) Phosphodiesterase activation by photoexcited rhodopsin is quenched when rhodopsin is phosphorylated and binds the intrinsic 48-kDa protein of rod outer segments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **83**, 1174–1178.
- WILSON, G. and DANCO, J. (1976) Color preference in the Gibbon. *Perceptual and Motor Skills* **43**, 155–158.

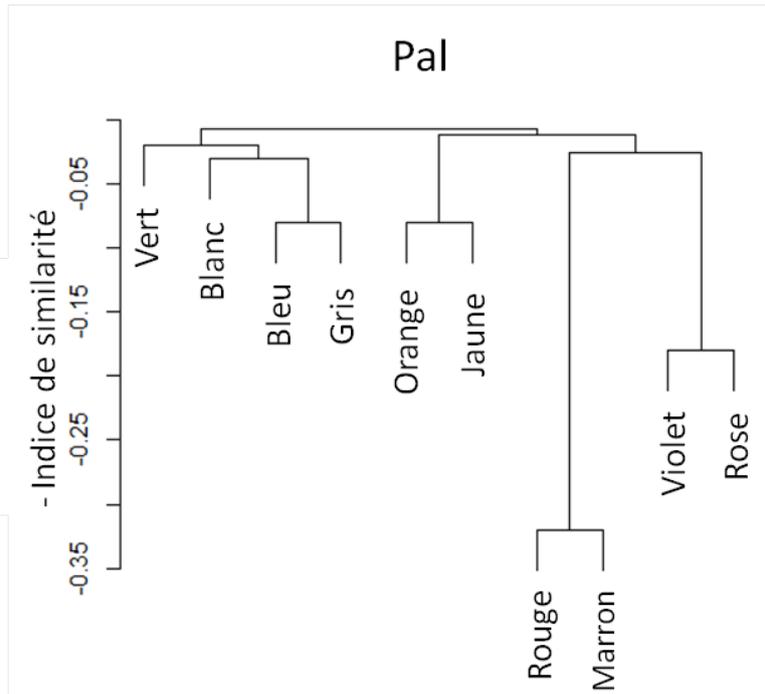
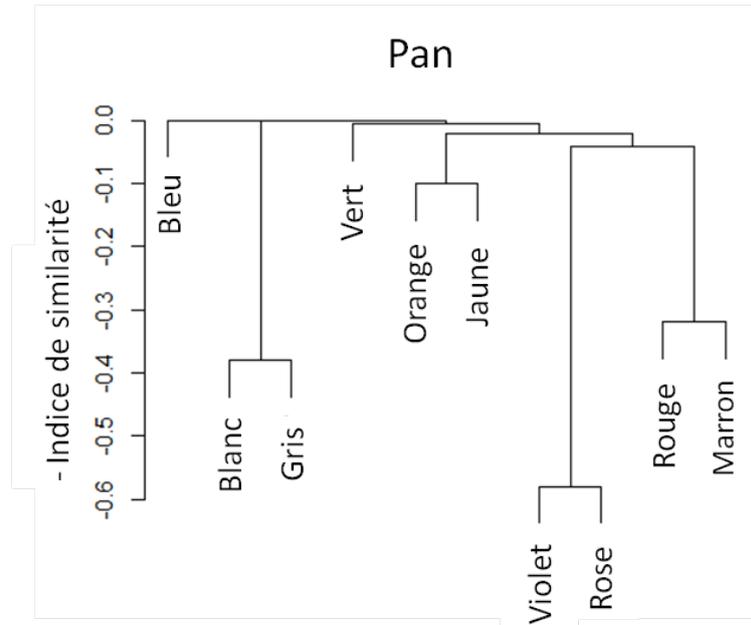
- WURTZ, R.H. and KANDEL, E.R. (2000) Central visual pathways. *Principles of neural science* **4**, 523–545.
- YOKOYAMA, S. (2002) Molecular evolution of color vision in vertebrates. *Gene* **300**, 69–78.
- YOKOYAMA, S. and RADLWIMMER, F.B. (1998) The “ five-sites” rule and the evolution of red and green color vision in mammals. *Molecular Biology and Evolution* **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.
- YOSHIZAWA, T. and WALD, G. (1963) Pre-Lumirhodopsin and the Bleaching of Visual Pigments. *Nature* **197**, 1279–1286.
- ZEKI, S.M. (1973) Colour coding in rhesus monkey prestriate cortex. *Brain research* **53**, 422–427.
- ZEMACH, I.K. and TELLER, D.Y. (2007) Infant color vision: Infants’ spontaneous color preferences are well behaved. *Vision Research* **47**, 1362–1367.
- 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. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**, 8980–8985.

