

# STRUCTURE ET ULTRASTRUCTURE DE L'ŒIL CHEZ LES CHAETOGNATHES (GENRES *SAGITTA* ET *EUKROHNIA*)

par

Françoise Ducret

Laboratoire de Biologie animale (Plancton), Université Aix-Marseille I.

## Résumé

Dans ce travail préliminaire sur la structure et l'ultrastructure de l'œil des Chaetognathes, il a été démontré :

— que ces organismes possèdent deux types d'yeux : œil à cupules dans le genre *Sagitta*, œil à ommatidies chez quelques espèces du genre *Eukrohnia*, notamment *E. hamata* ; les spécimens profonds de cette dernière (zone intertropicale) présentent un nombre d'ommatidies inférieur à celui des spécimens superficiels des régions froides ;

— que, si les photorécepteurs de *Sagitta inflata* sont de type ciliaire comme ceux de *S. scrippsae* (Eakin et Westfall 1964), chez deux espèces du groupe *serratodentata*, *S. tasmanica* et *S. serratodentata*, ils semblent relever du type rhabdomérique ;

— qu'il se produit une migration des granules pigmentaires dans les deux genres ; elle a été observée chez *E. fowleri* et chez *S. setosa* dont la tache pigmentée augmente de surface la nuit. On a précisé par expérimentation la durée de maintien à l'obscurité, nécessaire au déclenchement de la migration (1).

Bien que les organes oculaires des Chaetognathes aient donné lieu à de nombreuses observations et même à d'importants travaux, aucune étude d'ensemble n'en a été faite.

Nous nous sommes donc proposé de préciser la topographie de l'œil chez les espèces des différents genres, les variations apparaissant comme multiples au sein du groupe, puis de rendre compte des détails de structure, enfin de relier les caractères des yeux (forme, taille, pigment, etc.) à l'écologie des espèces.

Nous présentons ici nos premiers résultats sur les genres *Sagitta* et *Eukrohnia*.

(1) Manuscrit déposé le 12 juillet 1974.

### Matériel et méthodes

Nos échantillons ont diverses provenances :

— Méditerranée (golfe de Marseille, rade de Villefranche-sur-Mer) pour *Sagitta enflata*, *S. setosa*, *S. lyra*, *S. minima*, *S. hexaptera*, *S. atlantica* ;

— Atlantique (golfe de Gascogne, Sénégal, Atlantique africain) pour *Sagitta tasmanica*, *S. lyra*, *S. hexaptera*, *Eukrohnia hamata*, *E. fowleri*, *E. bathypelagica* ;

— Océans Arctique (Groenland) et Antarctique pour *Eukrohnia hamata*.

Outre les observations *in toto* à fort grossissement (X 100 à l'immersion), après dissection et coloration en masse, nous avons procédé à des coupes histologiques et à des examens en microscopie électronique.

Nous avons disposé à la fois de matériel frais et de matériel formolé. Le premier a été fixé au Bouin Hollande modifié (osmolarité de 1 100 mOsm), inclus à la paraffine et coloré à l'hémalun-éosine ; des colorations en masse (1) ont été également effectuées sur ce matériel chez *Sagitta setosa*, *S. enflata* et *S. minima*. Le matériel formolé a été traité de la même manière, après rinçage avant coloration ; les résultats des colorations ont été satisfaisants pour *Eukrohnia hamata*.

Pour la microscopie électronique, la fixation a été effectuée à la glutaraldéhyde et à l'acide osmique à 2 p. 100, l'inclusion pratiquée dans l'épon et le contraste obtenu à l'acétate d'uranyle et au citrate de plomb ; les photographies ont été faites avec le microscope électronique Hitachi H7.

Nous avons enfin procédé à des observations comparées sur matériel récolté de jour et de nuit et sur des spécimens soumis, en aquarium, à des éclairagements différents.

### L'OEIL DANS LE GENRE SAGITTA

L'œil, utilisable comme critère de diagnose, est figuré dans presque tous les travaux consacrés à la morphologie des Chaetognathes : sa position, ses dimensions, la présence de pigment, la forme de la tache pigmentée et sa taille sont souvent considérées comme des caractères spécifiques.

Tokioka (1950) a suggéré d'utiliser les mensurations de l'œil et de l'aire pigmentée pour identifier des individus très endommagés ; on peut effectivement le tenter pour certaines espèces très différentes sur ce plan ; mais il serait hasardeux de le faire systématiquement pour inventorier les spécimens d'une région dont on ne connaîtrait pas par-

(1) Colorations au carmin boracique et à l'hématéine d'I.A. Apathy (Gabe, 1968).

faitement le peuplement (confusion possible entre *Sagitta setosa* et *S. friderici*, par exemple).

Du reste, Fraser (1952) note, qu'outre les variations spécifiques, existent de très fortes variations individuelles qui rendent pratiquement impossible la diagnose au moyen de la seule forme de l'œil.

En revanche, M.-L. Furnestin (1954) mentionne que le contour de la zone pigmentée centrale est parfois assez bien défini et assez constant pour permettre de séparer les espèces dans un même échantillon (*Sagitta friderici* et *S. hispida*, par exemple).

Toutefois, le pigment pouvant prendre une extension plus ou moins grande et se présenter sous divers aspects, non seulement d'une espèce à l'autre, mais au sein d'une même espèce (M.-L. Furnestin, 1957 ; Alvarino, 1967 ; Park, 1970), un complément d'étude est nécessaire si l'on veut utiliser ce caractère en taxinomie.

Les auteurs représentent l'œil tel qu'on l'observe sur la face dorsale de l'animal fixé ; on distingue alors le contour généralement ovalaire de la zone oculaire, la tache pigmentée délimitant des cupules, classiquement au nombre de 5, mais dont on ne discerne le plus souvent que 3 de l'extérieur ; elles sont occupées par des récepteurs allongés ou « bâtonnets », souvent fortement incurvés, visibles à un grossissement de l'ordre de 100.

Divers auteurs ont en outre étudié la structure histologique de l'œil des *Sagitta* (Hertwig, 1880 ; Grassi, 1882 ; Hesse, 1902 ; Kühl, 1938 ; Hyman, 1959), précisant la disposition des cupules et des récepteurs.

Eakin et Westfall (1964) en ont analysé l'ultrastructure en microscopie électronique (sur une espèce, *Sagitta scrippsae*), montrant la nature ciliaire des photorécepteurs et rattachant de ce fait les Chaetognathes aux Deutérostomiens. Ghirardelli (1968) conteste cependant ce rapprochement, en fonction de l'existence de photorécepteurs de nature ciliaire chez des Protostomiens confirmés comme certaines Annélides.

Nos observations ont été faites essentiellement selon la voie histologique, mais nous avons également jeté les bases d'une phase expérimentale que nous comptons développer, de même que l'étude de l'ultrastructure.

### Résultats histologiques et expérimentaux

#### a) Capsule oculaire.

L'examen histologique nous permet d'indiquer que l'œil est enfermé dans une capsule qui l'individualise du reste de la tête. La taille et l'épaisseur de cette capsule varient suivant l'espèce, sa forme également : ovalaire le plus souvent, elle est circulaire chez quelques espèces (*Sagitta friderici*, *Krohnitta subtilis*, par exemple), fusiforme chez celles du groupe « *serratodentata* » ; partant de ses extrémités antérieure et postérieure pour rejoindre la tache pigmentée centrale, on peut alors voir un faisceau de fibres allongées qu'on ne distingue pas

chez les autres espèces. Le nerf optique, qui relie l'organe oculaire au ganglion cérébroïde, est souvent bien visible par transparence (Planche 3, A).

