

ADAPTATION DES YEUX DE DIFFÉRENTS CRUSTACÉS PELAGIQUES
A L'ENVIRONNEMENT LUMINEUX

par Jean-Paul CASANOVA

Laboratoire de Biologie animale (Plancton)
Université de Provence, Marseille - France

L'étude d'importantes collections de Crustacés micronectoniques, provenant de divers secteurs de la province atlanto-méditerranéenne (golfe de Gascogne, côtes atlantiques nord-africaines et Méditerranée occidentale), nous a amené à faire d'intéressantes relations entre l'écologie des espèces et les structures oculaires dans leurs différentes populations. Nous en donnons ici l'essentiel.

I. Faits observés.

Les variations des yeux sont mises en évidence, soit par la mesure du diamètre oculaire (chez les Décapodes *Acanthephyra pelagica* et *Sergestes corniculum* et l'Euphausiacé *Meganyctiphanes norvegica*), soit par le comptage des ommatidies quand les mensurations ne sont pas possibles (chez le Mysidacé *Eucopia hanseni*).

Nous envisagerons ces quatre espèces, les plus représentatives des relations observées, en anticipant, dans leur classement, sur les conclusions écologiques du travail.

1. Espèces vivant aux mêmes profondeurs dans l'Atlantique et la Méditerranée
 - a. Espèces dépassant, dans l'Atlantique, les latitudes de la Méditerranée

- Espèce à yeux normaux : *Acanthephyra pelagica*

Tout récemment (1974), nous avons été conduit à distinguer une sous-espèce méditerranéenne et à considérer comme très probable l'existence, sur les côtes de Mauritanie, d'une autre sous-espèce dont la population est isolée de celle du nord de l'Atlantique.

En dehors des différences touchant la longueur du rostre, les trois sous-espèces se distinguent par le diamètre des yeux, de plus en plus grand à taille égale, de la Méditerranée au golfe de Gascogne et à la Mauritanie (fig. 1 a).

On notera qu'à l'instar d'*A. pelagica*, les populations méditerranéennes de deux autres espèces de Décapodes, *Pasiphaea multidentata* et *S. robustus*, présentent aussi des yeux plus petits que celles de l'Atlantique. Dans les trois cas, la diminution du diamètre oculaire traduit une réduction du nombre des ommatidies et de leur longueur.

- Espèce à yeux dégénérés : *Eucopia hanseni*

Les yeux de cette espèce se caractérisent essentiellement par un nombre d'ommatidies peu élevé, dépassant rarement 200, et par la régression de leurs éléments : les cônes cristallins, notamment, sont courts et larges, signe d'une vision faible.

Les courbes représentant l'augmentation du nombre de cônes, c'est-à-dire du nombre d'ommatidies, en fonction de la taille des spécimens, montrent que les populations atlantique et méditerranéenne se présentent différemment, la première ayant des cristallins plus nombreux que la seconde (fig. 1 b).

- b. Espèce ne dépassant pas, dans l'Atlantique, les latitudes de la Méditerranée : *S. corniculum*

D'après les dimensions globales des yeux, il n'y a pas de variations oculaires entre les populations atlantique et méditerranéenne de cette forme (fig. 2 a).

2. Espèce vivant plus profondément en Méditerranée : *Meganyc tiphanes norvegica*

Contrairement à ce que nous avons observé chez les Décapodes, les yeux des spécimens atlantiques de cet Euphausiacé sont plus petits que ceux des exemplaires méditerranéens. C'est ce que traduisent les courbes tracées à partir de spécimens provenant du golfe du Maine, pour les premiers, et de la mer Ligure, pour les seconds (fig. 2 b).

II. Origine des variations

1. Facteurs pouvant être mis en cause pour expliquer les variations oculaires.

- Facteur nourriture

Selon les travaux de TANAKA (1959), sur les Drosophiles, montrant une diminution du nombre d'ommatidies par altération des constituants de la nourriture, tels que les aliments à base de peptones, on pourrait voir une déficience en nourriture à l'origine de la réduction du nombre d'ommatidies dans les populations méditerranéennes de divers Décapodes et du Mysidacé *E. hanseni*, la Méditerranée étant classiquement tenue pour beaucoup plus pauvre que l'océan sur le plan nutritiel.