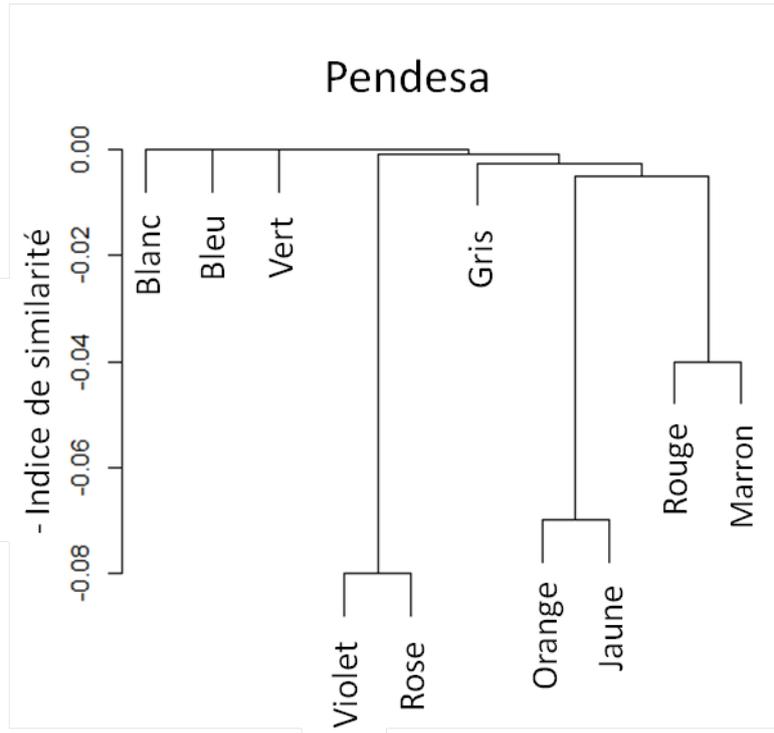
ANNEXES

Annexe I : Analyse de groupement à partir des indices de similarité obtenus lors de l'exercice 1 de l'expérience I, résultats individuels.



