

TACHES OCULAIRES SEGMENTAIRES CHEZ *DASYCHONE* (ANNÉLIDES POLYCHÈTES) ÉTUDE ULTRASTRUCTURALE

par

Armelle **Dragesco-Kernéis**

Laboratoire de Zoologie, Université Pierre-et-Marie-Curie, Paris (1)
et Laboratoire de Zoologie, Université Nationale du Bénin, Cotonou (2)

Résumé

Les taches oculaires segmentaires sont étudiées chez deux espèces de *Dasychone*. Groupés autour d'une lentille commune, les éléments photorécepteurs sont représentés par des microvillosités formées à partir de la membrane plasmique de deux ou trois cellules photoréceptrices, à proximité d'un ou de deux centrioles. De type rhabdomérique, ces organes photorécepteurs s'opposent aux taches oculaires, de type ciliaire, rencontrées sur le panache de ces deux mêmes espèces.

Introduction

Quelques espèces d'Annélides Polychètes, notamment de Sabeliidae, ont la particularité de posséder des taches pigmentées, supposées photoréceptrices, situées en des endroits très divers du corps. Tel est le cas des *Dasychone* qui, outre leurs yeux prostomiaux, sont pourvus de taches oculaires sur les filaments du panache et entre les rames dorsale et ventrale des parapodes thoraciques et abdominaux.

Les taches oculaires du panache, étudiées au microscope électronique, se rattachent à un type fondamental de tache oculaire composée, couramment rencontré dans la famille (Krasne et Lawrence, 1966; Kernéis, 1966, 1968 a, 1971, 1975) : les organites photosensibles y sont représentés par des sacs ciliaires et constituent une exception à la théorie phylogénétique des organes photorécepteurs proposée par Eakin (1963, 1968, 1972). La lentille de chacune des unités visuelles, chez *Dasychone bombyx* et *D. lucullana*, se caractérise par sa nature granuleuse et sa situation extracellulaire.

Par contre, les taches oculiformes segmentaires de *Dasychone* restent encore peu connues. Décrites pour la première fois chez

(1) 4, place Jussieu, 75230 Paris Cedex 05.

(2) B.P. 7108, Cotonou, R.P. du Bénin.

Dasychone lucullana par Chatin (1878) puis, en microscopie électronique, par Kernéis (1968 b), elles paraissent constituées d'un

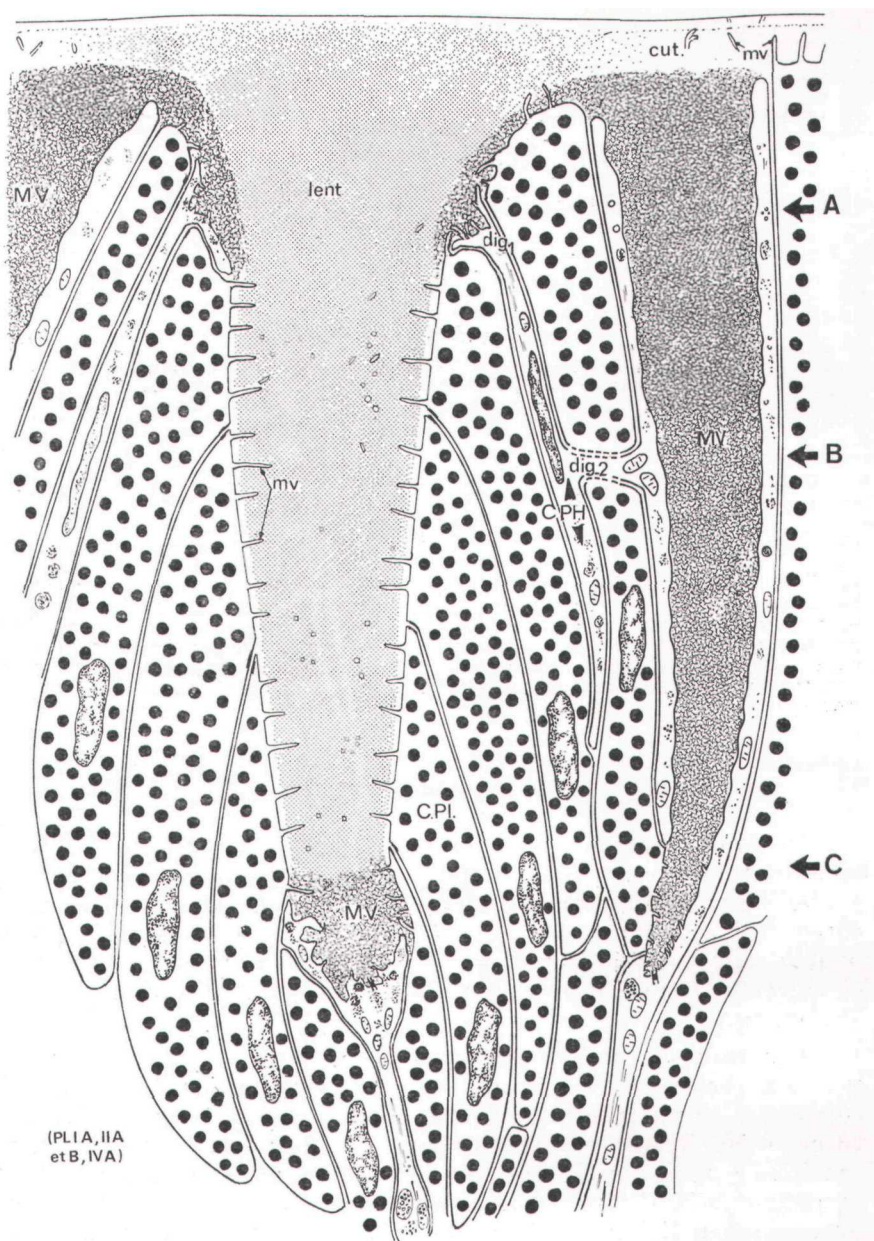


FIG. 1

Dasychone : schéma d'une tache oculaire segmentaire, vue en coupe longitudinale. Les trois amas de microvillosités (MV) entrent en contact avec la lentille (lent) à différents niveaux. Deux d'entre eux (dont un seul est visible entièrement sur ce schéma) sont, également, en contact avec la cuticule (cut). Chacun est contenu dans une cavité formée dans une cellule photoréceptrice latérale de forme complexe et digitée (dig 1, dig 2, C.PP). Le troisième, sous-jacent à la lentille, dépend d'une cellule photoréceptrice basale. De nombreuses cellules pigmentaires (C.PI) entourent la lentille dans laquelle elles envoient des microvillosités (mv).

corps réfringent ou lentille, commun à deux ou trois cellules photoréceptrices et entourées d'un manchon de cellules pigmentaires.