#### b) Zone et migrations pigmentaires.

La tache pigmentée centrale qui délimite les cupules apparaît noire ou brun foncé ou même rougeâtre. Ses dimensions et sa forme varient également, non seulement entre espèces, mais dans la même espèce, comme nous l'ont montré des examens après dissection et coloration en masse. Des changements de taille (accroissement) ont été notés, en particulier chez *Sagitta megalophthalma* et *S. regularis*, entre le jeune et l'adulte ; mais sa forme reste alors constante, la disposition de ses digitations demeurant la même (F. Ducret, 1973).

La répartition du pigment en profondeur est difficilement observable. Cependant, des coupes histologiques longitudinales et transversales chez plusieurs individus de la même espèce nous ont révélé un aspect très variable des formations pigmentaires en profondeur, nous amenant à supposer qu'il pourrait y avoir migration des granules qui les constituent, en fonction de l'éclairement par exemple. Bien que Singarajah (1966) ait démontré, pour *Sagitta setosa*, que le déplacement périodique vers la surface n'est pas lié à l'éclairement, les yeux des Chaetognathes paraissent bien fonctionner comme photorécepteurs et intervenir dans les mouvements phototactiques (Reeve, 1964). Leur rôle dans la nutrition n'est pas exactement connu non plus. Ghirardelli (1968) considère comme improbable que les Chaetognathes puissent déterminer avec une précision suffisante, par des moyens optiques, la direction de leurs proies ; pour Reeve, du reste, la prise de nourriture s'effectue aussi bien à l'obscurité complète. Quoi qu'il en soit, quand l'animal se déplace verticalement, son système optique est soumis à des variations d'intensité lumineuse.

Nous avons donc tenté une vérification expérimentale de la migration du pigment oculaire dans des conditions d'éclairement différentes, en comparant des spécimens capturés de nuit (22-23 h) et de jour (12-13 h) (1). Après filtration sur soie du contenu du collecteur, les échantillons déshydratés et montés dans l'essence de cèdre, ont été examinés sans coloration. Il s'agit de *Sagitta enflata*, *S. setosa*, *S. minima* et *S. serratodentata*. Vu par transparence dans la partie superficielle de l'œil, le pigment semble se distribuer différemment de jour et de nuit ; alors que, de jour, les granules pigmentés apparaissent plus clairs, donc moins concentrés en surface de la tache pigmentaire et répartis de façon diffuse à sa périphérie, de nuit, la teinte du pigment est plus foncée et le dessin des cloisons des cupules est particulièrement net. Par ailleurs, l'aire pigmentaire s'accroît la nuit. Nous avons traduit graphiquement le phénomène pour *Sagitta setosa* (Fig. 1). Chez les jeunes spécimens (3 à 4 mm), les variations sont faibles ; mais, pour des tailles de 9 à 11 mm, la différence de surface de la zone pigmentée augmente beaucoup entre les individus pêchés de jour et ceux pêchés de nuit ou maintenus artificiellement à l'obscurité au laboratoire.

(1) Pêches de surface dans le golfe de Marseille.

On relève quelques cas aberrants sur le graphique. Pour les sujets en expérience, en effet, la mort peut intervenir avant que la migration du pigment se soit effectuée, d'où des dimensions moindres de l'aire pigmentaire. Il faut deux heures d'obscurité environ pour que la migration se produise ; elle paraît être totale dès ce moment car un maintien à l'obscurité de quatre heures ne provoque pas d'accroissement plus important de la surface pigmentée.

Mais, les variations individuelles touchant la zone pigmentée étant elles-mêmes très fortes, d'autres observations du même type (Chaetognathes en aquarium, soumis à des éclairagements différents et fixés à des temps échelonnés en fonction des valeurs de l'éclaircement) sont en cours pour étayer l'hypothèse de migration pigmentaire.

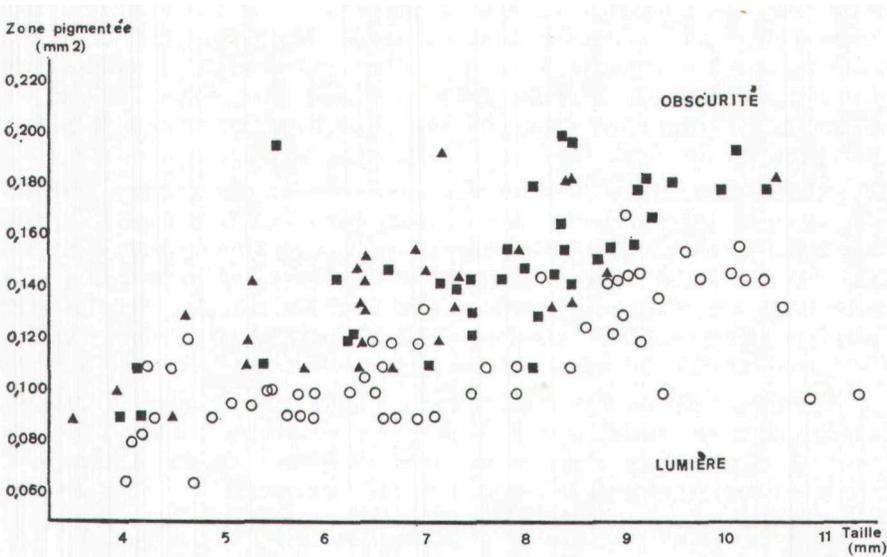


FIG. 1

Variations de surface de la zone pigmentée en fonction de l'éclaircement chez *Sagitta setosa*. Individus capturés de jour : cercles blancs ; de nuit : triangles noirs ; maintenus à l'obscurité au laboratoire : carrés noirs.

### c) Photorécepteurs.

Les photorécepteurs eux-mêmes ne sont pas exempts de variations. La coloration met en évidence des divergences dans leur nombre, leur forme et leur disposition dans les cupules pigmentaires. Très minces (au moins pour leurs segments externes) et très nombreux chez *Sagitta hexaptera*, *S. lyra* et *S. enflata*, ils sont moins nombreux et plus épais chez *Sagitta friderici*, *S. setosa*, *S. minima* ou *Krohnitta subtilis*.

La comparaison de coupes semi-fines (1  $\mu$ ) les montre beaucoup plus volumineux et moins nombreux chez *Sagitta minima* que chez *S. enflata* (Planche 1,A et B). On peut penser que les segments externes, lorsqu'ils sont minces, correspondent à des photorécepteurs isolés (*S. lyra*, par exemple) et, lorsqu'ils sont épais, à des groupes de photorécepteurs (*S. setosa*, par exemple).

Sur les coupes transversales chez *Sagitta lyra* et *S. enflata*, leur disposition n'apparaît pas identique : chez *S. lyra*, ils rayonnent régulièrement autour de la tache pigmentée (Planche 1, C) ; chez *S. enflata*, ils se groupent en touffes plus ou moins denses (Planche 1, D).

Mais on peut se demander si la disposition observée est spécifique ou varie chez les individus de même espèce en fonction de l'éclairement reçu ou d'autres conditions de milieu. La diversité des représentations selon les auteurs, comme des nôtres, pour la même espèce, inciterait à admettre la seconde proposition.