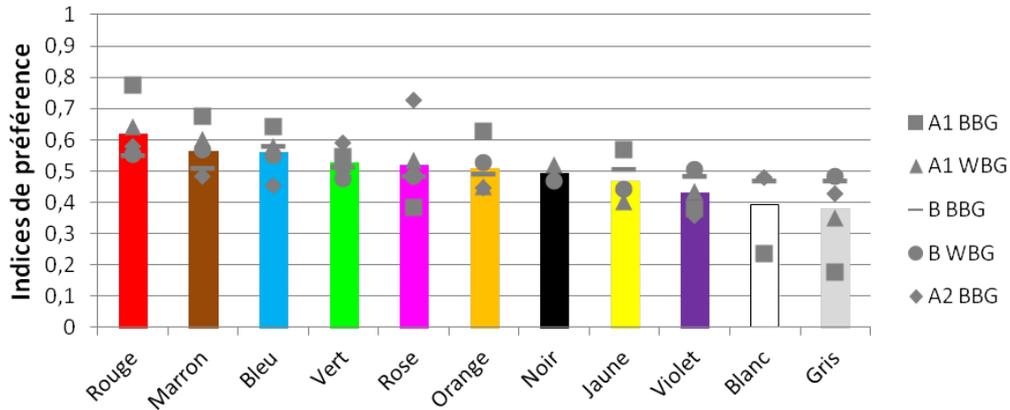




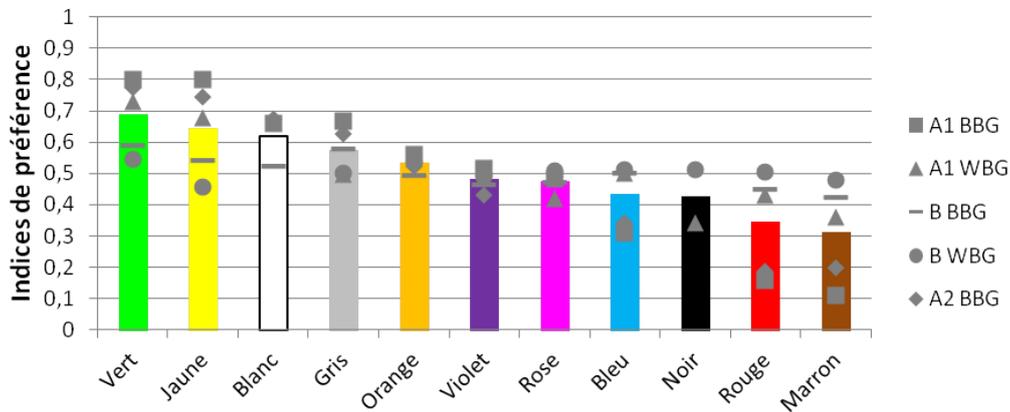


Annexe II : Résultats individuels du test de préférence des couleurs. Sur chaque graphique, les barres représentent les indices de préférence moyens obtenus pour chaque couleur, rangés par ordre décroissant. Les indices obtenus lors des différents types d'exercices sont représentés par des symboles ponctuels différents : première série de 2 choix sur fond noir (A1 BBG = Black BackGround), 2 choix sur fond blanc (A1 WBG = White BackGround), 3 choix sur fond noir (B BBG), 3 choix sur fond blanc (B WBG) et seconde série de 2 choix sur fond noir (A2 BBG).

