

# PHOTOTAXI E CHEZ *DASYCHONE LUCULLANA* (DELLE CHIAJE)

par

**Armelle Dragesco-Kernéis**

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

## Résumé

Chez *Dasychone lucullana*, les taches oculaires segmentaires, et peut-être aussi les ocelles prostomiaux, sont responsables des réactions phototactiques négatives de cette espèce. Une relation possible entre la structure, de type rhabdomérique, de ces photorécepteurs et leur réponse à certains stimuli lumineux est évoquée.

## Introduction

Chez *Dasychone lucullana*, comme chez *Dasychone bombyx*, des taches oculaires apparaissent successivement, au cours du développement et de la croissance : sur le prostomium, sur les métamères et sur le panache.

Les caractéristiques ultrastructurales de deux d'entre elles sont connues : les taches oculaires du panache sont de type ciliaire (Kernéis, 1968 b; Dragesco-Kernéis, 1980). Certains auteurs ont évoqué une relation possible entre la structure ciliaire ou rhabdomérique des photorécepteurs et la nature de leur réponse à divers stimulus lumineux, dans certains groupes d'Invertébrés, notamment chez les Lamellibranches (Land, 1968) : ainsi la réponse « off » est généralement donnée par les organes photorécepteurs ciliaires et la réponse « on » par les photorécepteurs rhabdomériques.

Chez les Sabellidae, on connaît la sensibilité aux ombres portées (réaction « off ») de nombreux d'entre eux qui se traduit par un rapide retrait de l'animal dans son tube (Andrews, 1891; Hesse, 1899; Hargill, 1906, 1909, 1912; Rallier, 1948; Nicol, 1950; Srinivasagam, 1961, 1962). Cette sensibilité semble, pour une grande part, liée à l'existence de taches oculaires (de type ciliaire) sur le panache. Dans cette famille de Polychètes, la photosensibilité des autres organes photorécepteurs étant mal connue, jusqu'à ce jour, nous nous proposons d'étudier ici quelques réactions phototactiques de

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

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

*Dasychone lucullana*, à différents stades de son cycle : larves, trochophores, jeunes métamorphosés et adultes.

### Matériel et techniques

*Dasychone lucullana* a été récoltée dans le chenal de l'Ile Verte à Roscoff. Très abondante sur les Cystoseires, cette espèce représente un matériel de choix pour l'expérimentation, de préférence à *Dasychone bombyx*, plus sporadique.

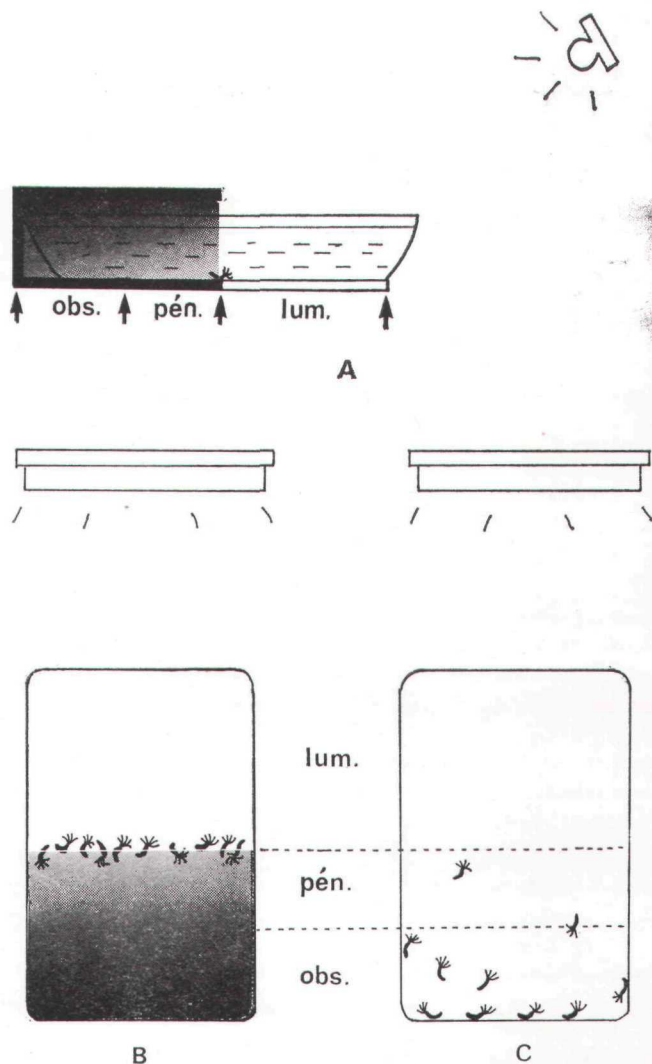


FIG. 1

Dispositif d'étude des réactions phototactiques de *Dasychone lucullana*.  
 A : installation, vue de profil. B : installation, vue en plan; le carton recouvrant la zone obscure a été enlevé pour montrer la position de départ des sujets expérimentaux. C : exemple de relevé représentant la position des individus dans les différentes zones de lumière, de pénombre, ou d'obscurité, au bout d'un temps donné.