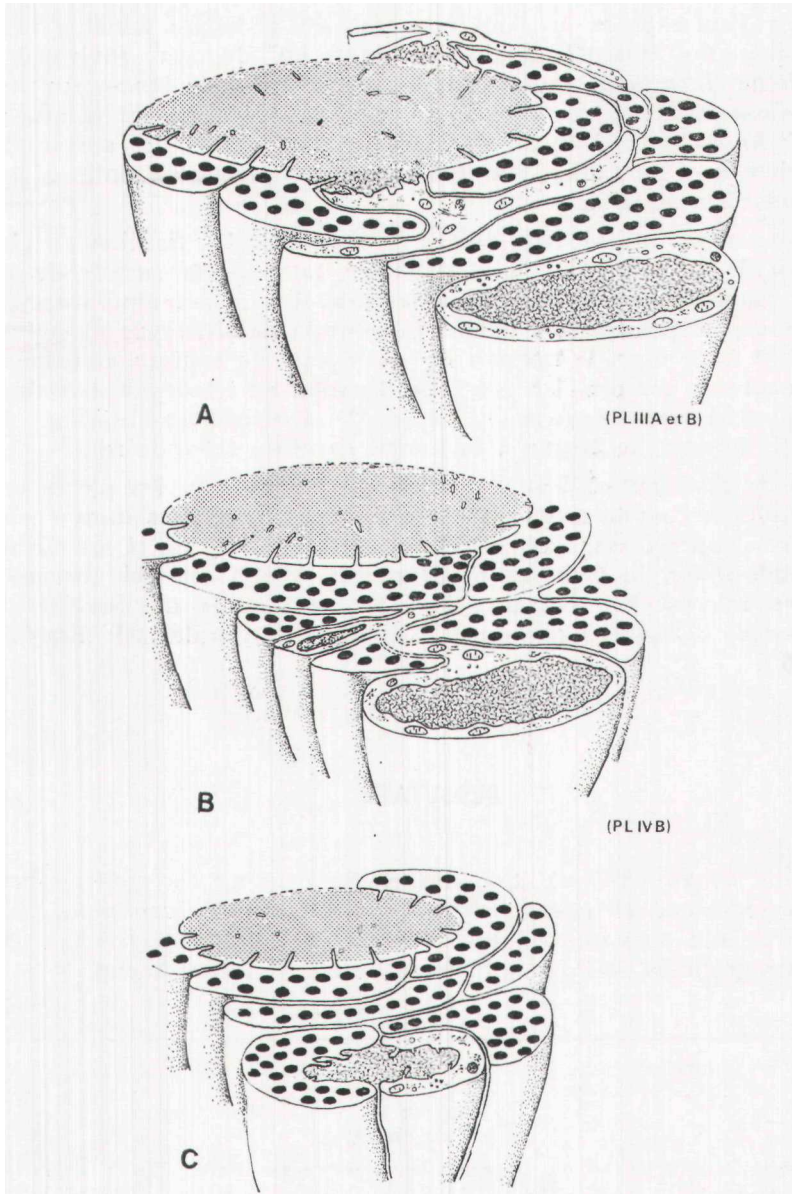


FIG. 2

Dasychone : tache oculaire segmentaire. Schémas de coupes transversales pratiquées aux niveaux indiqués sur la figure précédente. Mêmes abréviations.

Situés sous la lentille et latéralement à elle, les organites photosensibles sont ici représentés par des amas de microvillosités qui semblent se former à partir de la membrane plasmique des cellules photoréceptrices, indépendamment de toute formation ciliaire. Leur nature rhabdomérique restait à confirmer.

Matériel et techniques

Les deux espèces de *Dasychone* ont été récoltées dans la zone intertidale de Roscoff (Nord-Finistère) ou de ses environs : *Dasychone lucullana* Delle Chiaje existe en abondance sur les Cystoseires du chenal de l'Île Verte, devant la Station Biologique et *Dasychone bombyx* (Dalyell) provient principalement des surplombs de roches de l'Île Callot, son tube étant fréquemment collé à des *Dendrodoa grossularia*.

Nous avons utilisé deux modes de fixation : 1°) fixation au glutaraldéhyde (à 2 p. 100 final dans un tampon de cacodylate de sodium, additionné de chlorure de sodium, 1 h à la température du laboratoire) et postfixation dans une solution de tétroxyde d'osmium (1 p. 100 final dans le tampon de cacodylate de sodium additionné de chlorure de sodium, 1 h à 0°; 2°) fixation au tétroxyde d'osmium (à 2 p. 100 final dans un tampon de Sorensen additionné de chlorure de sodium, 30 mn à la température du laboratoire).

Après rinçages et déshydratation par les alcools, les pièces ont été passées à l'oxyde de propylène avant d'être incluses dans l'araldite. Les coupes fines, contrastées à l'acétate d'uranyle et au citrate de plomb (selon la méthode de Reynolds, 1963), ont été observées sur des microscopes Hitachi HU 11A et Philips du Service de Microscopie Electronique du C.N.R.S. (105, boulevard, Raspail, Paris 6^e).

RÉSULTATS

Nous avons retrouvé chez *Dasychone bombyx* les taches oculiformes segmentaires observées par Chatin chez *D. lucullana*. Leur identité de structure nous permet d'illustrer leurs caractéristiques par des micrographies de l'une ou l'autre espèce, indifféremment.