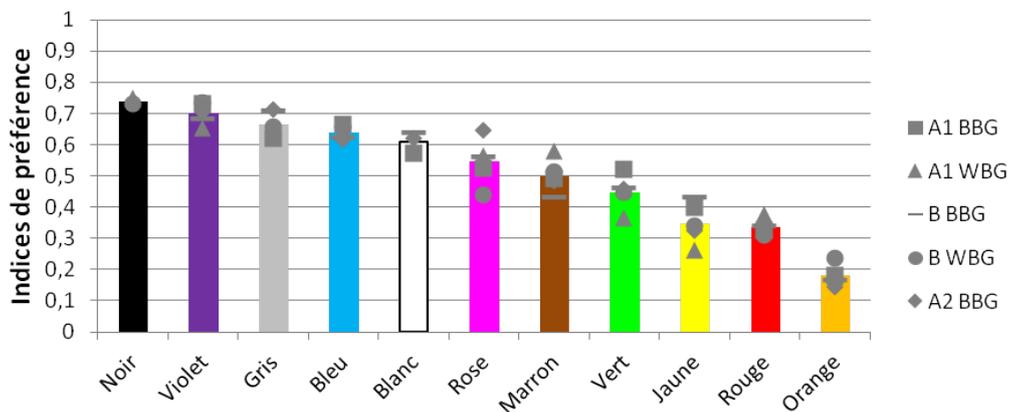
Ai



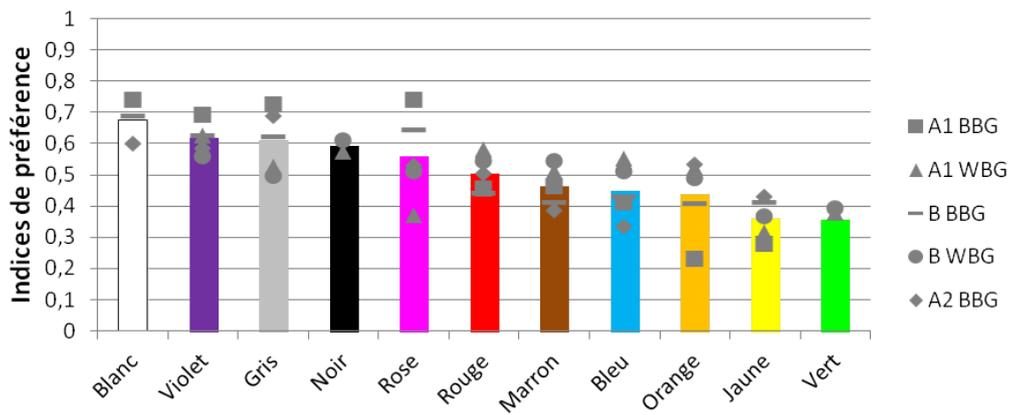
Chloé



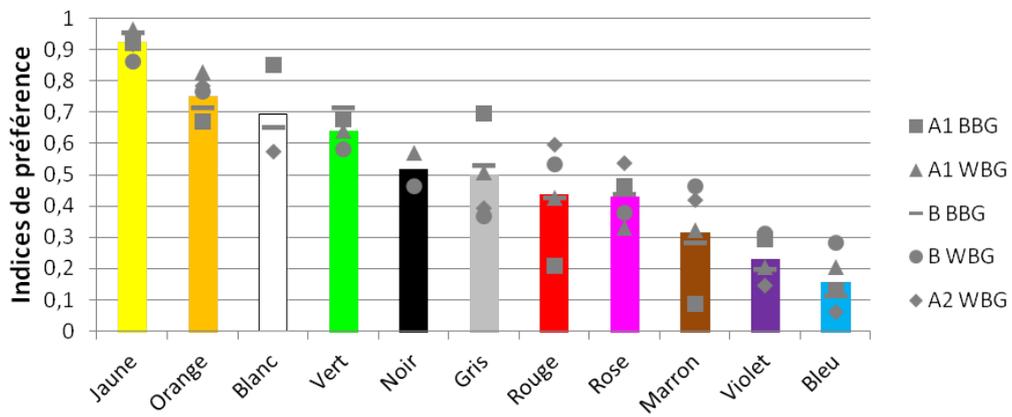
Cléo



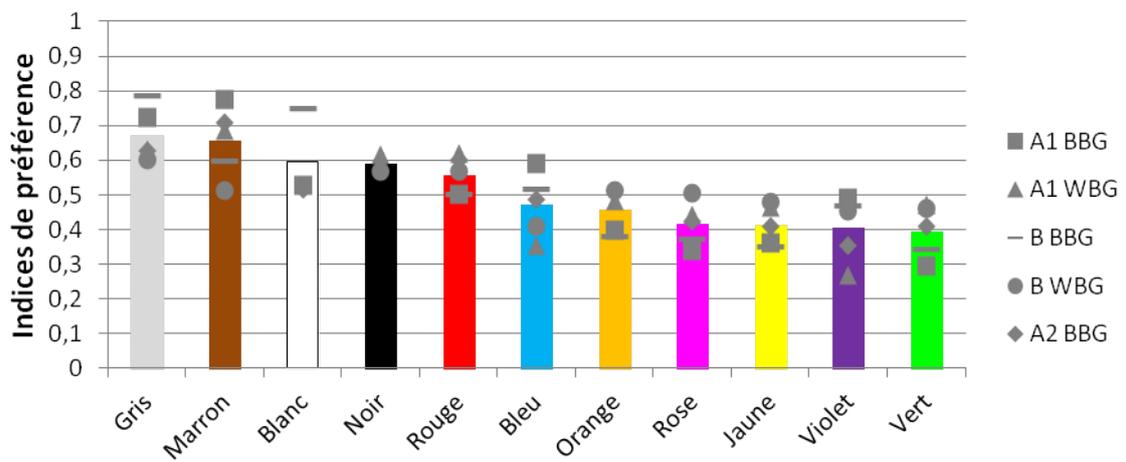
Pan



Pal



Pendesa



AGREMENT SCIENTIFIQUE

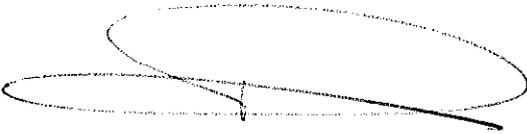
En vue de l'obtention du permis d'imprimer de la thèse de doctorat vétérinaire