Les observations ont été faites sur des animaux placés dans une cuvette remplie d'eau à température constante. La cuvette rectangulaire transparente, de 30 X 20 cm environ, est posée sur un fond dont une moitié est blanche et l'autre noire (Fig. 1 A). La partie blanche est, de plus, éclairée par une lampe au néon de 20 watts, placée à une vingtaine de centimètres. La partie noire est recouverte d'un carton noir qui obscurcit également les côtés de la cuvette. Ainsi est réalisé un gradient de luminosité le long de la cuvette, trois zones pouvant être distinguées : zone de lumière, zone de pénombre, zone d'obscurité.

Les animaux placés à la limite des deux zones, claire et sombre (Fig. 1 B) sont observés à intervalles réguliers et leur emplacement dans les différentes zones de la cuvette est relevé en fonction du temps (Fig. 1 C).

## RÉSULTATS

### I. Apparition des taches oculaires au cours du développement

Les principales étapes du développement embryonnaire et post-embryonnaire de *Dasychone lucullana* (dont les premières descriptions datent de Claparède et Mecznikow (1868) et de Roule (1885)) ont été suivies afin de situer dans le temps l'apparition des trois sortes de taches oculaires (Fig. 2 et 3).

Les œufs qui, enrobés de mucus et collés les uns aux autres, forment un anneau autour du tube parental (Fig. 2 A), subissent une segmentation et une gastrulation rapides et donnent naissance à des trochophores sphériques au bout de 24 heures (Fig. 2 B et C).

La larve, âgée de deux jours, un peu allongée et encore enfermée dans l'enveloppe de l'œuf, porte deux yeux rouges prostomiaux et quelques cils sensoriels à l'avant du prostomium. Libérée artificiellement de son enveloppe, elle est capable de ramper grâce à une bande médioventrale ciliée.

Sur une larve de quatre jours, les yeux prostomiaux se sont agrandis, se fusionnant avec une paire d'yeux supplémentaires qui ont apparu. C'est à ce stade que la larve perce son enveloppe et se libère. Elle possède alors deux segments sétigères et nage à l'aide de sa prototroque ou rampe sur la face ventrale (Fig. 2 D).

La métamorphose semble s'étaler sur trois jours, entre le sixième et le neuvième jours après la ponte (Fig. 2 E et F). Elle est caractérisée essentiellement par la disparition des cils de la prototroque et le bourgeonnement des filaments du panache (Fig. 2 E). En fin de métamorphose, la plupart des tissus larvaires sont histolysés, désagregés et rejetés par des cellules ciliées situées sur deux bourrelets antérieurs ventraux (Fig. 2 F).

L'apparition des premières taches oculaires segmentaires sur l'avant-dernier métanère, a généralement lieu après la métamorphose, au moment où le ver se fixe définitivement au substrat et