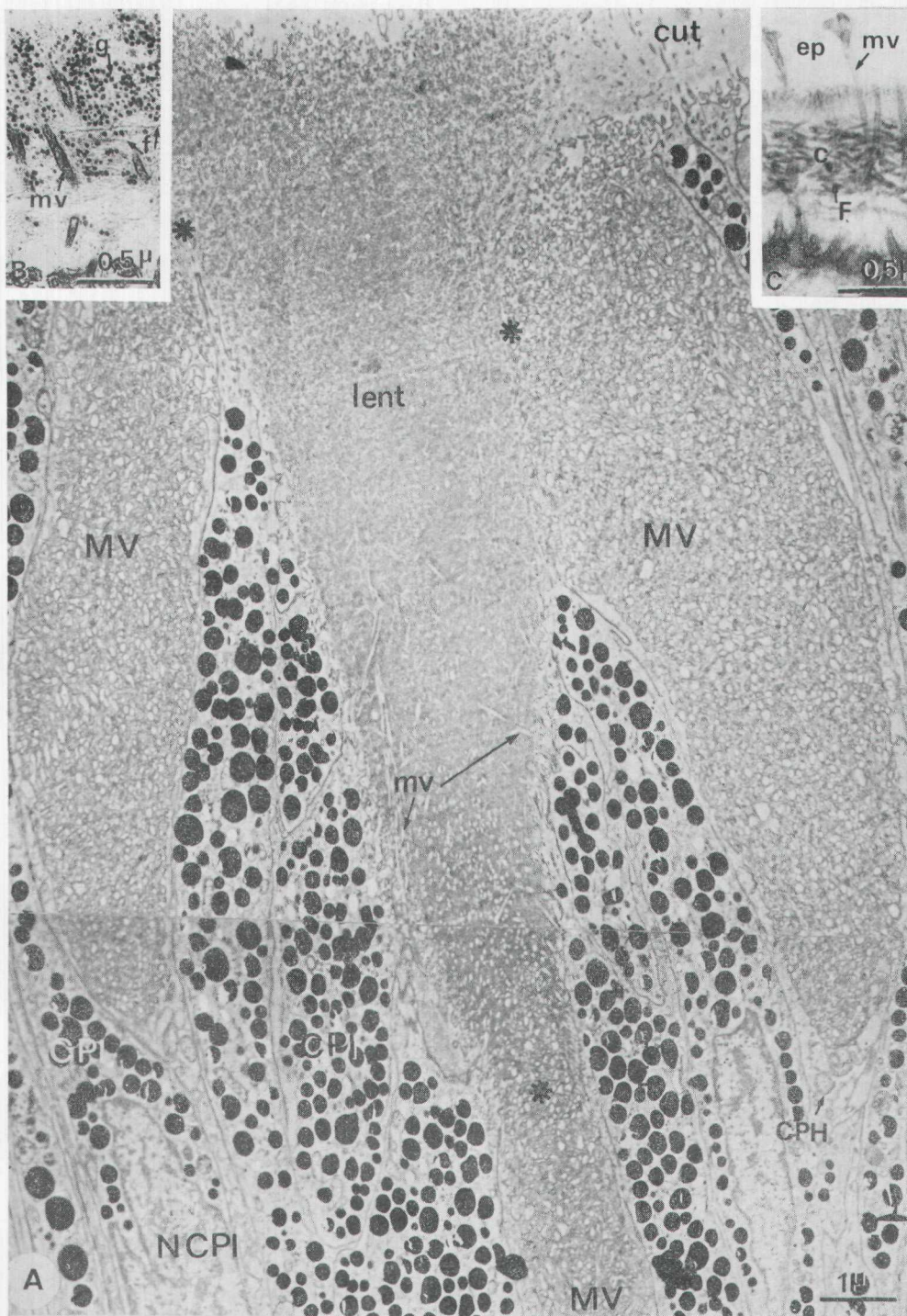
PLANCHE 1

Dasychone bombyx

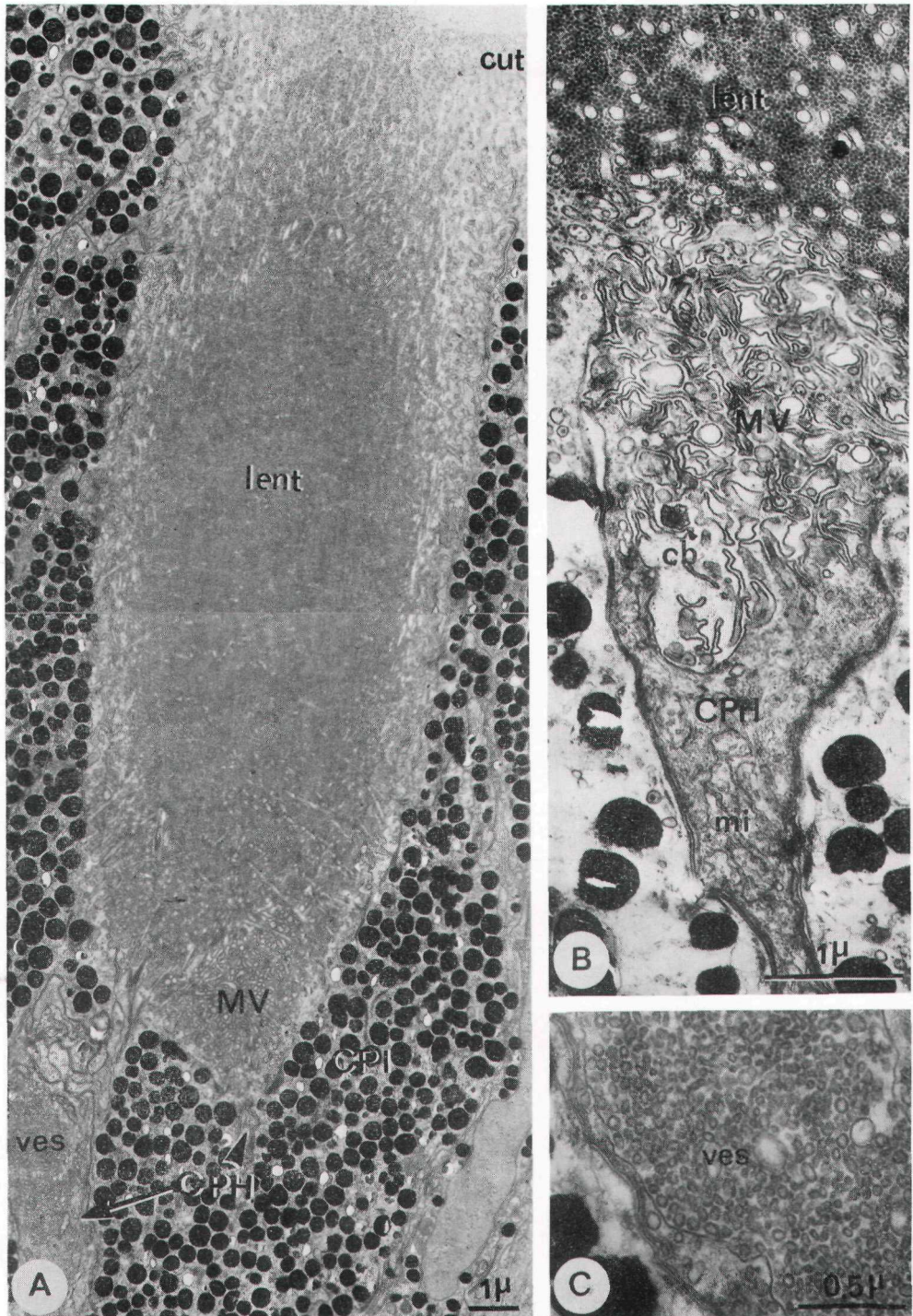
A : coupe longitudinale de la tache oculaire segmentaire. Trois amas de microvillosités (MV) sont visibles sur cette coupe. Chacun d'entre eux est contenu dans une cavité formée par une cellule photoréceptrice latérale (C.P.H.); tous entrent en contact avec la lentille (lent.) à différents niveaux (*) et parfois avec la cuticule (cut). Les cellules pigmentaires (C.P.I.) dont les noyaux (N.C.P.I.) sont proximaux, envoient de fines microvillosités (mv) à travers la lentille et à travers la cuticule.

B : zone de dispersion des granules (g) de la lentille (lent) dans la cuticule (cut). Pourvues de fines fibrilles (fi), la cuticule est traversée par les microvillosités (mv) des cellules pigmentaires sous-jacentes.

C : coupe de la cuticule observée dans une région du corps autre que celle de la lentille. La cuticule, traversée par des microvillosités (mv) des cellules sous-jacentes, comprend une épicuticule (ep) et une cuticule *sensu stricto* (c) dont la zone interne plus épaisse contient des fibrilles (F) disposées perpendiculairement les unes par rapport aux autres.



ARMELLE DRAGESCO-KERNÉIS



ARMELLE DRAGESCO-KERNÉIS

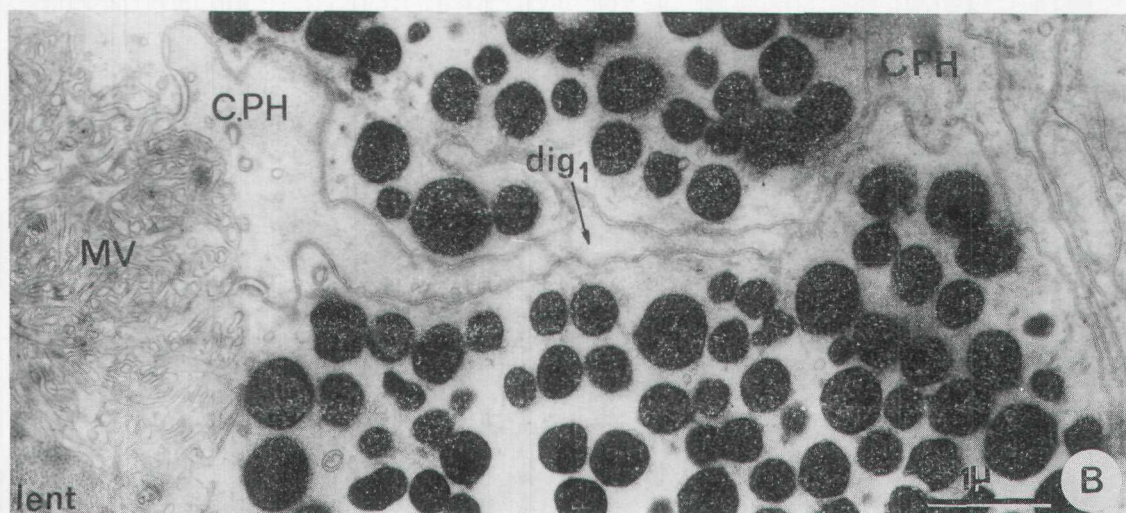
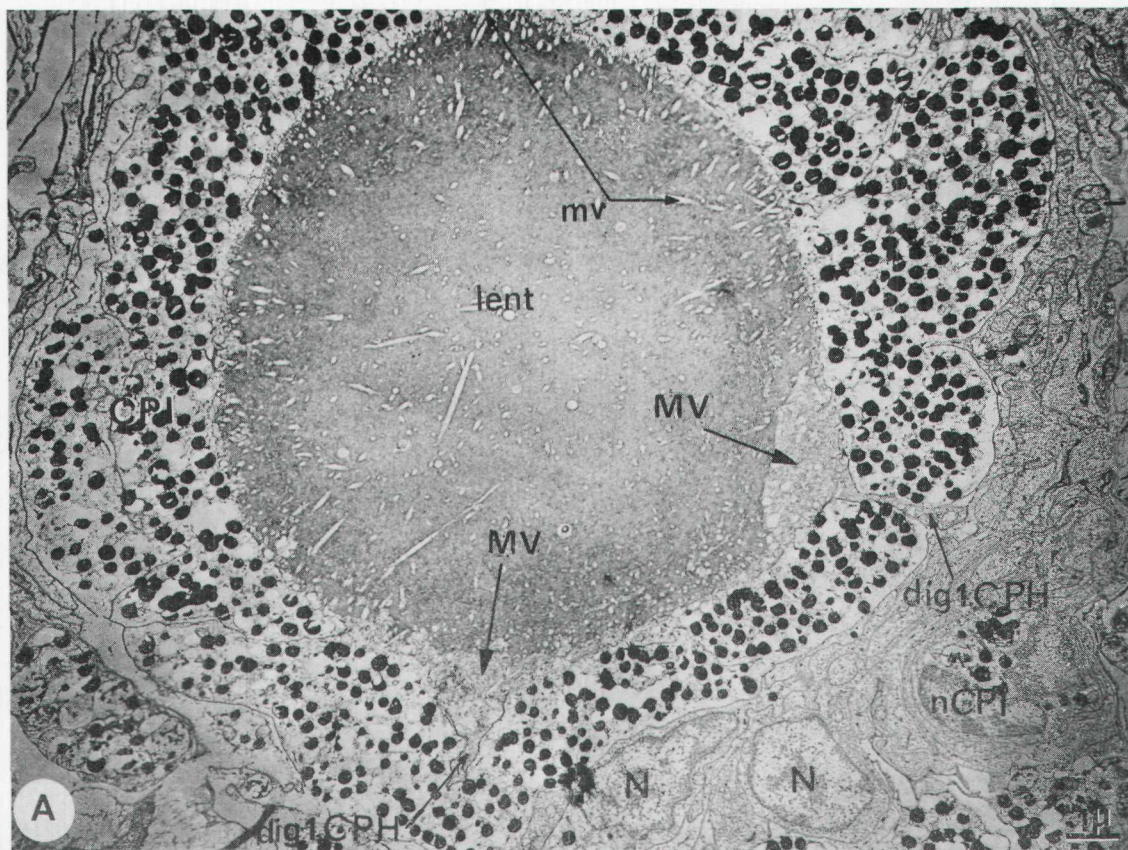
PLANCHE 2