Chez les *Sagitta* à crochets serrulés, les photorécepteurs se présentent généralement sous la forme de corps pétaloïdes disposés en couronne autour du pigment central et striés longitudinalement comme s'ils résultaient de l'association de plusieurs éléments allongés. Certains d'entre eux, coupés transversalement, aussi bien chez *S. tasmanica* (coupe transversale, Planche 1, Ea) que chez *S. serratodentata* (coupe longitudinale, Planche 1, Eb), éclatent en quelque sorte et les éléments longitudinaux affectent une disposition rayonnante typique, par groupes de neuf.

Cette disposition commune à deux espèces du groupe *serratodentata* est unique et signalée pour la première fois dans le genre *Sagitta* et même parmi les Chaetognathes. Elle évoque curieusement les rosettes que forment les sept cellules rétinienne entourant la partie proximale du rhabdome chez le Crustacé Galathéidé *Pleuoncodes planipes* (Kampa, 1963) ainsi que le rhabdome stellé des ommatidies de Limules (Fahrenbach, 1968).

Imaginer dès lors que des structures rhabdomériques pourraient exister chez certaines *Sagitta* n'est pas impossible, d'autant que des yeux à ommatidies s'observent dans le genre voisin, *Eukrohnia*. L'étude ultrastructurale le confirmera ou l'infirmiera.

#### Ultrastructure

Nous avons réuni des éléments sur l'ultrastructure de l'œil chez *S. enflata* et *S. setosa*.

Une photographie de l'œil entier, chez *S. enflata* vu en coupe frontale, montre la disposition des récepteurs coupés transversalement. La réduction de l'aire pigmentée indique que l'on a presque atteint le fond de l'œil ; on peut remarquer que la capsule oculaire, toujours présente, entoure donc complètement l'organe (Planche 2, A).

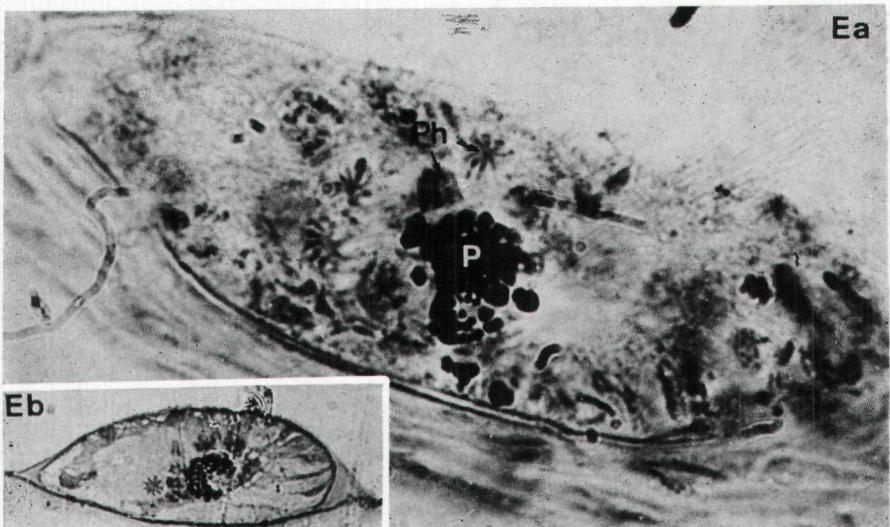
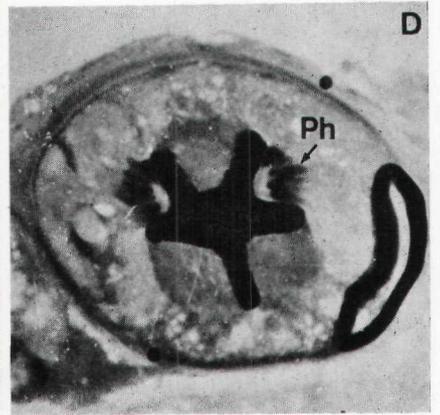
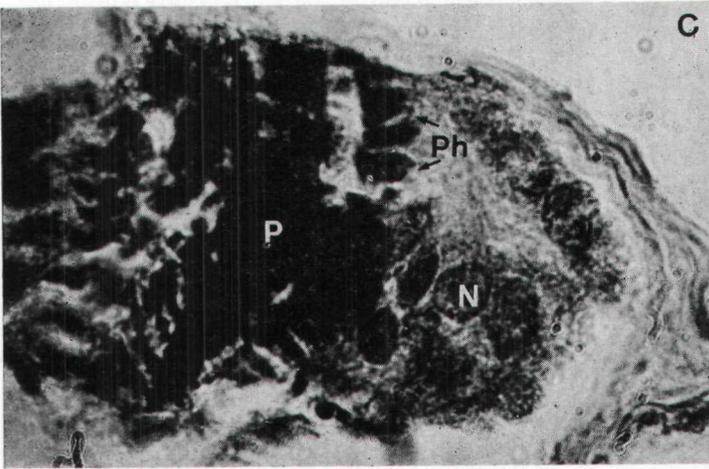
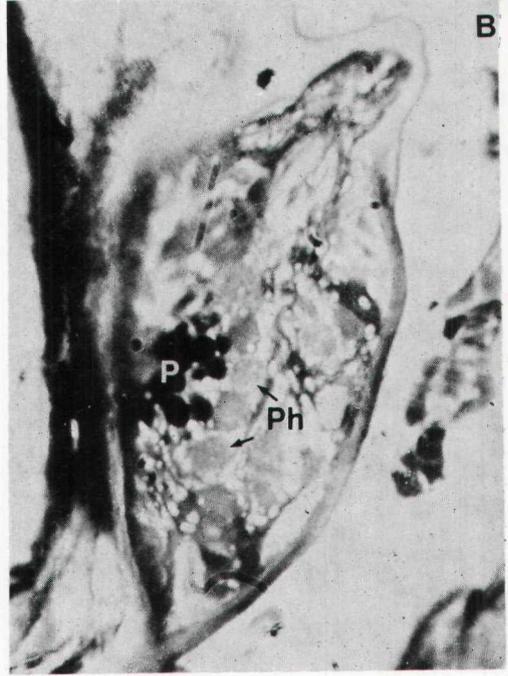
La structure de la cellule photoréceptrice est de type ciliaire, comme l'ont montré Eakin et Westfall (1964) chez *S. scrippsae* ; le

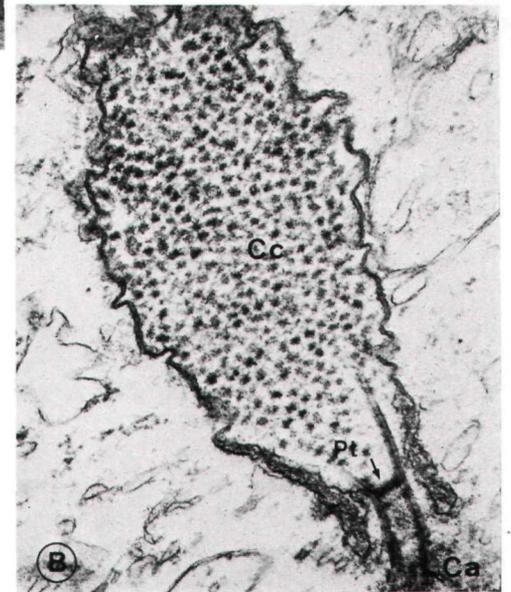
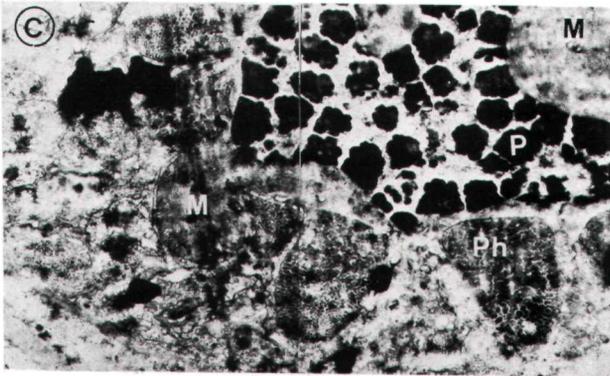
#### PLANCHE 1

Œil en coupes frontales semi-fines (1  $\mu$ ) chez *Sagitta enflata* (A) et *S. minima* (B) ; en coupe transversale (6  $\mu$ ) chez *S. lyra* (C) ; en coupe frontale (1  $\mu$ ) chez *S. enflata* (D) (X 1200 pour A, B, C, D).