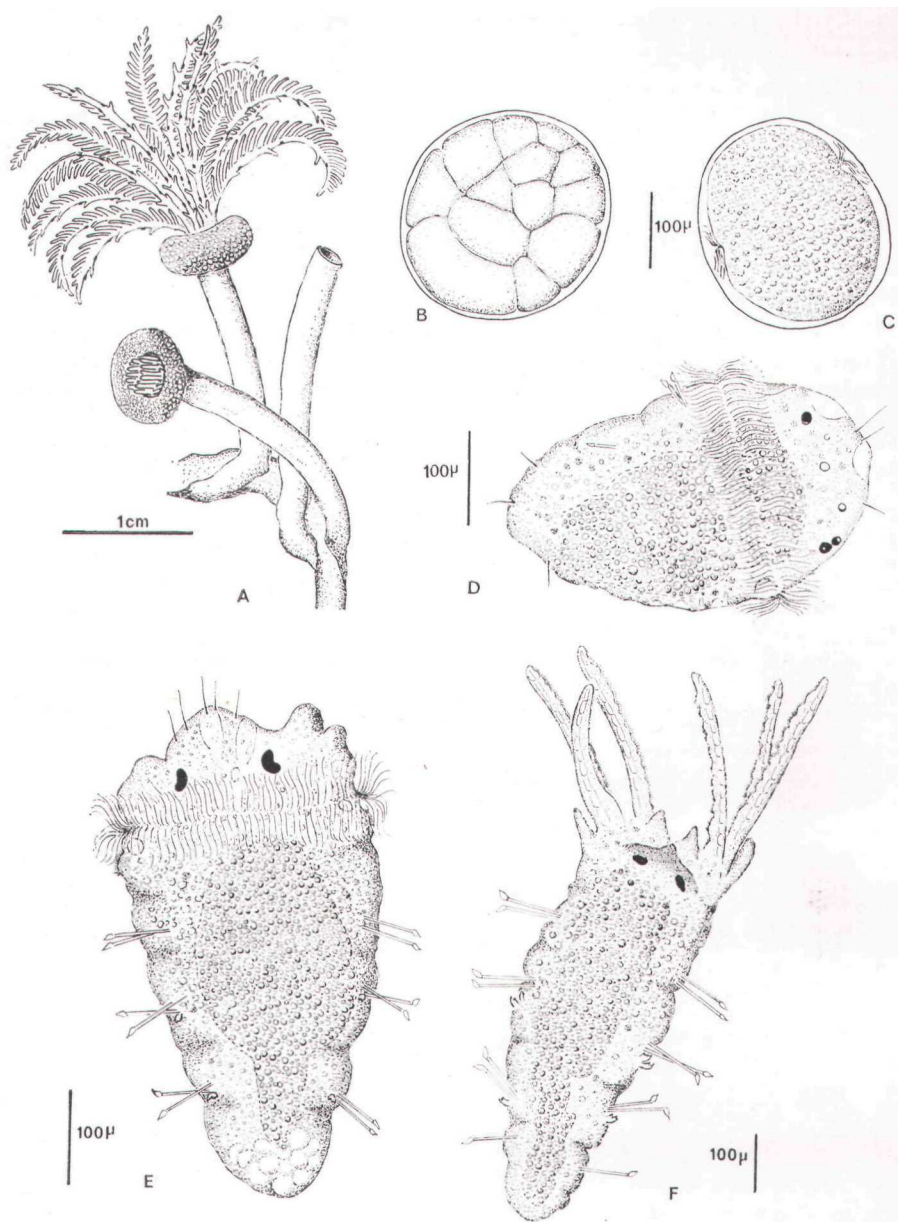


FIG. 2

*Dasychone lucullana*

A : adultes, avec un anneau muqueux à l'entrée de leur tube, contenant des œufs; B : œuf en division (12 heures); C : jeune trochophore encore dans l'enveloppe de l'œuf (36 heures); D : trochophore à deux segments sétigères et yeux prostomiaux (4 jours); E : début de la métamorphose; trochophore de 7 jours, à 7 segments sétigères; on aperçoit les bourgeons tentaculaires; F : fin de la métamorphose : le jeune a perdu sa prototroque; son panache comprend déjà plusieurs filaments ciliés (8 jours).

sécrète son tube (flèches, Fig. 3 A). Mais nous avons parfois vu des larves de six jours à trois sétigères, se fixer et sécréter un tube transparent à l'intérieur duquel elles achèvent leur métamorphose.

Les taches segmentaires continuent **de se former de L'arrière** vers l'avant, tandis que les filaments **du** panache grandissent et deviennent plus **nombreux**. **A 17** jours, un jeune mesure environ 1,5 mm **et** possède six segments sétigères dont trois sont pourvus de taches oculaires latérales (Fig. 3 B).