Dasychone bombyx

A : tache oculaire segmentaire. Coupe longitudinale passant par la lentille (lent) dont la partie distale est en contact avec la cuticule (cut) et dont la partie proximale coiffe un petit amas de microvillosités présumées photosensibles (MV) émises par la cellule photoréceptrice basale, riche en vésicules (ves).

B : détail de la cellule photoréceptrice basale : formation des microvillosités présumées photosensibles (MV) à partir de la membrane plasmique de la cellule photoréceptrice (C.P.H.) située sous la lentille (lent). Le corpuscule basai (cb) présent à proximité des microvillosités est visible en coupe transversale. Les cellules pigmentaires voisines envoient également des microvillosités qui s'entremêlent avec celles de la cellule photoréceptrice. mi : mitochondries.

C : détail de la micrographie A : les vésicules (ves) de la cellule photoréceptrice (C.P.H.) sont groupées en amas visible partiellement sur la micrographie.

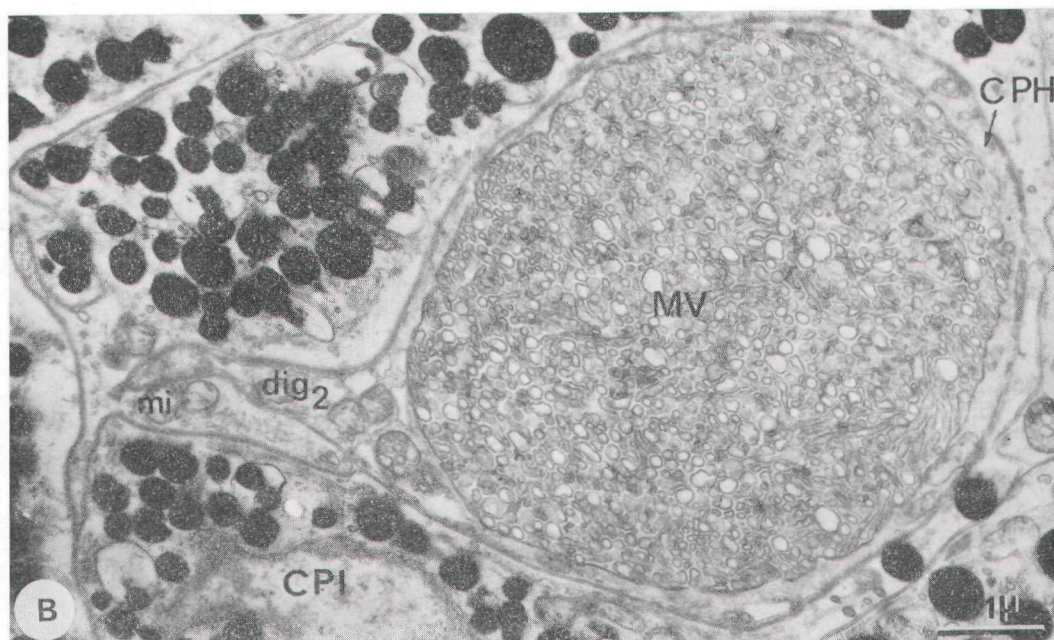
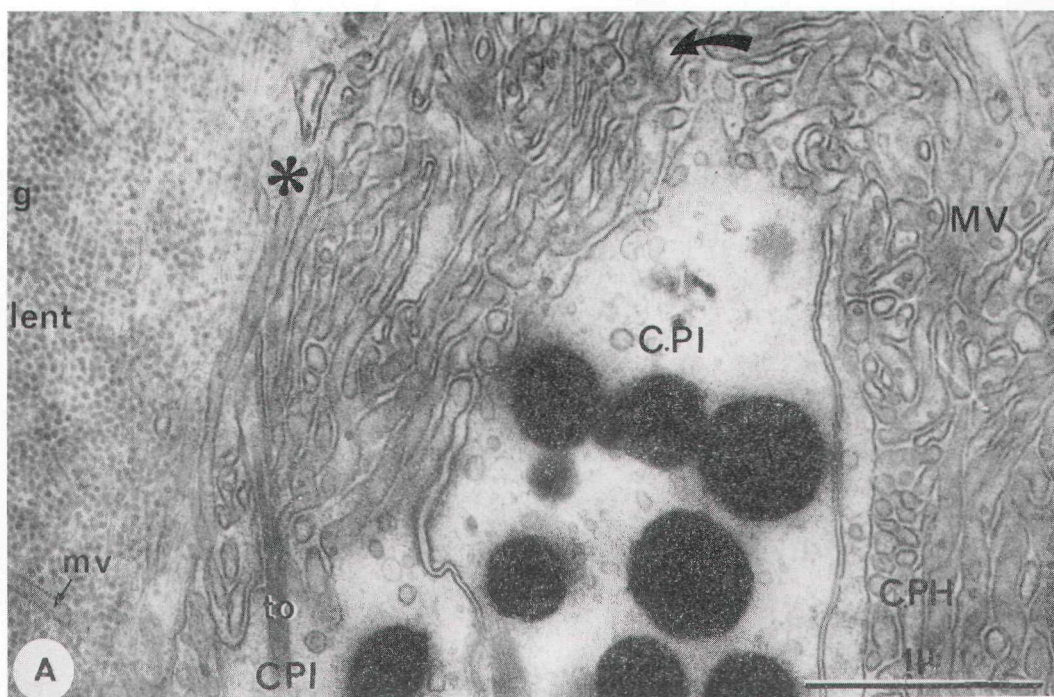


ARMELLE DRAGESCO-KERNÉIS

PLANCHE 3

Dasychoine bombyx : coupe transversale de la tache oculaire, dans sa partie distale.