Mais les travaux récents sur la productivité aphotique ("dark-fixation") estiment que les chimio-synthèses profondes excèderaient largement la production photosynthétique (BLANKLEY, 1971 ; BERNARD, 1974) et qu'en Méditerranée, plus précisément, la teneur en matière organique particulière en suspension pour la couche de 100-3000 m est assez proche des moyennes océaniques (in LAUBIER, 1972). Il n'y a donc pas de différence majeure dans le matériel nutritif de base.

Par ailleurs, il faut retenir que le nombre d'ommatidies est le même chez les populations atlantiques et méditerranéennes de *S. corniculum* et qu'il est plus grand chez *M. norvegica* pour les populations méditerranéennes que pour celles de l'océan. Une même cause alimentaire ne pourrait avoir d'effets contraires.

- Facteur luminosité

Il paraît plus logique de faire appel au facteur lumière pour expliquer les variations oculaires. En effet, les eaux méditerranéennes sont généralement plus transparentes que celles de l'Atlantique nord.

Les résultats des mesures de pénétration de la lumière effectués en plusieurs points de la province atlanto-méditerranéenne (BODEN et al., 1960 ; KAMPA, 1970) indiquent que la transparence diminue de la Méditerranée occidentale (type IA (1)) aux côtes portugaises (IB) et au golfe de Gascogne (II).

2. Relations entre l'écologie d'une espèce et la structure des yeux dans ses différentes populations.

La plupart des relations faites entre la taille et la structure des yeux d'une part, le niveau bathymétrique des organismes d'autre

(1) Il s'agit de la nomenclature utilisée dans la classification optique des océans de JERLOV (1968).

part, l'ont été sur des espèces différentes vivant à des niveaux différents. Chez les Poissons, par exemple, qui ont été les mieux étudiés à ce point de vue, on sait que se produit, presque toujours, une augmentation de la taille des yeux avec la profondeur jusqu'à une certaine limite, celle de la zone crépusculaire, au-delà de laquelle il y a au contraire régression jusqu'à cécité totale. Mais, cette règle souffre des exceptions qui soulignent la difficulté qu'il y a à expliquer les variations oculaires par comparaison d'espèces différentes, leurs causes étant alors trop complexes.

Nos observations sont en revanche de nature à tourner partiellement cette difficulté. En effet, elles concernent les mêmes espèces, étudiées dans les habitats différents qu'occupent leurs populations atlantiques et méditerranéennes.

On constate ainsi que les populations de l'Atlantique septentrional de *A. pelagica*, qui remontent jusqu'à 60° N, où la luminosité est plus faible qu'en Méditerranée, réagissent par une augmentation du nombre et de la longueur de leurs ormatidies, de la longueur des cristallins notamment, ce qui a pour conséquence une meilleure définition de l'image, à la fois par l'augmentation du nombre de points lumineux et par celle de la quantité de lumière captée par chaque élément visuel. Ces variations sont plus accusées encore sur les côtes mauritaniennes car cette population méridionale vit isolée dans une zone d'upwelling, celle du cap Blanc, où les eaux sont beaucoup moins transparentes (type III) que celles de la Méditerranée et même du golfe de Gascogne.

Il est intéressant de souligner que les variations des yeux dégénérés d'une espèce comme *Eucopia hanseni* sont de même nature que celles des organes normaux, les spécimens atlantiques ayant des yeux plus grands et des ormatidies plus nombreuses que ceux de Méditerranée, qui vivent aux mêmes profondeurs. On peut donc affirmer, non seulement que ces organismes perçoivent des sensations lumineuses [répondant ainsi à la question de savoir si les yeux de ce type sont encore fonctionnels (KAMPA, 1965, à propos de *Bentheuphausia amblyops*)], mais aussi qu'ils réagissent aux conditions locales de luminosité en adaptant leur système optique.

Chez *S. corniculum*, qui, dans l'Atlantique, ne dépasse pas le 40^e degré de latitude N, et peuple donc des eaux dont la transparence est voisine de celle de la Méditerranée, les yeux et les ormatidies sont de même taille et celles-ci sont aussi nombreuses dans les populations qui vivent de part et d'autre de Gibraltar.

Reste le cas de *M. norvegica*. Avant de l'analyser, il faut rappeler quelques traits du comportement de cet Euphausiacé dans les diverses aires étudiées, qui aideront à expliquer les modifications subies par ses organes visuels.