Œil en coupe transversale (6  $\mu$ ) chez *S. tasmanica* (Ea) (X 1600) et coupe longitudinale (1  $\mu$ ) chez *S. serratodentata* (Eb) (X 640).

N : noyau ; P : pigment ; Ph : photorécepteur.





FRANÇOISE DUCRET

PLANCHE 2  
Micrographies

*Sagitta enflata* : œil entier en coupe frontale, obtenu par montage (A :  $\times 3360$ );  
photorécepteur coupé longitudinalement (B :  $\times 37600$ ).

*Sagitta setosa* : œil en coupe frontale, montage (C :  $\times 5300$ ).

Ca : centriole axial ; Cc : corps conique ; M : microvilli ; P : pigment ; Ph : photo-  
récepteur ; Pt : plaque terminale.

corps cône et le centriole axial, vus en coupe longitudinale, le confirment (Planche 2, B).

Chez *S. setosa*, la capsule oculaire entoure aussi complètement l'œil. La zone des microvilli paraît plus importante que chez *S. enflata* et les récepteurs sont plus gros (compte tenu de la différence de grossissement des photographies) et de forme différente (Planche 2, C). En dépit de ces différences, il est vraisemblable que leur structure est de type ciliaire.

Si l'on peut avancer, de la même façon, qu'au niveau ultrastructural, les yeux des espèces présentant des photorécepteurs inclus dans des cupules pigmentaires sont comparables dans les grandes lignes, il serait nécessaire de le vérifier, étant donné les différences qui se manifestent chez les espèces du groupe *serratodentata* qui répondent cependant à première vue à ce schéma. L'étude de l'ultrastructure dans ce groupe est en cours.

Par ailleurs, comme on va le voir, le genre *Eukrohnia* est totalement différent sur le plan oculaire.

#### L'ŒIL DANS LE GENRE *EUKROHNTA*

L'œil a été beaucoup moins étudié dans ce groupe de Chaetognathes. Si divers auteurs en ont indiqué quelques caractères ou donné quelques dessins, aucune observation approfondie et aucune étude comparative n'ont été faites. Elles s'avèrent cependant d'un grand intérêt. En effet, ce genre qui, au moins dans son allure générale, s'éloigne assez peu des *Sagitta*, présente plusieurs sortes d'yeux, toutes différentes du type classique rencontré chez celles-ci, que nous avons figurées et très succinctement décrites dans un travail antérieur (Ducret, 1965). Nous complétons ici leur description.

Chez *Eukrohnia bathyantartica*, forme de profondeur, l'œil rappelle le type particulier rencontré chez *Sagitta macrocephala* par la disposition des cellules visuelles et l'absence de pigment (Planche 3, B). Après coloration à l'hémalun de Mayer et dissection, il apparaît occupé dans sa presque totalité par des cellules visuelles à noyau fusiforme et dont la densité est plus grande à la périphérie de l'organe. La zone centrale offre une légère réfringence chez les spécimens formolés. Ainsi conformé, l'œil est un des meilleurs caractères de diagnose entre *Eukrohnia bathyantartica* et *E. hamata*, à tous les stades de maturité sexuelle.

Chez deux autres espèces également profondes, *Eukrohnia fowleri* et *E. proboscidea*, l'œil montre un pigment rougeâtre sur son bord externe.

Chez *E. fowleri*, il forme une tache triangulaire, localisée dans la partie médiane de la paroi externe (Planche 4, A) ; la tache a un contour régulier, mais il semble se faire une extension plus ou moins importante des granules pigmentaires en profondeur. En effet, sur les coupes transversales des yeux de plusieurs spécimens, on voit le

pigment pénétrer jusqu'à des niveaux variables (Planche 4, C et D) ; de plus, ces traînées se prolongent jusqu'au fond de l'œil par une zone sans structure apparente qui pourrait être la voie de passage des granules pigmentaires susceptibles de se disperser ou de se concentrer, suivant l'intensité lumineuse ambiante par exemple, hypothèse qui demande à être confirmée par d'autres observations. Il est cependant certain que l'extension du pigment en profondeur est plus ou moins grande suivant les individus ; nous l'avons vu nettement, même à la loupe binoculaire, sur des spécimens fraîchement récoltés et fixés au Bouin Hollande.

Chez *Eukrohnia proboscidea*, le pigment forme une profonde cupule occupant environ le tiers postérieur de la zone oculaire. Ses bords externes, d'un brun foncé, dessinent un « U » ; l'intérieur, brun clair, est tapissé de cellules hexagonales (Planche 4, B). Nous n'avons pas encore examiné en coupe l'œil de cette espèce.

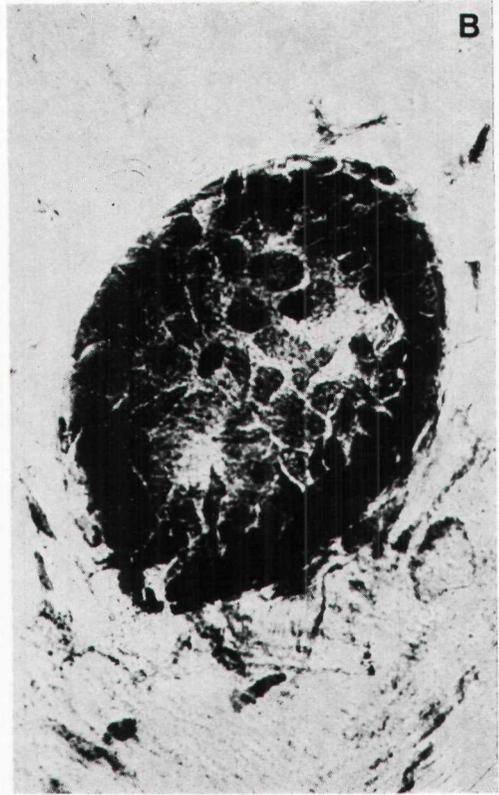
Trois autres espèces, enfin, *Eukrohnia hamata* (profonde dans les régions chaudes et superficielle dans les zones froides), *E. bathypelagica* et *E. minuta* (profondes), possèdent des groupes d'éléments visuels rappelant les ommatidies des yeux composés d'Arthropodes, en nombre et en disposition variables suivant l'espèce. Nous ferons une étude assez détaillée, bien qu'encore incomplète, de la première.