Je soussigné, **Alain REGNIER**, Enseignant-chercheur, de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse, directeur de thèse, certifie avoir examiné la thèse de **Camille PENE**, intitulée «*Etude de la perception des couleurs chez les chimpanzés (Pan troglodytes) : discrimination et préférence des couleurs, mise en évidence à l'aide de différents exercices basiques sur écran tactile.*» et que cette dernière peut être imprimée en vue de sa soutenance.



Fait à Toulouse, le 23 novembre 2015
Professeur **Alain REGNIER**
Enseignant chercheur
de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Vu :
La Directrice de l'Ecole Nationale
Vétérinaire de Toulouse
Isabelle CHMITELIN



Vu :
Le Président du jury :
Professeur **Pierre FOURNIE**

Vu et autorisation de l'impression :
Administrateur Provisoire de
l'Université
Paul Sabatier
Monsieur **Amal SAYAH**
Administrateur Provisoire



Amal SAYAH

Mlle **PENE Camille**
a été admis(e) sur concours en : 2010
a obtenu son diplôme d'études fondamentales vétérinaires le : 26/06/2014
a validé son année d'approfondissement le : 22/10/2015
n'a plus aucun stage, ni enseignement optionnel à valider.

NOM : PENE

PRENOM : Camille

TITRE : Etude de la perception des couleurs chez les chimpanzés (*Pan troglodytes*) : discrimination et préférences des couleurs, mises en évidence par différents exercices basiques sur écran tactile.

RESUME :

Les chimpanzés (*Pan troglodytes*) présentent une vision trichromatique proche de celle de l'Homme, avec une sensibilité légèrement inférieure aux rayonnements de grande longueur d'onde. Dans cette étude, nous étudions la perception des couleurs sous deux axes : la discrimination des couleurs et la notion de préférence.

Le premier test nous a permis de déterminer les relations de similarités entre 10 couleurs du spectre visible. Les résultats mettent en évidence une distinction entre les couleurs associées au rouge (rouge, marron, orange, rose, violet) qui apparaissent plus similaires et les autres (bleu, vert, jaune), plus rarement confondues.

La notion de préférence est testée en présentant un certain nombre de cibles colorées présentées sur un fond noir ou blanc. Les sujets ont exprimé de manière significative et constante au cours des différentes séries un ordre préférentiel dans le choix des stimuli, basé sur leur couleur. Ce test nous a donc permis de valider un protocole simplifié dans le but d'élargir le test à plus de chimpanzés mais aussi à d'autres espèces.

MOTS-CLES : Vision des couleurs, préférence de couleurs, chimpanzés, écrans tactiles, Kyoto University Primate Research Institute

ENGLISH TITLE : Color perception in chimpanzees (*Pan troglodytes*) : color discrimination and preferences, tested through basic touch panel experiments.

ABSTRACT :

Chimpanzee's color vision is known to be really close to human's : trichromatic, slightly less sensitive to reddish colors. In this study we approached chimpanzee's color perception through two aspects : color discrimination and color preference.

The interest of this study was to elaborate basic touch panel experiments that would allow us to test the color perception of all chimpanzees with a basic training using touch panels.

The first part led us to determine normal color perception in chimpanzees through color confusions. Results showed a clear discrimination between red-associated colors (red, brown, orange, pink, purple) and others (blue, green, yellow), less likely to be confused.

Then, we focused on the question of preferences. The six tested subjects demonstrated stable preferences through different experimental settings. In this experiment we validated a simplified protocol that would be used to test more chimpanzees and individuals from other species trained with touch panels in order to reach more significant conclusions within one species and among different species.

KEY-WORDS : Color vision, color preference, chimpanzees, touch panel, Kyoto University Primate Research Institute