A : à ce niveau, la lentille (lent) présente son diamètre maximal. En contact, latéralement avec elle, deux petits groupes de microvillosités (MV), présumés photosensibles, émanent de cellules photoréceptrices dont le corps cellulaire, contenant le noyau (N), est déporté latéralement, en dehors du manchon de cellules pigmentaires (C.PI) qui entourent la lentille dans laquelle elles envoient de fines microvillosités (mv). La coupe ne passe pas sur toute la longueur de la digitation (dig. I C.PH) de la cellule photoréceptrice qui relie les microvillosités au corps cellulaire. N.C.P.I. : noyau d'une cellule pigmentaire.
B : détail d'un groupe de microvillosités : le corps cellulaire de la cellule photoréceptrice, situé en dehors de la couronne de cellules pigmentaires (C.PH), à droite, est en relation par une digitation (dig. I) avec une autre partie de la cellule, pourvue de microvillosités présumées photosensibles (MV) et en contact avec la lentille (lent).



ARMELLE DRAGESCO-KERNÉIS

PLANCHE 4

A : *Dasychone bombyx* : tache oculaire **segmentaire**. Partie distale, vue en coupe longitudinale. Les microvillosités (MV) de la cellule photoréceptrice (C.PH) débordent de la cavité qui les contient (flèche) et entrent en contact (*) avec la lentille (lent), formée de granules denses aux électrons (g) et traversée de fines microvillosités (mv) provenant des cellules pigmentaires (C.PI). to. : tonofibrille.
 B : *Dasychone lucullana* : tache oculaire segmentaire. Coupe transversale dans la partie médiane de la cellule photoréceptrice. La cellule photoréceptrice (C.PH) envoie une digitation (dig. 2) qui rejoint, vraisemblablement, le corps cellulaire qui contient le noyau. A ce niveau, la cellule forme un anneau complet autour des microvillosités présumées photosensibles (MV). C.PI : cellule pigmentaire; mi : mitochondrie.

La tache oculiforme, vue en coupe longitudinale, comprend une lentille (exceptionnellement deux), en forme de tronc de cône dont la base s'appuie sur la cuticule (Fig. 1; Planche 1 A). Situées sous la lentille ou latéralement, des amas de microvillosités représentent les organites présumés photosensibles des cellules photoréceptrices qui, associées à ce corps réfringent, constituent la tache oculaire.

I. — La cuticule

La cuticule, qui recouvre l'épiderme banal et la tache oculaire, mesure 1,5 à 1,8 μm d'épaisseur. Les cellules épidermiques se prolongent à travers elle par des microvillosités de 7 à 8 μm de diamètre (mv, Planche 1, B et C).

La cuticule ne présente pas le même aspect selon qu'elle est à proximité de la tache oculaire et, plus précisément de la lentille, ou éloignée de celle-ci, en un point quelconque du métamère. Dans ce dernier cas, elle est différenciée en plusieurs zones (Planche 1 C) ; l'épicuticule, de 0,2 à 0,8 μm d'épaisseur (qui, sur coupes histologiques, se colore en bleu après coloration au bleu alcian-hémalum) et la cuticule *sensu stricto* qui correspond à la partie non colorée par le bleu alcian, après application de la même méthode. La cuticule vraie est elle-même divisée en une zone externe, dense aux électrons, épaisse de 100 μm ou plus, et une zone interne, épaisse d'environ 1 μm , dont la moitié apicale est remplie de fibres denses aux électrons, de 25 μm de diamètre, disposées à angle droit les unes par rapport aux autres (Planche 1 C), tandis que la moitié basale est claire.

A proximité de la tache oculaire, la cuticule se transforme graduellement : on constate que les fibres qu'elle contient diminuent en nombre et en épaisseur (Planche 1 B) et font place à des fibrilles beaucoup plus fines et moins denses. Au-dessus de la lentille, elles peuvent disparaître complètement (Planche 1 A et 2 A).

II. — La lentille

En forme de tronc de cône, la lentille de la tache oculaire segmentaire a une longueur de 15 à 20 μm sur une largeur de 8 à 10 μm à l'apex et 5 μm environ, à la base. Elle présente de nombreux points communs avec celle de la tache oculaire branchiale (mais en diffère légèrement par sa forme). En effet, elle est granuleuse, extracellulaire et en continuité avec la cuticule; elle est aussi traversée, à sa périphérie, par des microvillosités issues des cellules pigmentaires bordantes (Fig. 1, 2; Planche 1 A, 2 A et 3 A).

Les granules de la lentille, uniformément dispersés dans un substrat plus clair, ont environ 300 Å de diamètre et sont denses aux électrons.

Leur situation extracellulaire est bien visible au niveau des zones de contact de la lentille avec la cuticule dans laquelle, comme dans

la tache oculaire branchiale, les granules se dispersent graduellement (Planche 1 A et B et 2 A). D'autre part, au niveau des zones de jonction apicales des cellules pigmentaires qui bordent la lentille, on peut voir la continuité entre l'espace intercellulaire et la masse granuleuse de la lentille. Le traitement au rouge de ruthénium nous a permis de souligner ces espaces extracellulaires.

III. — Les cellules photoréceptrices

Chaque tache oculaire comprend **3 à 5** amas de microvillosités en forme de cornes dont la pointe est proximale. Convergeant vers l'apex de la lentille, ils entrent en contact avec elle par leur partie distale qui est la plus large (MV, Fig. 1; Planche 1 A et 4 A). Chacun de ces amas appartient à une cellule photoréceptrice latérale, tandis qu'un amas de microvillosités plus petit dépend d'une cellule photoréceptrice basale (Fig. 1; Planche 1 A et 2 A). Il nous a été très difficile de déterminer la forme exacte de ces cellules et d'établir avec certitude les relations topographiques existant entre leurs différentes parties au sein de la tache oculaire. Les figures 1 et 2 illustrent l'interprétation que nous proposons pour la tache oculaire segmentaire.

1) Une cellule photoréceptrice latérale associée à un amas de microvillosités comprend deux parties :

— un corps cellulaire, étroit et aplati (Fig. 2 A; Planche 3 B), contenant le noyau et logé au sein du manchon de cellules pigmentaires qui entourent la lentille (Fig. 1 et 2B). Il envoie vers celle-ci une digitation se terminant par des microvillosités (dig 1, Fig. 2 A; Planche 3 A et B);

— une partie en forme de coupe à double paroi, formant un manchon plus ou moins complet (en gouttière à la base, en anneau à l'apex) autour des microvillosités. Cette partie serait reliée au corps cellulaire par une deuxième digitation dont seul le départ a été observé (dig 2, Fig. 1 et 2 B; Planche 4 B).

Un ou deux centrioles sont souvent visibles au fond de la coupe qui contient les microvillosités.

La forme des cellules photoréceptrices est donc complexe. Leur cytoplasme est normalement dépourvu de pigment. Toutefois, on observe parfois un ou deux grains pigmentaires au sein de vacuoles autophagiques. Les ribosomes et quelques corps denses constituent les principaux organites du cytoplasme, pauvre en réticulum endoplasmique, qui entoure les microvillosités. La partie proximale de la cellule, qui rejoint vraisemblablement le nerf branchial, est riche en mitochondries et neurotubules.

A l'apex des cellules photoréceptrices, les microvillosités entrent en contact avec la cuticule et la lentille (Planches 1 et 2 B). Parfois, elles s'étendent latéralement au-delà de l'enveloppe cellulaire qui les contient (flèche, Planche 4 A), se mêlant aux microvillosités issues des cellules pigmentaires voisines. Des tonofilaments se rencontrent souvent dans l'axe de ces dernières microvillosités.

En coupe transversale, la partie basale de la cellule photoréceptrice a la forme d'un croissant (Fig. 2 C). A ce niveau, des microvillosités naissent à partir de la membrane plasmique, de façon désordonnée, se mêlant aux microvillosités, plus larges, des cellules pigmentaires voisines.

Sur une coupe transversale, pratiquée à un niveau plus distal, les pointes du croissant s'allongent, enveloppant encore plus l'amas de microvillosités, puis se rejoignent en un anneau autour d'elles (Planche 4 B). Il en part une digitation (dig 2, Fig. 2 B; Planche 4 B) qui se dirige vraisemblablement vers le corps cellulaire de la cellule photoréceptrice situé à proximité. La communication entre ces deux parties n'a pu être observée sur tout son trajet malgré l'examen d'un grand nombre de coupes, mais la similitude d'aspect de ces zones cytoplasmiques permet de supposer qu'elles appartiennent à la même cellule.