#### *Eukrohnia hamata*

Les auteurs traitant de cette espèce indiquent en général un « œil sans pigment » (Tokioka, 1950 ; Fraser, 1952 ; Neto, 1962) ; en 1962, Alvarino signale des « lentilles hexagonales », et ce n'est qu'en 1967 que ce même auteur donne à de telles formations le nom « d'ommatidies », repris par Silas et al. (1969). Nous pensions pouvoir nous référer à des travaux précis qui justifieraient ces termes mais, à notre connaissance, il n'en existe pas ; il semble que ce soit simplement l'aspect d'œil à facettes évoquant les Arthropodes qui ait incité à leur emploi. Les coupes histologiques que nous avons effectuées permettent de préciser la structure de ces éléments.

En position très antérieure sur la tête, très rapprochés l'un de l'autre, convergents même à leur partie antérieure, les yeux de *E. hamata* montrent des facettes hexagonales disposées en deux groupes ; l'un, dans la région antérieure de la zone oculaire, sur la face interne, se présente comme une demi-sphère, l'autre, en arc, prolonge le premier, en une ou plusieurs rangées de facettes, jusqu'à la partie inférieure de l'œil (Planche 5, A).

Alors que les yeux des autres Chaetognathes sont recouverts complètement par une membrane épaisse, ceux de *E. hamata* n'en possèdent pas, ou bien sa finesse est telle qu'elle a échappé à notre examen. Les ommatidies reposant dans une cavité oculaire ouverte, se trouvent donc en contact direct avec le milieu ambiant. La forme hémisphérique de la masse ommatidienne supérieure, qui comporte des cornéules sur ses deux faces, nous a suggéré qu'un tel œil pouvait être mobile et même saillir hors de sa loge, bien que les coupes ne révèlent pas de formations musculaires appuyant cette hypothèse ; cependant, une large bande de tissu à grosses cellules relie les deux



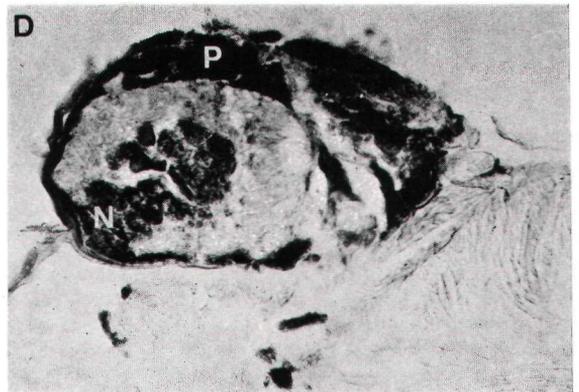
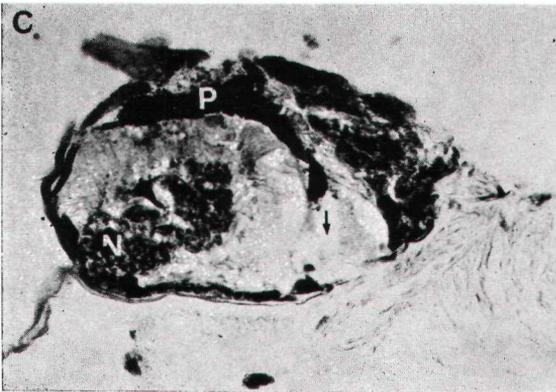
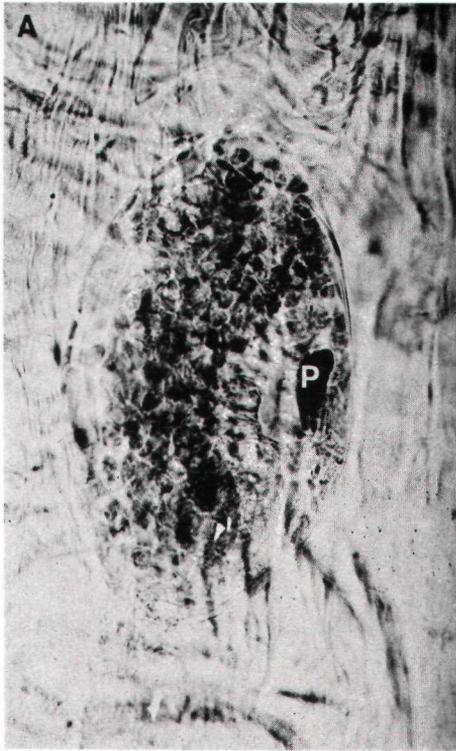
FRANÇOISE DUCRET

PLANCHE 3

Œil en vue frontale sur animaux colorés *in toto* ( $\times 480$ )

A : *Sagitta macrocephala* ; B : *Eukrohnia bathyantartica*.

No : nerf optique.



FRANÇOISE DUCRET

PLANCHE 4

Vues frontales des yeux de *Eukrohnia fowleri* (A) et *E. proboscidea* (B), *in toto* ( $\times 300$ ). C et D : œil de *E. fowleri* ( $\times 640$ ), coupé transversalement, montrant deux aspects de l'extension du pigment en profondeur.

La flèche indique la zone de passage des granules pigmentaires.

P : pigment ; N : noyau.

yeux sur toute leur longueur et forme des replis latéraux, indice d'une certaine plasticité (Planche 5, B). Une telle configuration n'a été observée chez aucun des Chaetognathes étudiés jusqu'ici, même dans le genre *Eukrohnia*.

Bien que nous n'ayons pas encore repéré de traces de pigmentation autour des ommatidies, nous pensons qu'il peut en exister en quantité infime, non décelable en microscopie optique. Il serait judicieux de le chercher aux parties distale et proximale des ommatidies, si l'on admet, par assimilation aux Arthropodes, qu'étant donné l'habitat essentiellement profond des espèces du genre *Eukrohnia* et la lumière diffuse qui y règne, ces formes ont une vision par superposition ; mais il pourrait y avoir aussi dépigmentation totale.

Dans nos coupes transversales (Planche 6, A), la structure ommatidienne est nette (malgré l'absence, au moins apparente, de pigment) ; on peut voir les cristallins bien individualisés, superposés aux éléments rétiniens très allongés (coupés longitudinalement) ; les noyaux des cellules ganglionnaires sont disposés symétriquement autour d'une zone où les axones se réunissent pour former le nerf optique.

En coupe frontale de la même région, les ommatidies apparaissent coupées transversalement (Planche 6, B) ; au centre de certaines d'entre elles, une zone sombre peut représenter les noyaux des cellules rétiniennes ou les noyaux de l'enveloppe pigmentaire, par analogie avec ce que Agee (1972) figure chez le Lépidoptère *Heliothis virescens* ; la taille extrêmement réduite des ommatidies d'*E. hamata* (14  $\mu$  de longueur par 0,3  $\mu$  de large) ne nous permet pas de le préciser ; l'examen des coupes en microscopie électronique permettra de trancher. Mais, dès à présent, il semble que l'on ne puisse plus suivre Horridge et Boulton (1967) quand ils déclarent qu'il n'existe, chez aucun membre du phylum, de lentille ou structure similaire permettant la formation d'images.

La structure de la partie inférieure de l'œil, qui comporte aussi des cornéules, s'est révélée différente en coupe ; en effet, elle montre l'absence de rétine ; des noyaux très allongés et situés juste au-dessous des cristallins forment une sorte de coupe arrondie très individualisée par rapport à la masse ommatidienne antérieure. Une telle structure peut évoquer une zone d'ommatidies en formation, telle qu'on en a décrit chez les Odonates (Mouze, 1972). Il est peu probable, en revanche, qu'elle représente un organe luminescent comme l'a écrit Alvarino (1967). En effet, si l'on s'en réfère aux Euphausiacés qui possèdent des photophores oculaires, deux différences importantes apparaissent : les photophores de ces Crustacés ne sont pas dans la cavité mais dans le pédoncule oculaire et ils ne comportent pas de cornéules.