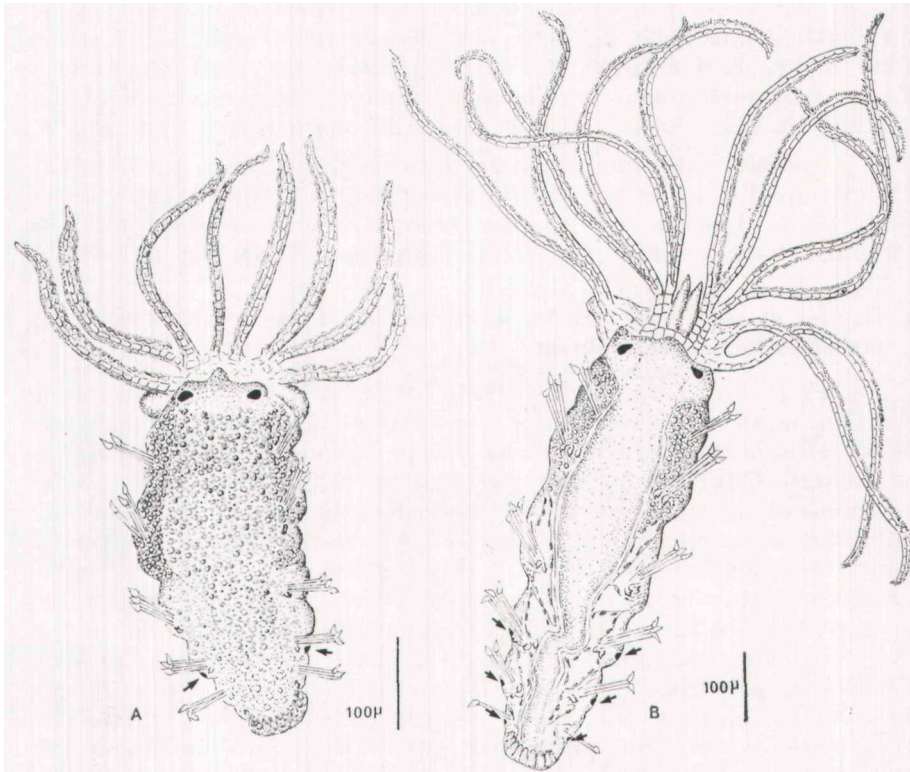


Fig. 3  
*Dasychone lucullana*

A : jeune à 5 métamères sétigères; les premières taches oculaires **segmentaires** apparaissent sur l'**avant-dernier métamère (flèche)**. B : jeune à 6 métanères **sétigères**; deux paires de taches oculaires segmentaires sont déjà formées; une troisième est en **formation**. On voit nettement le tube digestif par transparence et les cavités coelomiques qui **se** sont creusées dans les métanères postérieurs aux **segments** larvaires encore chargés **de** réserves nutritives.

Il faut attendre beaucoup plus **longtemps**, six semaines environ, **pour** que les taches oculaires apparaissent sur les filaments du **panache**.

L'**apparition** des taches oculaires segmentaires, chez *Datychone lucullana*, est beaucoup plus précoce que chez d'autres Polychètes à yeux segmentaires comme les Ophelidae : chez *Armandia cirrosa*, elles **apparaissent** chez des jeunes de **23 à 24** sétigères, âgés de deux mois **et** demi (Guérin, 1972) **et** chez *Polyophthalmus pictus* sur une larve de **12** sétigères, mais encore pourvue de sa **prototroque** (Guérin, 1971). De même, chez *Armandia brevis*, Hermans (1969) signale l'apparition de ces taches sur un jeune de **26** segments **et** long de **3** mm.

## II. Les réactions phototactiques

### a) Photosensibilité **des** jeunes trochophores pourvus **d'yeux** prostomiaux

Nous avons placé de jeunes trochophores de *D. lucullana*, venant d'éclore et pourvus seulement d'yeux prostomiaux (Fig. 2 D), au centre d'une boîte de Pétri partagée en deux moitiés : l'une, à fond blanc, était éclairée et l'autre, à fond noir, était obscurcie à l'aide d'un carton noir. Au bout de quelques heures, les 4/5<sup>e</sup> des trochophores se trouvaient dans la partie obscure.

Il semble donc que, chez *D. lucullana*, les yeux prostomiaux interviennent dans le phototactisme négatif de la larve. Cette sensibilité à la lumière lui permet sans doute de choisir un lieu ombragé correspondant au biotope convenant le mieux à l'espèce.

### b) Fixation et photosensibilité **des** jeunes pourvus **d'yeux** prostomiaux et **des** premières taches **segmentaires**

Chez *D. lucullana*, où la métamorphose précède généralement la fixation, la sécrétion du tube a lieu environ 12 jours après la ponte et correspond approximativement à l'apparition des taches oculaires segmentaires (Fig. 3 A). Celles-ci pourraient avoir un rôle photo-récepteur dans les moments qui précèdent la sécrétion du tube ou au début de la formation de celui-ci, à travers sa paroi muqueuse encore transparente. En effet, très rapidement, le tube est englué de fines particules de vase qui l'opacifient. Dans ce cas, s'il est prouvé que les taches oculaires segmentaires ont un rôle photo-récepteur, elles ne pourraient exercer cette fonction que lorsque l'Annélide, perturbée d'une manière ou d'une autre, serait obligée de quitter son tube pour aller ailleurs en sécréter un autre. Des expériences simples de phototaxie, plus facilement réalisables sur des adultes que sur des jeunes, étaient donc nécessaires pour mettre en évidence leur éventuelle photosensibilité.

### c) Photosensibilité **des** adultes, **pourvus de taches** segmentaires et amputés ou non **de leur** panache

Nous avons observé la photosensibilité d'adultes pourvus de taches segmentaires et pourvus ou non de leur panache. L'ablation de celui-ci se fait très facilement, par simple pression à la base de la couronne des filaments. Par contre, la suppression des yeux prostomiaux, enfouis dans les tissus cervicaux, est impossible et leur rôle éventuel dans les réactions phototactiques est à envisager.