Dans les zones septentrionales de l'Atlantique, l'espèce se tient dans les couches de surface et subsurface de jour et de nuit. Dans le nord de la Méditerranée occidentale, au contraire, les auteurs la signalent toujours au-dessous de 400 m durant la journée, pendant l'été ; cette limite est portée à 200 m en hiver, et les seules grandes concentrations en surface se font de nuit, en février-mars, et sont en rapport avec la reproduction (CASANOVA-SOULIER, 1968).

À l'inverse donc des formes précédentes, *M. norvegica*, qui vit dans les eaux superficielles et subsuperficielles dans son habitat boréal, devient bathypélagique en Méditerranée pour retrouver les conditions de température les plus proches de son optimum. Dans les couches profondes où elle se tient le jour, la luminosité en Méditerranée est plus faible que dans les couches supérieures du nord de l'Atlantique. Aussi, l'espèce s'adapte-t-elle aux nouvelles conditions de lumière par le même mécanisme que les autres espèces, à savoir une augmentation de la taille des yeux, du nombre et de la dimension des ormatidies.

Ces réponses aux conditions locales d'intensité lumineuse, de la part des Crustacés, ne sont pas étonnantes lorsqu'on connaît la grande sensibilité de leurs yeux aux variations de lumière, comme l'indiquent les expériences d'électrophysiologie de BODEN et KAMPA (1965) sur l'Euphausiacé *Euphausia pacifica*. Ces auteurs ont comparé diverses popu-

lations de cette espèce : l'une, qui, limitée dans sa plongée diurne, vit à faible profondeur le jour, dans une baie de la côte canadienne du Pacifique, et une autre, plus profonde, au large de San Diego (Californie).

L'examen des sensibilités spectrales sur des spécimens des deux populations montre que les yeux des individus peu profonds sont plus sensibles aux radiations vertes qu'aux bleues, modifications de la sensibilité relative adaptant l'oeil à la lumière ambiante (1). Les auteurs suggèrent que ce mécanisme d'adaptation à un environnement photique se réalise peut-être par un dépôt différentiel de pigment dans l'oeil (astaxanthine).

Nos résultats permettent d'aller plus loin, en démontrant que les diverses populations d'une même espèce de Crustacé malacostracé réagissent à des différences d'éclairement, non seulement par des dépôts appropriés de pigment, mais aussi, lorsque ces différences sont importantes, comme il arrive entre certains secteurs de l'Atlantique et de la Méditerranée, par des modifications de la taille et de la structure des yeux : variations du nombre d'ommatidies et des proportions des éléments qui les constituent. Ces modifications ont la même ampleur que celles qui ont été jusque là signalées entre espèces différentes.

(1) On sait que la lumière bleue pénètre plus profondément que les autres radiations.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BERNARD (F.), 1974.- Un problème d'actualité : la production organique marine en grande profondeur.- Document publié par l'Université de Nice (France), 17 p.
- BLANKLEY (W.F.), 1971.- Autotrophic and heterotrophic growth and calcification in Coccolithophorids.- Abst. Scripps. Inst. pap, 68, p. 11.
- BODEN (B.P.) et al., 1960.- Underwater daylight measurements in the bay of Biscay.- J. mar. Biol. Ass. U.K., 39, pp. 227-238.
- BODEN (B.P.) et KAMPA (E.M.), 1965.- An aspect of Euphausiid ecology revealed by echo-sounding in a fjord.- Crustaceana, 9 (2), pp. 155-173.
- CASANOVA (J.P.), 1974.- Crustacés Décapodes pélagiques de la province atlanto-méditerranéenne. Notes taxonomiques et biogéographiques.- C.I.E.S.M. XXIVè Congrès-Ass. plénière, Comité du Plancton, Monaco.
- CASANOVA-SOULIER (B), 1968.- Les Euphausiacés de la Méditerranée.- Comm. int. Explor. sci. mer Médit, document ronéotypé, 62 p.
- JERLOV (N.G.), 1968.- Optical oceanography.- Elsevier Publ. co. 194 p.
- KAMPA (E.M.), 1965.- The Euphausiid eye. A re-evaluation.- Vision Res., 5, pp. 475-481.
- , 1970.- Photoenvironment and sonic scattering.- Proc. Intern. Symp. on Biological sound scattering in the ocean, U.S.N. Oceanogr. office, H.C. Rep. 005, pp. 51-59.
- LAUBIER (L.), 1972.- Découverte du genre abyssal *Fauveliopsis* (Annélide polychète) en Méditerranée occidentale.- C.R. Acad. Sci. Paris, 274, pp. 697-700.
- TANAKA (A.), 1959.- Studies on the sensitivity of the Bar-eyed mutant strains of *Drosophila melanogaster* to the falet-forming substances.- Jap. j. Génét., 34, pp. 180-186.