#### *Eukrohnia bathypelagica*

Les cornéules ont même apparence que chez *E. hamata* mais se répartissent différemment (Ducret, 1965).

#### *Eukrohnia minuta*

Silas et Srinivasan (1969), qui ont décrit cette espèce, la caractérisent par un nombre d'ommatidies plus faible que chez *E. hamata* et

*E. bathypelagica*. Ils proposent, du reste, une différenciation des espèces du genre d'après ce nombre. Cependant, ils ne spécifient pas s'ils ont compté tous les éléments de la masse ommatidienne supérieure (en la soulevant, par exemple, pour voir ceux de la face interne) ou s'ils ont seulement dénombré les ommatidies qui sont visibles sur sa face dorsale. Il est vraisemblable qu'ils s'en sont tenus à ces dernières. Enfin, ils considèrent aussi comme des ommatidies les éléments disposés en arc à la partie inférieure de l'œil.

## L'ŒIL ET LA DISTRIBUTION VERTICALE DES CHAETOGNATHES

Nous envisagerons successivement l'incidence de la distribution verticale sur l'importance de la tache pigmentée de l'œil et sur le nombre des ommatidies.

### a) Pigment

Tokioka (1950) a indiqué que l'œil des Chaetognathes reste bien développé jusqu'aux niveaux de 200-500 m. A partir de 500 m, le pigment régresse, allant jusqu'à disparaître chez les espèces bathyplanktoniques (*Sagitta macrocephala*, *Eukrohnia*). Ceci est exact en ligne générale pour les *Sagitta* ; pour les *Eukrohnia*, en revanche, le problème est différent ; d'une part, elles ont plusieurs types d'yeux ; d'autre part, certaines présentent une aire pigmentaire importante et très apparente, en dépit de leur habitat profond.

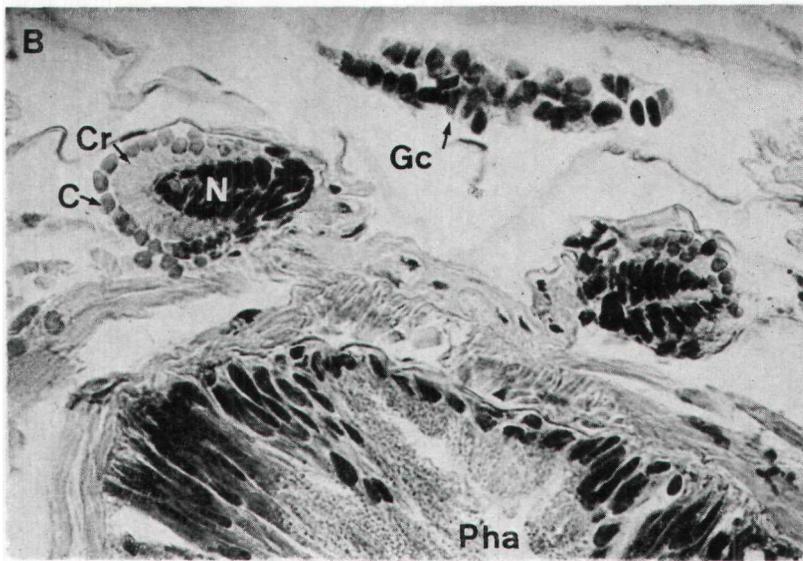
Considérant la surface occupée par la tache pigmentée en fonction du niveau bathymétrique des espèces sur les spécimens de nos collections et sur les dessins présentés par les auteurs, pour des individus d'origine diverse (Méditerranée, Atlantique, Pacifique, Antarctique, etc.), nous avons constaté que les observations ainsi faites ne confirment qu'en partie les données de Tokioka.

Nous pouvons préciser les faits de la manière suivante :

— chez les espèces épiplanctoniques néritiques, le pigment est en général abondant, formant une tache plus ou moins carrée, et la zone oculaire est comparativement réduite ; c'est le cas, entre autres, de *Sagitta friderici*, *S. setosa*, *S. euneritica*, *S. regularis*, *S. pulchra* ;

— chez les formes du mésoplancton supérieur (100-300 m), la zone pigmentée s'allonge et se rétrécit, n'offrant souvent à l'observateur que trois digitations plus ou moins épaisses, bien visibles cependant, par exemple chez les espèces du groupe *serratodentata*, chez *S. minima*, *Pterosagitta draco*, *Krohnitta subtilis*, etc. ; seule, *Sagitta megalophthalma* qui fréquente aussi ces niveaux, possède une tache pigmentaire très importante et de forme rectangulaire ;

— chez les espèces du mésoplancton profond (300-600 m), le pigment est en nette régression et, si l'on peut encore l'apercevoir, c'est sous forme de minces filets de couleur brun clair dessinant souvent un H et n'occupant qu'une place infime, pour certains, sur l'ensemble de la zone oculaire : cas de *Sagitta neodecipientis*, *S. decipientis*, *S. planctonis*, *S. maxima*, etc. ;



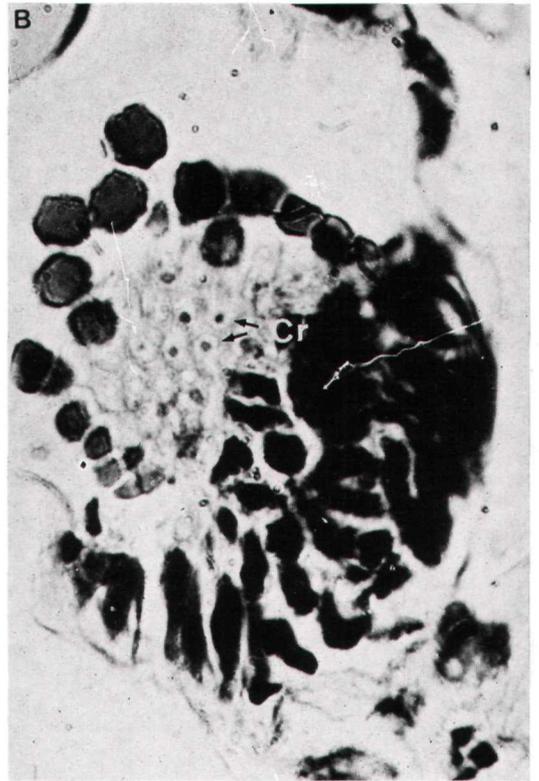
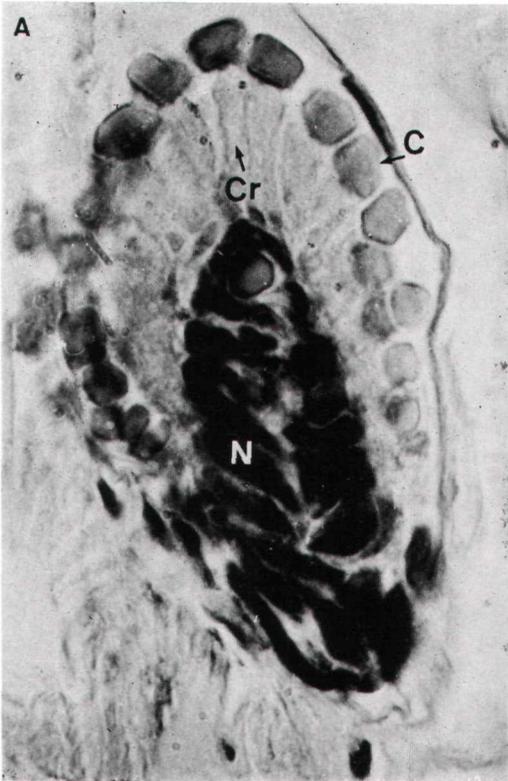
FRANÇOISE DUCRET

PLANCHE 5  
*Eukrohnia hamata*

A : vue dorsale de l'œil in toto sans coloration (X 300). Groupe antérieur de facettes à gauche ; groupe postérieur à droite ; la flèche indique le niveau de la coupe B.