L'expérience consiste à placer, par lots de 10 (nombre maximal pour que les animaux ne se gênent pas) des *Dasychone lucullana*, fraîchement sortis de leurs tubes, à la limite des deux zones claire et sombre (Fig. 1 B). Au bout de 5 à 10 minutes, on note l'implacement des individus dans les différentes zones de la cuvette sur un schéma dessiné à l'échelle (exemple de relevé : Fig. 1 C). Le même relevé est répété 1/2 heure et 2 heures après environ. Durant ces opérations, on vérifie que la température de l'eau ne s'est pas élevée du côté de la lampe au néon. Dix expériences successives ont

été réalisées sur des lots différents de 10 échantillons ce qui porte à **100** le nombre total des individus expérimentaux.

En même temps, 100 échantillons de *Dasychone lucullana*, privés de leur panache, sont soumis à la même expérience.

Les résultats obtenus ont été représentés sur le tableau 1 et par histogrammes sur la figure 4.

TABLEAU 1  
Réponses phototactiques de *Dasychone lucullana*.

N° des lots	Temps	Animaux entiers			Animaux privés de leur panache		
		Lumière	Pénombre	Obscurité	Lumière	Pénombre	Obscurité
1	10'	1	3	6	0	2	3
2	5'	3	5	2	1	6	3
3	5'	1	6	3	1	7	2
4	5'	3	2	5	3	2	5
5	10'	2	3	5	0	5	5
6	5'	1	8	1	6	4	0
7	5'	1	4	5	5	4	1
8	5'	0	6	4	2	6	2
9	10'	1	7	2	0	6	4
10	10'	2	3	5	0	8	2
Total		15	47	38/100	18	50	32/100
1	30'	0	2	8	0	3	7
2	30'	0	3	7	0	5	5
3	30'	0	2	8	1	4	5
4	30'	0	3	7	2	2	6
5	30'	2	3	5	0	3	7
6	30'	0	3	7	2	3	5
7	30'	0	2	8	0	5	5
8	30'	0	0	10	0	3	7
9	30'	1	4	5	0	3	7
10	30'	0	3	7	0	3	7
Total		3	25	72/100	5	34	61/100
1	2 h	0	1	9	0	1	9
2	2 h	0	1	9	0	1	9
3	2 h	0	1	9	0	4	6
4	1 h 30	0	1	9	0	4	6
5	2 h	0	4	6	0	1	9
6	1 h 30	1	3	6	0	3	7
7	2 h	0	1	9	0	0	10
8	2 h	0	0	10	0	0	10
9	2 h	0	3	7	0	1	9
10	2 h	0	1	9	0	2	8
Total		1	16	83/100	0	17	83/100

Nombre d'individus observés dans les différentes zones de lumière, de pénombre et d'obscurité, en fonction du temps.

La lecture de ces histogrammes permet de constater que :

1) Tous les individus, qu'ils soient entiers ou dépourvus de leur panache, sont phototactiques négatifs. Au bout de deux heures, 83 p. **100** d'entre eux, dans les deux cas, se trouvent dans la zone d'obscurité.



2) La réponse des animaux pourvus de leur panache est un peu plus rapide (72 p. 100 dans la zone d'obscurité au bout de 30 mn) que celle de ceux qui sont amputés de leur panache (61 p. 100 dans la zone d'obscurité au bout de 30 mn).

A partir de ces résultats, on peut conclure que les taches oculaires segmentaires de *Dasychone lucullana* sont les organes photorécepteurs qui permettent aux adultes de se diriger vers la