2) La cellule photoréceptrice basale, située au-dessous de la lentille, est de morphologie plus simple. Les microvillosités, moins nombreuses, naissent à partir de la membrane plasmique, à proximité d'une ou de deux formations centriolaires (Planche 2 B), situées à l'apex de la cellule photoréceptrice. Celle-ci contient des ribosomes, des mitochondries (Planche 2 B) et des vésicules de 500 à 1 000 Å de diamètre souvent groupées en amas de 2 µm sur 4 µm (Planche 2 A et C). La cellule s'effile sur une dizaine de µm pour s'élargir en une partie proximale très riche en vésicules, neurotubules et mitochondries.

DISCUSSION

I. — Comparaison de la tache oculaire segmennaire avec les autres taches oculiformes extracéphaliques de Polychètes.

Peu d'organes photorécepteurs, situés ailleurs que dans la région céphalique, ont été étudiés chez les Annélides Polychètes : ce sont les ocelles segmentaires d'un Ophelidae (Hermans, 1969) et les ocelles pygidiaux d'un Sabellidae (Ermak et Eakin, 1976).

Chez *Armandia brevis* (Ophelidae), chaque ocelle segmentaire est formé par une seule cellule photoréceptrice épidermique à l'origine de microvillosités projetées vers l'intérieur et dirigées dans le sens opposé à l'arrivée des rayons lumineux : l'ocelle est inversé. De plus, le corps cellulaire est situé au centre d'une coupe pigmentaire formée de nombreuses cellules pigmentaires, d'origine mésodermique; l'ensemble de l'ocelle est donc d'origine ecto-mésodermique (Hermans, 1969).

Les deux ocelles pygidiaux de *Chone ecaudata* (Sabellidae) comprennent plusieurs cellules photoréceptrices (Ermak et Eakin, 1976). Des microvillosités, issues de l'apex et des bords latéraux de ces cellules, sont orientées vers la cuticule, réalisant un organe

photorécepteur converse. Ces cellules photoréceptrices, situées dans de petites dépressions de 3 μm de profondeur, sont dispersées de chaque côté du pygidium et séparées les unes des autres par quelques cellules pigmentaires épidermiques. Leur origine est ectodermique.

Dans ces deux exemples, on notera l'absence de lentille ou de tout autre appareil dioptrique spécialisé. Enfin, les microvillosités présumées photosensibles, sont émises par la membrane plasmique des cellules photoréceptrices, à proximité de cils mais indépendamment de la membrane ciliaire.

La tache oculaire segmentaire de *Dasychone* est homologue de l'ocelle de *Chone*. Tous deux sont d'origine épidermique. Elle est également de type converse, les microvillosités issues des cellules photoréceptrices étant dirigées vers la lumière incidente : par son origine embryologique et sa morphologie, elle s'oppose donc, ainsi que l'ocelle de *Chone*, à l'ocelle segmentaire d'*Armandia*.

Sur le plan anatomique, elle est la plus complexe de ces trois formations oculaires, la plus simple étant celle d'*Armandia*, formée par une seule cellule photoréceptrice. A peine plus élaborée est celle de *Chone*, formée par plusieurs cellules photoréceptrices éparses au milieu de cellules pigmentaires, alors que chez *Dasychone*, chaque tache oculaire comprend plusieurs cellules photoréceptrices qui se regroupent autour d'une lentille commune. L'ensemble est entouré de cellules pigmentaires et réalise un organe photorécepteur plus structuré que les deux précédents.

Il faut enfin signaler que la tache oculaire segmentaire de *Dasychone* rappelle, par de nombreux aspects, l'ocelle cérébral de *Phascolosoma agassizii*, étudié par Hermans et Eakin (1969, 1970). Selon ces auteurs, l'œil de ce Sipunculide s'est vraisemblablement développé par invagination de l'ectoderme. C'est un organe assez simple dont la lentille est représentée par un tube oculaire formé par invagination de la cuticule et rempli de matériel cuticulaire (collagène ?). Tout autour du tube oculaire, se succèdent différents types de cellules : cellules riches en cils et tonofilaments dans sa partie distale puis, dans sa partie proximale, des cellules photoréceptrices en alternance avec des cellules pigmentaires de soutien.

Comme dans la tache oculaire segmentaire de *Dasychone*, les cellules photoréceptrices élaborent des microvillosités irrégulières qui s'enchevêtrent avec celles des cellules de soutien. Ces microvillosités présumées photoréceptrices, sont formées à l'apex des cellules photoréceptrices où se trouve au moins un cil, situé en retrait et dont la membrane ciliaire n'est pas à l'origine des microvillosités.

La lentille de la tache segmentaire de *Dasychone* est proche de celle d'un autre Sipunculide, *Aspidosiphon clavatus*, chez qui le tube oculaire est rempli d'une sécrétion différente de la sécrétion cuticulaire (Åkesson, 1958).

Cette similitude observée entre certains ocelles de Sipunculides et la tache oculaire de notre Annélide serait un argument en faveur de la parenté phylétique de ces deux groupes.

II. — Comparaison de la tache oculaire segmentaire et de celle du panache, chez *Dasychone*.

A. Topographie et spécialisation des éléments constitutifs de l'organe photorécepteur.

1°) Topographie

Dans tous les organes visuels, les cellules photoréceptrices se caractérisent par l'existence d'organites spécialisés qui réalisent, d'une manière ou d'une autre, une augmentation de la surface de la membrane plasmique, support présumé du pigment photosensible. Dans la tache oculaire du panache de *Dasychone*, ces organites sont représentés par des sacs lamellaires régulièrement empilés sous la lentille et, dans la tache segmentaire, par des microvillosités irrégulières et désordonnées en contact, à certains niveaux seulement, avec la lentille. Dans les deux cas, ces formations sont contenues dans une cavité extracellulaire ménagée dans une cellule photoréceptrice.

A priori, la tache oculaire du panache de *Dasychone*, comme celle des autres espèces de la même famille, semble plus perfectionnée que la tache segmentaire : l'empilement régulier de ses sacs lamellaires dont les surfaces planes sont perpendiculaires à la direction des rayons lumineux, permet l'utilisation maximale de la lumière incidente. De plus, l'emplacement de ces organites juste au-dessous de la lentille semble plus apte à tirer profit des qualités dioptriques éventuelles de la lentille. Au contraire, dans la tache segmentaire, les microvillosités de forme irrégulière et disposées sans ordre semblent moins efficaces pour capter le maximum de lumière incidente. Les cellules pigmentaires forment un manchon autour de la lentille et canalisent la lumière vers les éléments photorécepteurs. Seules, les microvillosités de la cellule photoréceptrice basale, situées sous la lentille, semblent profiter au mieux de celle-ci, les autres n'ayant avec elle que des contacts latéraux dans sa région apicale.

2°) La lentille

Extracellulaire, la lentille de la tache oculaire segmentaire est, sur le plan ultrastructural, semblable à celle de la tache oculaire du panache chez les deux espèces de *Dasychone* étudiées. Les granules qui la constituent, de 300 Å de diamètre, évoquent, dans les deux cas, des particules de glycogène. La présence de ce constituant a d'ailleurs été prouvée dans le cas des taches oculaires du panache de *Dasychone lucullana* (Kernéis, 1975). Que du glycogène participe à la réalisation de lentilles n'est pas un fait extraordinaire, d'autres auteurs l'ayant également signalé dans des yeux d'Invertébrés tels que ceux de Crustacés (Röhlich et Törö, 1967; Wolken et Florida, 1969), d'Insectes (Fyg, 1961; Such, 1969; Perrelet, 1970) et de têtards d'Ascidies (Eakin et Kuda, 1971) pour ne citer que les plus importants. Mais, dans tous ces cas, le glycogène, plus ou moins abondant, est toujours intracellulaire. Si les granules des lentilles des taches oculaires segmentaires de *Dasychone* sont effectivement

du glycogène, leur situation extracellulaire serait, comme elle l'est dans le cas des taches du panache, inhabituelle.