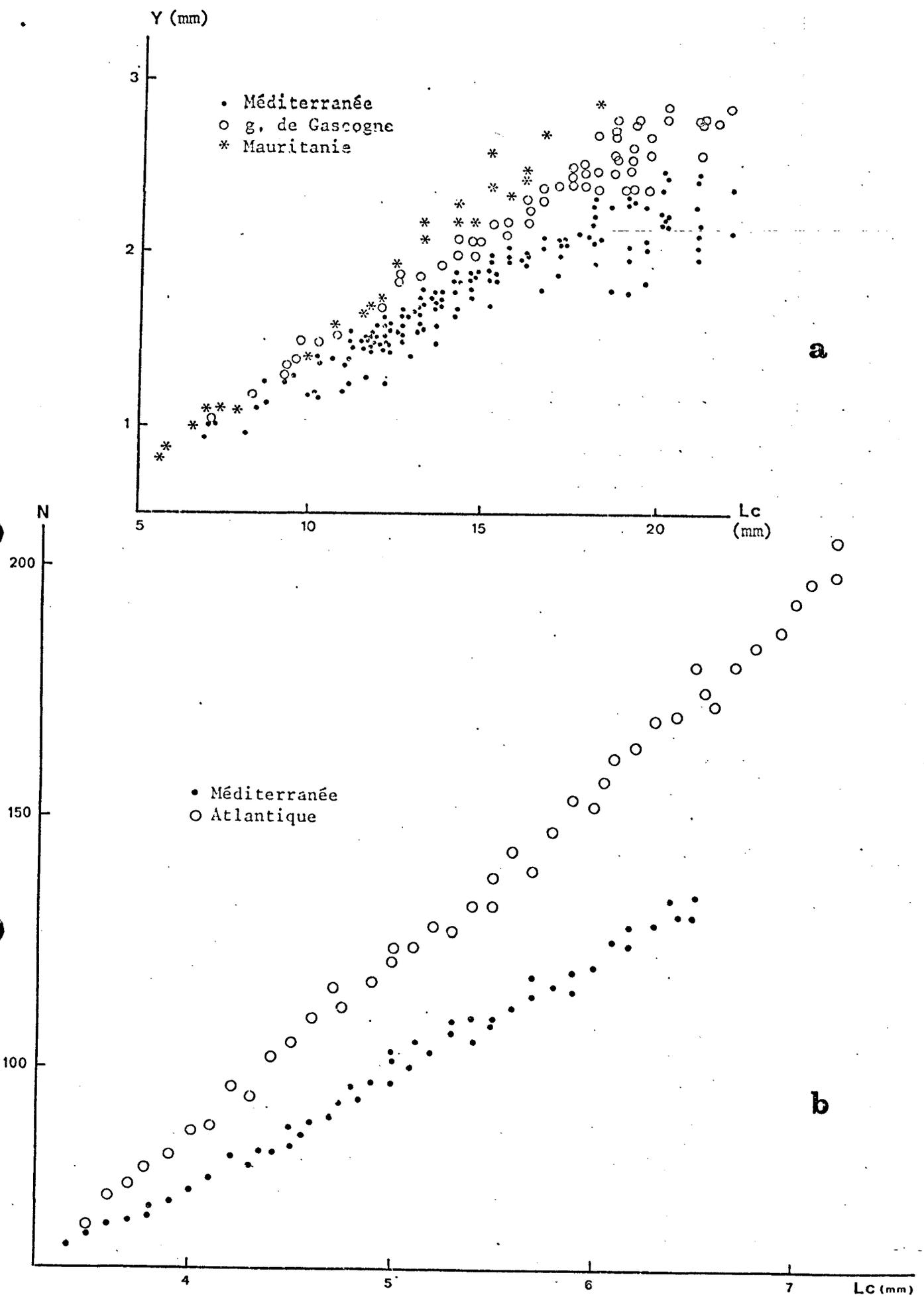


Fig. 1.- Diamètre des yeux (Y) de *Acanthephyra pelagica* (a) et nombre d'ommatidies (N) de *Eucopia hanseni* (b), en fonction de la taille des spécimens, représentée par la longueur de la carapace (Lc).