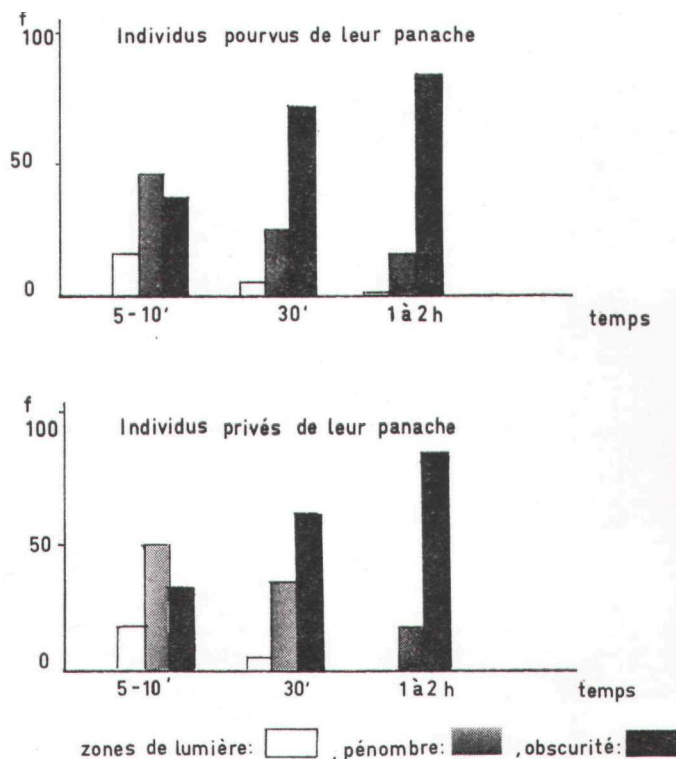


Fig. 4

Histogrammes des réponses phototactiques de *Dasychone lucullana*.

Répartition des individus dans les zones de lumière, de pénombre et d'obscurité en fonction du temps.

zone d'éclairement minimal. Le léger retard enregistré chez les individus amputés de leur panache par rapport aux animaux entiers, peut être attribué au traumatisme causé à l'animal lors de l'ablation du panache. Il est possible, quoique peu probable, que les taches oculaires du panache interviennent, pour une part, dans les réactions phototactiques. Les taches oculaires du panache sont, en effet, plutôt sensibles aux abaissements brusques de l'intensité lumineuse et aux ombres portées. Enfin, le rôle des yeux prostomiaux dont l'ablation sélective n'a pu être pratiquée, n'est pas à négliger.

Afin d'éliminer, dans ces expériences, l'intervention éventuelle d'une photosensibilité générale extraoculaire, des essais de cautérisation des taches segmentaires ont été tentés. Aucun résultat satisfaisant n'a pu être obtenu,



du fait des difficultés techniques rencontrées pour brûler avec précision une quarantaine de taches oculaires sans léser le corps d'un animal de 1 à 2 centimètres.

## DISCUSSION

La fonction photoréceptrice des différentes taches oculaires présentes sur le prostomium, les métamères et le panache de *Dasychone lucullana* s'exerce à différentes périodes de la vie de l'animal.

La larve trochophore, dès l'éclosion, est pourvue d'yeux prostomiaux et, par phototactisme négatif, s'oriente vers des zones peu éclairées.

La métamorphose a lieu et, alors que les premières taches segmentaires apparaissent, le jeune sécrète un tube et devient sédentaire. Le tube, formé de mucus durci transparent, est bientôt **recouvert** de vase fine et s'opacifie peu à peu tandis que de nouvelles taches oculaires se différencient sur tous les métamères de l'animal. Apparemment, ces nouvelles taches oculaires ne peuvent, dans les conditions normales de vie de *Dasychone*, exercer leur fonction **puisque** l'animal **vit** le corps caché en permanence dans son tube. Mais, ainsi que nous l'avons montré expérimentalement, si le jeune ou l'adulte est accidentellement expulsé de son tube, ces organes **photorécepteurs** segmentaires lui permettent de s'établir à nouveau rapidement dans une zone peu éclairée.

Chez *Branchiomma vesiculosum* où la métamorphose succède à la fixation des larves, Wilson (1936) observe que les larves passent **un** temps variable à ramper sur le substrat avant de trouver les **conditions** optimales à leur fixation.

Les différences de **comportement** de ces deux espèces voisines pourraient s'expliquer comme suit : les œufs de *Branchiomma vesiculosum* sont pondus en pleine eau hors du tube des adultes. Ils sont entraînés au gré des courants et les larves qui éclosent mènent une vie pélagique, de courte durée, mais suffisante pour les écarter de l'endroit idéal pour leur fixation; avant que n'ait lieu la métamorphose qui les rendra sédentaires, les larves restent, un certain temps, capables de nager et de ramper sur le substrat pour choisir celui qui leur conviendra le mieux.

Il semble, d'ailleurs, que la granulométrie du substrat soit le facteur sélectif, le gravier ensablé des herbiers étant peuplé de fortes concentrations de cette espèce. Une luminosité assez forte semble, également, être un facteur favorable au développement de *Branchiomma*.

Au contraire, les adultes de *Dasychone lucullana* se rencontrent en abondance sur les ramifications peu éclairées et touffues d'algues comme les Cystoseires. Cette prédilection pour les zones peu éclairées est encore plus nette chez *D. bombyx* trouvés en grande quantité sous les surplombs de grottes, très souvent collés aux Ascidies qui les tapissent.