3°) *Les vésicules*

De nombreuses vésicules ont été observées dans le cytoplasme de la cellule photoréceptrice basale, soit à proximité des microvillosités, soit dans le renflement de l'extrémité proximale de la cellule, parmi de nombreuses mitochondries et des neurotubules. Elles peuvent, dans les deux cas, se regrouper en amas de taille variable, pouvant atteindre 2 à 4 μm . Leur taille et leur aspect sont aussi variables : diamètre de 500 à 1 000 Å et densité plus ou moins forte aux élections, certaines étant très claires et d'autres de densité moyenne.

Il a déjà été signalé, dans les cellules photoréceptrices d'Invertébrés, la présence de vésicules et d'amas de vésicules qui ont été comparés et opposés aux vésicules des neurites. Nous citerons seulement les travaux de Eakin et Brandenburger (1967 a) sur l'œil d'*Helix aspersa*, les plus complets qui aient été menés sur la question. Ces auteurs décrivent dans le cytoplasme des cellules photoréceptrices en différenciation des amas de vésicules caractérisées par une taille très régulière (800 Å de diamètre) et un contenu clair. Au contraire, les vésicules de neurites sont de taille inégale (500 à 1 200 Å de diamètre) et ont souvent un centre très dense aux électrons, homogène ou granulaire. Issues, chez l'embryon comme chez l'adulte, par bourgeonnement des citernes de l'appareil de Golgi, les vésicules de 800 Å de diamètre forment de gros amas à proximité du noyau et sont disposées selon un ordre paracristallin [précédemment décrits sous le nom de « Biokristal » par Röhlich et Török (1963) chez *Helix pomatia* et de « Schaumstruktur » par par Schwalbach *et al* (1969)].

La fonction des vésicules d'*Helix* a été très discutée. Les auteurs ont d'abord pensé qu'elles jouaient le rôle de neurotransmetteurs, pouvant être libérés sous l'effet de l'excitation lumineuse puis dirigés vers la membrane cellulaire qu'ils dépolariseraient (Eakin et Brandenburger, 1967). Mais des recherches histochimiques ultérieures ont montré que la nature chimique de ces vésicules de 800 Å de diamètre est différente de celle des vésicules des neurites des cellules sensorielles (Eakin et Brandenburger, 1970). Ces auteurs soutiennent actuellement l'hypothèse selon laquelle ces « vésicules photiques » seraient des agents de transport du photopigment ou de ses précurseurs depuis leurs centres de synthèse, situés en profondeur de la cellule photosensible, jusqu'aux microvillosités apicales présumées photosensibles. Cette hypothèse est étayée par des études autoradiographiques qui montrent que ces vésicules incorporent de la vitamine A marquée (Brandenburger et Eakin, 1970). Au terme de leur migration vers l'apex de la cellule, elles se désagrègeraient à la base des microvillosités, libérant leur contenu dans le cytoplasme de la cellule photoréceptrice. En l'absence de plus amples informations et hormis quelques restrictions émises par Stoll (1973), la fonction des « vésicules photiques » comme agents de transport du photopigment ou de ses précurseurs est généralement admise. A la

suite d'études récentes sur les effets de la centrifugation sur les organites cellulaires des cellules photoréceptrices, Reed et Eakin (1976) ont constaté que la migration des vésicules vers les microvillosités nécessite la force maximale de centrifugation ($125\,000 \times g$ contre $7\,600 \times g$ pour les mitochondries et le réticulum endoplasmique). Ils concluent que, vraisemblablement, dans les conditions normales, le déplacement des vésicules à l'intérieur de la cellule est très lent.

Dans le cas de la tache oculaire de *Dasychone*, la plupart des vésicules groupées en amas ont 500 \AA de diamètre. Certaines, plus rares, peuvent atteindre $1\,000 \text{ \AA}$. Leur contenu est légèrement et uniformément dense, les plus grosses étant généralement plus claires. Bien qu'elles ne soient pas aussi abondantes et régulièrement ordonnées que chez *Helix aspersa*, leur emplacement à proximité des microvillosités permet de penser qu'elles pourraient, également, jouer un rôle dans le transport du photopigment jusqu'aux éléments photosensibles de la cellule photoréceptrice. Mais des études autoradiographiques d'incorporation de vitamine A marquée de même que des recherches histochimiques sur leur contenu sont nécessaires pour confirmer cette hypothèse.

Par contre, nous pensons que les vésicules libres qui sont éparses au milieu des neurotubules et des mitochondries dans la partie proximale de la cellule se rattachent plutôt au type de vésicules habituellement rencontrées dans les neurites des cellules sensorielles. Elles se concentrent parfois en amas contre la membrane plasmique mais aucune image vraiment nette de zones synaptiques n'a pu être mise en évidence si bien qu'il ne nous est pas possible de définir le sens de l'influx nerveux et de faire la discrimination entre axone et dendrite.

Il est vraisemblable que des vésicules et des amas de vésicules existent aussi dans les cellules photoréceptrices latérales mais la forme très complexe de ces dernières ne nous a pas permis de trouver la région susceptible de les contenir.

4°) Degré de spécialisation des constituants de la tache segmentaire.

Dans la tache segmentaire de *Dasychone*, des microvillosités (peut-être photosensibles ?) se forment à partir de la membrane plasmique de certaines cellules pigmentaires et se mêlent aux microvillosités des cellules photoréceptrices situées à proximité; de plus, dans ce type de tache oculaire seulement, quelques rares grains de pigment sont présents dans le cytoplasme des cellules photoréceptrices et sont semblables à ceux des cellules pigmentaires. Il semble qu'au cours du développement de la tache oculaire, des cellules épidermiques banales pigmentées pourraient prendre deux orientations différentes : les unes évolueraient en cellules pigmentaires, riches en pigment et pourvues de quelques microvillosités, les autres en cellules photoréceptrices, riches en microvillosités et plus ou moins dépourvues de pigment. La limite entre ces deux types de cellules est moins tranchée que dans la tache oculaire du panache. Ainsi, par la spécialisation plus poussée de ses éléments,

comme par sa topographie, cette dernière tache semble plus élaborée que la tache segmentaire.

Il faut rappeler que l'adulte de *Dasychone* vit le corps enfoui en permanence dans le tube muqueux qu'il a sécrété. Dans les conditions de vie normales, alors que les taches oculaires du panache sont souvent exposées à la lumière, les taches segmentaires ne le sont, au contraire, jamais et ne sont pas fonctionnelles.

B. La nature rhabdomérique des taches oculaires segmentaires.

Lors du développement post-embryonnaire et de la croissance de *Dasychone lucullana*, trois types d'organes photorécepteurs apparaissent successivement dans un ordre précis.

Les yeux prostomiaux apparaissent les premiers chez une larve trochophore de deux jours et persistent chez l'adulte, après la métamorphose. Selon Ermak et Eakin (1976), les yeux prostomiaux, chez un adulte de Sabellidae, sont rhabdomériques. Ressemblant à ces derniers par leur simplicité, les yeux larvaires de *Neanthes succinea* (qui disparaissent ensuite chez l'adulte), sont également rhabdomériques.

Cette nature rhabdomérique semble caractériser les yeux prostomiaux de la classe (Nereidae : Dorsett et Hyde, 1968; Eakin et Westfall, 1964; Fischer et Brokelmann, 1966; Ophelidae : Hermans et Cloney, 1966; Aphroditidae : Singla, 1974; Phyllodocidae : Whittle et Golding, 1974; Nephthydidae : Zahid et Golding, 1974; Syllidae : Bocquet et Dhainaut-Courtois, 1973; Bocquet, 1976, 1977; Verger-Bocquet, 1977; Alciopidae : Hermans et Eakin, 1974). Parfois, des restes de formations centriolaires sont visibles, mais sans liaison morphologique avec les microvillosités.

Il faut signaler deux exceptions concernant des cellules ciliaires « à allure photoréceptrice » incluses dans le cerveau de Nereidae (Dhainaut-Courtois, 1965) et des Phyllodocidae (Whittle et Golding, 1974) et qui existent en plus des yeux prostomiaux normaux. Par ailleurs, une larve trochophore d'Aphroditidae possède dans le prostomium deux types d'organes photorécepteurs respectivement d'origine ciliaire et à microvillosités rhabdomériques (Holborow et Laverack, 1972).