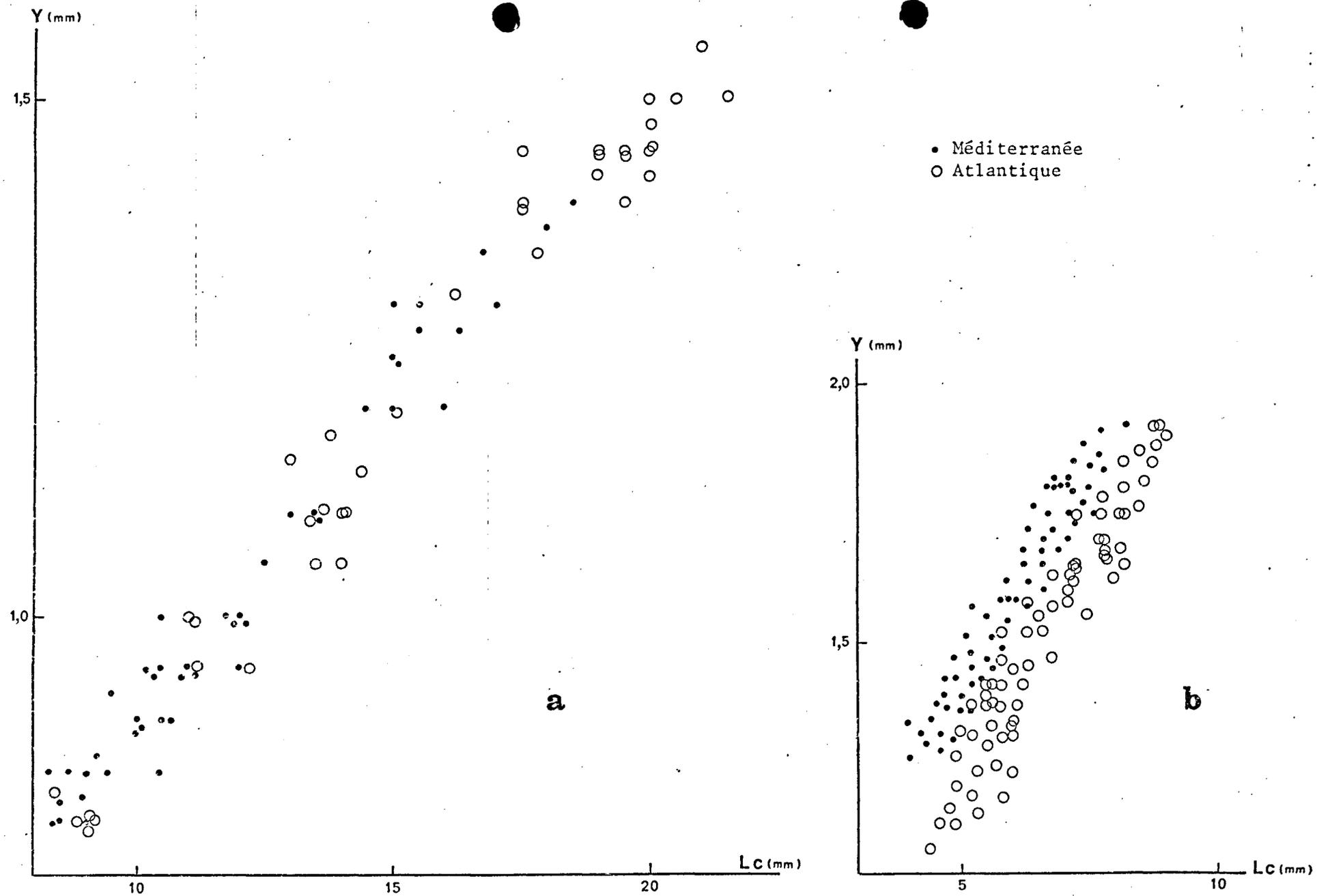


Fig. 2.- Diamètre des yeux (Y) de *Sergestes corniculum* (a) et de *Meganyctiphanes norvegica* (b), en fonction de la taille des spécimens, représentée par la longueur de la carapace (Lc).