Ici, les larves sécrètent leur tube presque toujours après la métamorphose, aussitôt qu'elles ont touché le fond mais le risque est, pour elles, moins grand d'être entraînées loin de leur biotope que chez *Branchiomma vesiculosum* : une partie de leur développement se passe sur les lieux mêmes de la ponte, dans l'anneau de mucus situé sur le tube parental; de plus, dès leur éclosion, les larves peuvent éventuellement, grâce à leur bande ventrale ciliée, effectuer quelques faibles déplacements selon leur phototactisme négatif. Les courants, enfin, sont faibles, dans le milieu protégé où poussent ces algues.

On peut également penser que les taches oculaires segmentaires sont des vestiges de formations photoréceptrices qui, au début de l'évolution de cette espèce — à mode de vie errante ? —, auraient joué un rôle plus important puis se seraient maintenues lorsque l'espèce adoptait un mode de vie sédentaire.

Les taches oculaires du panache apparaissent les dernières chez le jeune *Dasychone* et sont les seules à recevoir les rayons lumineux, au cours de la vie de l'animal adulte, lorsque celui-ci laisse **émerger** son panache hors du tube afin de filtrer les particules en suspension nécessaires à son alimentation. Nous avons pu remarquer que ces taches oculaires sont sensibles aux ombres portées provoquant le retrait de l'animal dans son tube. La réponse n'est, toutefois, pas aussi nette et rapide que chez *Branchiomma vesiculosum*.

Chez les Sabellidae, les yeux prostomiaux et segmentaires appartenant au type rhabdomérique (Kernéis, 1968b; Ermak et Eakin, 1976) et les taches oculaires du panache du type ciliaire (Kernéis, 1968 a, 1971, 1975) ont une sensibilité différente vis-à-vis des stimulus lumineux ainsi que cela a déjà été observé par différents auteurs chez d'autres espèces.

Les recherches électrophysiologiques modernes ont permis de définir deux types principaux de réponses des organes photorécepteurs.

En recueillant avec de fines électrodes les différences de potentiel qui prennent naissance dans les organes photorécepteurs sous l'influence d'un éclaircissement et en les amplifiant par les techniques électroniques courantes, on peut mettre en évidence, suivant les cellules visuelles où l'on recueille le potentiel, deux types principaux de réponses : le type « on » où la réponse est constituée de décharges répétées qui se produisent tant que dure l'éclaircissement et s'arrêtent quand la lumière s'éteint; le type « off » où il n'y a aucune réponse pendant l'éclaircissement et où l'arrêt de la lumière engendre une suite de réponses qui peu à peu se ralentit et s'arrête. Il peut exister un troisième type « on-off » où la réponse ne se manifeste qu'au début de l'éclaircissement et à son extinction (Le Grand, 1967).

Deux types de réponses ont été observées dans l'œil de *Pecten* qui comprend deux rétines, l'une proximale rhabdomérique, l'autre distale d'origine ciliaire (Barber *et al.*, 1967). Les réponses électrophysiologiques de chacune de ces rétines dépendent de l'ultrastructure des cellules qui les constituent (Land, 1968). Ainsi, les fibres de la rétine rhabdomérique de *Pecten* donnent une réponse « on » qui indique une sensibilité à la lumière, liée à des mouvements d'orientation vis-à-vis de celle-ci (le phototactisme est généralement négatif plutôt que positif). Au contraire, les cellules

sensorielles de type ciliaire de la rétine distale donnent une réponse « off ». De même, les yeux de type ciliaire des siphons de *Cardium edule* (Barber et Land, 1967) et les cellules ciliaires des yeux dorsaux d'*Onchidium verruculatum* (Yanase et Sakamoto, 1965) sont sensibles à un abaissement de lumière ou à une ombre portée. En dépit de l'exception représentée par *Salpa democratica* dont les yeux de type rhabdomérique donnent une réponse « off » (Gorman *et al.*, 1971), il est vraisemblable que des enregistrements d'électrorétinogrammes donneraient des réponses « off » pour les taches oculaires du panache et des réponses « on » pour les taches oculaires segmentaires et les yeux prostomiaux de Sabellidae.

### Summary

In *Dasychone lucullana*, segmental eyespots and perhaps also prostomial ocelli, are responsible for this species' negative phototactic reactions. A possible relationship between the rhabdomeric structure of these photoreceptors and their response to some photic stimuli is discussed.