Les taches oculaires segmentaires de *Dasychone*, comme chez les Ophelidae, apparaissent après la métamorphose. Chez ce Sabellidae, elles sont visibles sur un jeune de 12 jours, au moment où il cherche à se fixer au substrat. Nos recherches ont montré que ces taches oculaires sont, chez l'adulte, de type rhabdomérique mais avec des cils rudimentaires sans relation morphologique visible avec les microvillosités photoréceptrices.

Les derniers organes photorécepteurs qui se forment sont les taches oculaires du panache, chez des jeunes de 1 à 2 mm. Leurs organites photosensibles sont formés de nombreux cils modifiés.

Ces trois catégories d'organes photorécepteurs, prostomiaux, segmentaires et du panache, apparaissent donc successivement sur des structures morphologiques acquises au cours du développement, le prostomium correspondant à une partie larvaire de l'animal, le panache caractérisant l'animal juvénile et adulte.

Notons que, chez les Sabellidae, il n'y a pas d'yeux prostomiaux larvaires provisoires qui, chez certains Néréidiens, apparaissent chez la jeune métatrophore pour disparaître lors de la métamorphose (Blake, 1975).

Les structures photoréceptrices des taches oculaires des Sabellidae, dont nous avons suivi la régénération (Dragesco-Kernéis, 1979), sont des cils modifiés en sacs aplatis dans lesquels les microtubules se prolongent plus ou moins profondément, comme dans tous les autres photorécepteurs de type ciliaire. Le cil a vraisemblablement un rôle inducteur et participe morphologiquement (par sa gaine ciliaire) à l'élaboration des structures photosensibles.

Dans le cas des taches segmentaires, la présence d'un cil rudimentaire à la base des microvillosités peut laisser soupçonner son intervention inductrice lors de la différenciation de la tache oculaire chez le jeune, bien que les microvillosités naissent à partir de la membrane plasmique de la cellule. Le rôle inducteur du cil serait, selon Vanfleteren et Coomans (1976) plus fréquent qu'on ne le croit : l'élaboration de nombreuses structures photoréceptrices serait induite par une formation ciliaire persistante dans le type ciliaire et en involution plus ou moins marquée dans le type rhabdomérique. Cette hypothèse, bien illustrée chez les Sabellidae, nous paraît très valable.

Déjà, à propos de la présence inconstante de cils dans les organes photorécepteurs d'Annélides, Röhlich *et al.* (1970, p. 355) écrivaient : « It is possible that the transformed cilia are not necessary so much for photoreception than for a certain induction of the morphogenesis of the receptor structure ».

L'intervention du système cinétosome-cil a lieu également lors de l'organisation d'autres structures sensorielles. Certaines informations biochimiques (Atema, 1973) tendent à prouver que l'appareil microtubulaire des cellules sensorielles joue un rôle actif dans la réception et la transmission des informations sensorielles.

Certaines observations concernant le développement d'organes photorécepteurs de type rhabdomérique renforcent l'hypothèse d'une induction ciliaire : au cours de la différenciation du rhabdome, un ou deux centrioles apparaissent, projetant *temporairement* des microtubules dans les microvillosités, prouvant une participation active, même si elle est de courte durée, dans la différenciation des structures photoréceptrices chez certains Arthropodes (Juberthie et Munoz-Cuevas, 1973; Such, 1975).

La courte durée de l'induction ciliaire (48 h), précisée par Muñoz-Cuevas (1978), dans la différenciation du rhabdome d'un Opilion, expliquerait que cette brève induction puisse échapper à l'observateur.

De même, la présence de vestiges ciliaires dans les ocelles prostomiaux de nombreux Polychètes pourrait s'expliquer par leur rôle inducteur.

Compte tenu de ce qui a été observé dans d'autres familles, l'hypothèse selon laquelle les deux types de photorécepteurs, ciliaire et rhabdomérique, auraient coexisté chez les formes ancestrales des Polychètes, nous paraît vraisemblable. Le type rhabdomérique serait devenu le type dominant chez les représentants actuels tandis que le type ciliaire aurait plus ou moins avorté, réapparaissant parfois au cours de l'histoire de la classe, comme sur le panache des Sabellidae (ce sont certaines des exceptions à la théorie de Eakin).

Sans se rallier à l'hypothèse émise par Salvini-Plawen et Mayr

(1977) d'une origine polyphylétique des structures photosensibles dans les organes photorécepteurs des Annélides et, d'une manière générale, des Métazoaires, on peut penser qu'il existe une certaine parenté entre les deux types de photorécepteurs qui se traduirait par une induction ciliaire potentiellement présente chez certains représentants de la lignée rhabdomérique. Ainsi, les différences entre les deux lignées d'organes photorécepteurs distinguées par Eakin n'apparaissent plus aussi tranchées actuellement.

Dans un autre ordre d'idées, s'il est à peu près certain que, chez tous les Sabelliformes, les taches oculaires du panache sont sensibles à des abaissements de lumière (Andrews, 1891; Hesse, 1899; Hargitt, 1906, 1909, 1912; Rullier, 1948; Nicol, 1950; Srinivasagam, 1961, 1962), aucun travail n'a été réalisé sur la réponse des taches oculiformes segmentaires à divers stimulus lumineux. Cette étude serait intéressante à aborder par quelques expériences simples de phototaxie ou par des techniques électrophysiologiques.

Summary

Segmental eyespots are studied in two species of *Dasgchone*. Grouped around a common lens, photoreceptor organelles are represented by microvilli which are formed from the plasmic membrane of two or three sensory cells, near one or two centrioles. The rhabdomeric photoreceptors are different from the ciliary ones which occur on the crown of these Annelids.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ÅKESSON, B., 1958. — A study of the nervous system of the Sipunculoidae with some remarks on the development of the two species *Phascolion strombi* Montagu and *Goldfingia minuta* Keferstein. *Undersökn. Översund.*, 38, pp. 1-249.
- ANDREWS, E.A., 1891. — Compound eyes of Polychaetous Annelids. *J. Morph.*, V, pp. 271-300.
- ATEMA, J., 1973. — Microtubule theory of sensory transduction. *J. theor. Biol.*, 38, pp. 181-190.
- BLAKE, J.A., 1975. — The larval development of Polychaeta from the Northern California Coast. III. Eighteen species of Errantia. *Ophelia*, 14, pp. 23-84.
- BOCQUET, M., 1976. — Ultrastructure de l'organe photorécepteur d'*Autolytus pictus* (Annélide Polychète). Etude chez la souche, le stolon parvenu à maturité sexuelle et la tête régénérée. *J. Microsc. Biol. Cell.*, 25, 1, pp. 61-66.
- BOCQUET, M., 1977. — Etude ultrastructurale de l'organe photorécepteur d'*Odonotosyllis ctenostoma* S/F : Eusyllinae (Annélide Polychète). *J. Ultrastruct. Res.*, 58, pp. 210-217.
- BOCQUET, M. et DHAINAUT-COURTOIS, N., 1973. — Structure fine de l'organe photorécepteur des Syllidae. I. Etude chez la souche et le stolon parvenu à maturité sexuelle. II. Développement de l'oeil du stolon. *J. Microsc.*, 18, pp. 207-230 et 231-246.
- BRANDENBURGER, J.L. and EAKIN, R.M., 1970. — Pathway of incorporation of vitamin A₃H₂ into photoreceptors of a snail *Helix aspersa*. *Vis. Res.*, 10, pp. 639-653.
- CHATIN, J., 1878. — Recherches pour servir à l'histoire du bâtonnet optique chez les Crustacés et les Vers. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, série 6, VII, pp. 1-36.
- DHAINAUT-COUHTOIS, N., 1965. — Sur la présence d'un organe photorécepteur dans le cerveau de *Nereis pelagica* L. (Annélide Polychète). *C.R. Acad. Sc., Paris*, 261, pp. 1085-1088.