B : coupe transversale de la tête passant par les deux yeux (X 400).

C : cristallins ; Cr : cellules rétiniennees ; Gc : ganglion cérébroïde ; N : noyau ; Pha : pharynx.



FRANÇOISE DUCRET

PLANCHE 6

*Eukrohnia hamata*

A : œil en coupe transversale ; les ommatidies, coupées longitudinalement, montrent l'individualité des cristallins entre eux ; les noyaux sont disposés en épi.

B : œil en coupe frontale ; les cellules rétiniennees sont coupées transversalement (X 1200).

C : cristallins ; Cr : cellules rétiniennees ; N : noyau.

— parmi les espèces bathyplanctoniques, *Eukrohnia fowleri* et *E. proboscidea* présentent chacune une aire pigmentée d'allure différente (décrite plus haut) ; *Sagitta macrocephala* (Planche 2, A) et *Eukrohnia bathyantartica* n'ont pas de pigment ; quant à *Eukrohnia hamata*, *E. bathypelagica* et *E. minuta*, qui ont des yeux à ommatidies, elles ne possèdent pas non plus de pigment visible. Le cas de *E. hamata* pose du reste un problème à ce sujet ; en effet, si le défaut de pigment paraît normal chez cette espèce lorsqu'elle occupe les niveaux profonds dans les régions chaudes, son absence ne s'explique plus lorsqu'elle peuple les niveaux superficiels dans les régions arctiques et antarctiques, du moins si l'on admet la règle de Tokioka.

### b) Ommatidies

Le nombre d'ommatidies a été évalué séparément pour le groupe antérieur de chaque œil, d'après les cornéules, en tenant compte de

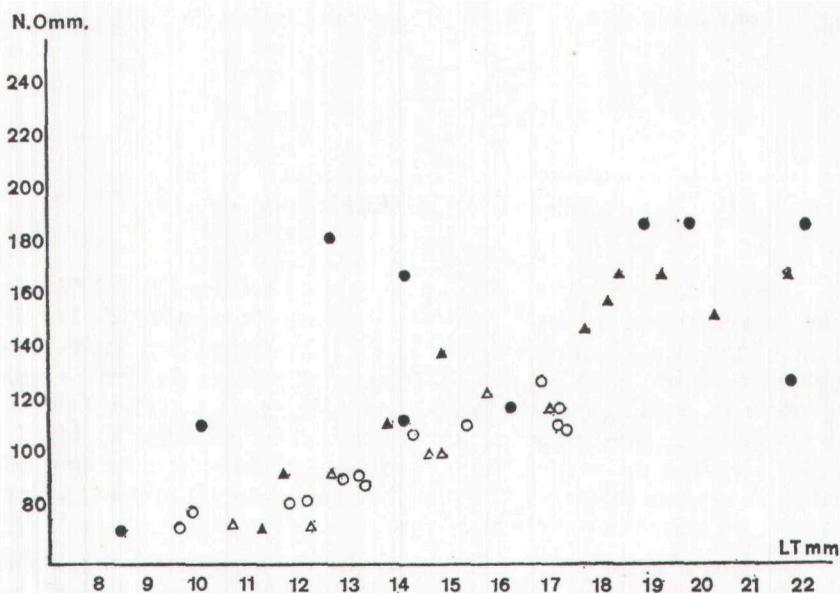


FIG. 2

Nombre d'ommatidies chez *Eukrohnia hamata* de diverses provenances : Atlantique tropical, cercles blancs ; Atlantique tempéré, triangles blancs ; Antarctique, triangles noirs ; Arctique, cercles noirs.

celles qui sont du côté interne, normalement non visibles. Nos comptages concernent *E. hamata* dont la distribution verticale varie avec la latitude, comme nous venons de le rappeler. La figure 2, regroupant des spécimens épiplanctoniques (Groenland, Antarctique) et bathyplanctoniques (Atlantique tempéré et tropical), montre que les ommatidies sont en nombre minimal chez les spécimens profonds et maximal chez les spécimens superficiels, de l'Antarctique notamment ; on a dénombré ainsi jusqu'à 440 ommatidies pour une taille de 29 mm chez un spécimen antarctique (non porté sur le graphique).

On peut voir dans la diminution du nombre d'ommatidies en fonction de la profondeur de l'habitat chez les *Eukrohnia*, comme dans la disparition du pigment oculaire assez générale chez les Chaetognathes profonds, une influence du défaut de lumière à ces niveaux ; des régressions du même type sous l'effet de l'obscurité ont été notées chez divers Crustacés Galathéidés cavernicoles ou profonds : *Munidopsis polymorpha* et *Ptychogaster valdiviae*, par exemple, possèdent des ommatidies en nombre réduit et dépourvues de pigment (Bernard, 1937).

De même, chez la crevette cavernicole *Caridinia rynkyuensis*, la dégénérescence oculaire se traduit, par comparaison avec une espèce voisine, par une diminution du nombre des ommatidies (Kabuta et al., 1968). Par analogie avec des observations chez la Drosophile (Tanaka, 1959), cette régression a été attribuée à une carence alimentaire. Bien qu'il soit permis de supposer que le régime de *E. hamata* se modifie avec son niveau bathymétrique, la densité du zooplancton dont elle se nourrit en prédateur diminuant en profondeur, il n'est pas possible actuellement de dire si ces modifications sont assez importantes pour avoir une incidence sur la constitution de l'œil.

## CONCLUSION

Dans le genre *Sagitta*, nous avons mis en évidence des différences dans l'organisation interne de l'œil, au niveau du nombre, de la taille, de la forme des photorécepteurs et de leur disposition vis-à-vis du pigment oculaire. Sous cet aspect, le cas des espèces du groupe *serratodentata* (*S. serratodentata* et *S. tasmanica*) paraît particulièrement intéressant ; il sera examiné sur deux autres espèces, *S. bierii* et *S. pacifica*, afin de vérifier si l'agencement observé se retrouve chez toutes les espèces du groupe ; leurs photorécepteurs seront par ailleurs observés en microscopie électronique.

Des investigations sur animaux vivants ont conduit à déceler une migration des granules pigmentaires, liée au rythme nyctéméral, produisant une augmentation de la surface de la tache pigmentée la nuit et à l'obscurité en conditions expérimentales ; nous nous proposons de continuer l'expérimentation cherchant à différencier, par exemple, l'action sur l'œil d'éclairements d'intensité et de durée variables ou des diverses longueurs d'onde du spectre visible. L'extension du pigment en profondeur sera déterminée au moyen de coupes histologiques.

Dans le genre *Eukrohnia*, d'après l'étude de *E. hamata*, nous avons établi histologiquement que les yeux d'un certain nombre d'espèces relèvent du type ommatidien alors que, chez d'autres, ils rappellent davantage l'organe oculaire caractéristique du genre *Sagitta*. Il est important de souligner cette dualité parmi les *Eukrohnia*. Enfin, on a montré que le nombre d'ommatidies diminuait avec la profondeur de l'habitat chez *E. hamata*.