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ANDREWS, E.A., 1891. — Compound eyes Annelids. *J. Morph.*, V, pp. 271-300.
- BARBER, V.C., EVANS, E.M. and LAND, M.F., 1967. — The fine structure of the eye of the mollusc *Pecten maximus*. *Z. Zellforsch.*, 76, pp. 295-312.
- CLAPARÈDE, E. und MECZKOW, E., 1868. — Entwicklungsfeschichte der Chaetopoden. *Zeit. Wiss. Zool.*, Bd. XIX, pp. 163-205.
- DRAGESCO-KERNÉIS, A., 1980. — Taches oculaires segmentaires chez *Dasychone* (Annélides Polychètes). Etude ultrastructurale. *Cah. Biol. Mar.*, 21, pp. 287-302.
- ERMAK, T.H. and EAKIN, N.M., 1976. — Fine structure of the cerebral and pygidial ocelli in *Chone ecaudata* (Polychaeta : Sabellidae). *J. ultrastruct. Res.*, 54, pp. 243-260.
- GORMAN, A.L.F., REYNOLDS, J.S. Mc and BARNES, S.N., 1971. — Photoreceptors in primitive Chordates : fine structure, hyperpolarizing receptor potentials and evolution. *Science*, 172, pp. 1052-1054.
- (GUÉRIN, J.P., 1971. — Modalités d'élevage et description des stades larvaires de *Polyophthalmus pictus* Du jardin (Annélide Polychète). *Vie Milieu*, 22 IA, pp. 143-152.
- GUÉRIN, J.P., 1972. — Le développement larvaire d'*Armandia cirrosa* Filippi (Annélide Polychète). *Tethys*, 4, pp. 963-974.
- HARGITT, C.W., 1906. — Experiments on the behaviour of tubicolous annelids. *J. exp. Zool.*, 3, pp. 295-320.
- HARGITT, C.W., 1909. — Further observations on the behaviour of tubicolous annelids. *J. exp. Zool.*, 7, pp. 157-187.
- HARGITT, C.W., 1912. — Observations on the behaviour of tubicolous annelids. *Biol. Bull.*, 22, pp. 67-94.
- HERMANS, C.O., 1969. — Fine structure of the segmental ocelli of *Armandia brevis* (Polychaeta : Ophelidae). *Z. Zellforsch.*, 96, pp. 361-371.
- HESSE R., 1899. — Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. V. Die Augen polychäten Anneliden. *Z. wiss. Zool.*, 65, pp. 446-516.
- KERNÉIS, A., 1968 a. — Nouvelles données histochimiques et ultrastructurales sur les photorécepteurs « branchiaux » de *Dasychone bombyx* (Dalyell) (Annélide Polychète). *Z. Zellforsch.*, 86, pp. 280-292.
- KERNÉIS, A., 1968 b. — Ultrastructure de photorécepteurs de *Dasychone* (Annélides Polychètes Sabellidae). *J. Microscopic*, 7, p. 40 a.

- KERNÉIS, A., 1971. — Etudes histologique et ultrastructurale des organes photorécepteurs de *Potamilla reniformis* (O.F. Müller), Annélide Polychète. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 273, pp. 372-375.
- KERNÉIS, A., 1975. — Etude comparée d'organes photorécepteurs de Sabellidae (Annélides Polychètes). *J. Ultrastruct. Res.*, 53, pp. 164-179.
- LAND, M.F., 1968. — Functional aspects of the optical and retinal organization of the mollusc eye. *Symp. Zool. Soc. London*, 23, pp. 75-96.
- LE GRAND, v., 1967. — Lumière et vie animale. *La Science vivante*, P.U.F., 164 pp.
- NICOL, J.A.C., 1950. — Responses of *Branchiomma vesiculomm* (Montagu) to photic stimulation. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 29, pp. 303-320.
- ROULE, L., 1885. — Esquisse du développement de la *Dasychone lucullana* D. Ch. *ReD. Sci. nat. Marseille*, 3. sér. 4, pp. 463-470.
- RULLIER, F., 1948. — La vision et l'habitude chez *Mercierella enigmatica*. *Lal'. Dinard*, fasc. 30, pp. 21-27.
- SRINIVASAGAM, T., 1961. — Reaction to shadow in *Dasychone cingulata* Grabe. *Curr. Sci. India*, 30 (5), p. 96.
- SRINIVASAGAM, T., 1962. — Effect of light on the orientation and movement in *Dasychone cingulata* Grube. *Proc. Ind. Acad. Sci.*, B, 56 (3), pp. 169-173.
- WILSON, D.P., 1936. — The development of *Branchiomma vesiculosum*. *Quart. J. micr. Sci.*, 78, pp. 543-602.
- YANASE, T. and SAKAMOTO, S., 1965. — Fine structure of the visual cells of the dorsal eye in Molluscan *Onchidium verruculatum*. *S. Zool. May. Tokyo*, 74, pp. 234-242.