### Summary

In this preliminary work on the structure and ultrastructure of Chaetognaths eyes it has been demonstrated that:

—these organisms have two types of eyes: cupulian eyes in the genus *Sagitta* and ommatidian eyes in some species of the genus *Eukrohnia*, particularly *E. hamata*; deep specimens of this later (intertropical zone) show a smaller number of ommatidia than those of the surface specimens from the cold countries;

—if *S. enflata* photoreceptors are ciliary type like those of *S. scrippsae* (Eakin and Westfall, 1964), in two species of *serratodentata* group, *S. tasmanica* and *S. serratodentata*, they seem to belong to rhabdomeric type;

—a pigment granules migration occurs in the two genus and has been watched in *E. fowleri* and *S. setosa* whose pigmented area enlarges during the night. We have accurred by experiments the time of maintenance in the dark necessary to start the migration.

### Resumen

En esto trabajo preliminar sobre la estructura y la ultraestructura del ojo de las Chaetognatas, sido demonstratado:

— que estos organismos tienen dos tipos de ojos: ojos con cupulas, en genero *Sagitta*, ojos con ommatidias en algunas especies del genero *Eukrohnia*, en particular *E. hamata*; los especimenes profundos de la última (zona intertropical) presentan un numero de ommatidias menor que esto de los especimenes superficiales de las regiones frías;

— que los fotoreceptores de *S. enflata* son de tipo ciliario lo mismo que estos de *S. scrippsae* (Eakin y Westfall, 1964); en dos especies del grupo *serratodentata*, *S. tasmanica* y *S. serratodentata*, parecen depender del tipo rhabdomerico;

— que se produce una migración de los granulos pigmentarios en los dos generos; sido observada por *E. fowleri* y por *S. setosa* cuyo la mancha pigmentada aumenta de superficie durante la noche. Se hace precise en experimentación el tiempo de mantenimiento al obscuridad necesario al acción del muelle de la migración.

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AGEE, H.R., 1972. — Histology of the compound eye of *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae). *Annals Entom. Soc. Amer.*, 65 (3), pp. 767-768.
- ALVARINO, A.A., 1962. — Two new Pacific Chaetognaths. Their distribution and relationship to allied species. *Bull. Scripps. Inst. ocean. La Jolla*, 8 (1), pp. 1-50.
- ALVARINO, A.A., 1967. — The Chaetognatha of the Naga Expedition (1959-1961) in the South China Sea and the Gulf of Thailand. Part. 1 - Systematics. *Scient. Res. Mar. Invest. South China Sea*, 197 pp.
- BERNARD, E., 1937. — Recherches sur la morphogenèse des yeux composés d'Arthropodes. Développement, croissance, réduction. *Bull. Biol. France-Belgique*, supp. 23, pp. 1-162.
- DUCRET, P., 1965. — Les espèces du genre *Eukrohnia* dans les eaux équatoriales et tropicales africaines. *Cah. O.R.S.T.O.M., Océanogr.*, III (2), pp. 63-78.
- DUCRET, F., 1973. — Contribution à l'étude des Chaetognathes de Mer Rouge. *Beaufortia*, 268 (20), pp. 135-153.
- EAKIN, M. and WESTFALL, J.A., 1964. — Fine structure of the eye of a Chaetognath. *J. Cell. Biol.*, 21, pp. 115-132.
- FARENBAACH, W.H., 1969. — The morphology of the eyes of *Limulus*. II - Ommatidia of the compound eye. *Zell. Mikr. Anat.*, 93 (4), pp. 451-483.
- FRASER, J.H., 1952. — The Chaetognatha and other zooplankton of the Scottish area and their value as biological indicators of hydrological conditions. *Mar. Res.*, 2, pp. 1-52.

- FURNESTIN, M.-L., 1954. — Intérêt de certains détails anatomiques jusqu'ici peu étudiés pour la détermination des Chaetognathes. *Bull. Soc. Zool. France*, 79 (2-3), pp. 109-112.
- FURNESTIN, M.-L., 1957. — Chaetognathes et zooplancton du secteur atlantique marocain. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 21 (1-2), pp. 1-356.
- GABE, M., 1968. — Techniques histologiques. Ed. Masson et Cie, 1.113 pp.
- GHIRARDELLI, E., 1968. — Some aspects of the biology of the Chaetognaths. *Adv. Mar. Biol.*, 6, pp. 271-375.
- GRASSI, B., 1882. — I Chetognati. Anatomía e sistematica con aggiunte embriologiche. Reale Acad. Lincei, Rome et Fauna u. Flora des Golfes von Neapel. Monogr. 5, 126 pp.
- HERTWIG, o., 1880. — Über die Anatomie und Histologie der Chaetognathen. SB Jena Ges. Med. Naturw.
- HESSE, R., 1902. — Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tiere. *Z. Wiss. Zool.*, 72, 90 pp.
- HORRIDGE, G.A. and BOULTON, P.S., 1967. — Prey detection by *Chaetognatha* via vibration sense. *Proc. Roy. Soc. B.*, 169, pp. 413-419.
- HYMAN, L.H., 1959. — Phylum Chaetognatha. In « The Invertebrate », 5, pp. 1-71. Mc Graw-Hill, New York.
- KABUTA, H., TOMINAGA, Y. and KUWABARA, M., 1968. — The rhabdomeric microvilli of several Arthropod compound eyes kept in darkness. *Z. Zellforsch. Mikr. Anat.*, 85 (1), pp. 78-88.
- KAMPA, E.M., 1963. — The structure of the eye of a Galatheid crustacean, *Pleuroncodes planipes*. *Crustaceana*, 6 (1), pp. 69-80.
- KUHL, W., 1938. — Chaetognatha. *Bronns Kl. Ordn. Tierreichs*, 4, E, pp. 1-126.
- MOUZE, M., 1972. — Croissance et métamorphose de l'appareil visuel des Aeschnidae (Odonata). *Int. J. Insect. Morphol. et Embryol.*, 1 (2), pp. 181-200.
- NETO, T.S., 1961. — Quetognatas dos mares de Angola. *Trab. Centr. Biol. Pisc.*, 31, 60 pp. (Mems. Jta Invest. Ultramar, 2, pp. 9-60).
- PARK., J.S., 1970. — The Chaetognaths of Korean waters. *Bull. Fish. Res. Devel. Agency*, 6, 174 pp.
- REEVE, M.R., 1964. — Feedings of zooplankton, with special reference to some experiments with *Sagitta*. *Nature*, London, 201 (4915), pp. 211-213.
- SILAS, E.G. and SRINIVASAN, M., 1969. — A new species of *Eukrohnia* from the Indian Seas with notes on three other species of Chaetognaths. *Journ. Mar. Biol. Ass. India*, 10 (1), pp. 1-33.
- SINGARAJAH, K.v., 1966. — Pressure sensitivity of the Chaetognath *Sagitta setosa*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 19 (2), pp. 475-478.
- TANAKA, E., 1959. — Studies on the sensitivities of the bar-eyed mutant strains of *Drosophila melanogaster* to the faiet-forming substances. *Jap. J. Genet.*, 34, pp. 180-186.
- TOKIOKA, T., 1950. — Notes on the development of the eye and the vertical distribution of *Chaetognatha*. *Soc. Nat. and Cultural Hist. (Kyoto)*, 1, pp. 117-132. Seto Marine Biol. Lab. Contr., 32.