

**ÉLECTRORÉCEPTEURS LARVAIRES DANS L'ÉPIDERME
DES ALEVINS DE *CAMPYLOMORMYRUS CASSAICUS*
ET DE *POLLIMYRUS ISIDORI*
(MORMYRIDAE, OSTEOGLOSSOMORPHA)**

par

Mourad BENSOUILAH⁽¹⁾, Ritva ROESLER⁽²⁾, Christian SCHUGARDT⁽²⁾,
Frank KIRSCHBAUM⁽²⁾ & Jean-Pierre DENIZOT⁽¹⁾

RÉSUMÉ. Les électrorécepteurs présents dans l'épiderme de la tête des alevins de 10 et 12 jours de deux espèces de Mormyridae, *Campylomormyrus cassaicus* (Poll, 1967) et *Pollimyrus isidori* (Valenciennes, 1846), ont été examinés. À ce stade de développement, l'épiderme contient, en plus des organes ampullaires et des knollenorganes présents chez les adultes, trois autres organes sensoriels: deux types d'organes tubéreux (organes de types A et B) et des promormyromastes. Chacun de ces trois types d'organes possède une seule cellule sensorielle qui présente des caractères typiques des cellules sensorielles d'électrorécepteurs. La cellule sensorielle du promormyromaste est entourée de plusieurs cellules accessoires. La partie apicale de la cellule sensorielle et des cellules accessoires débouche sur une cavité intra-épidermique. La base de la cellule sensorielle des deux types d'organes tubéreux repose sur une plate-forme de cellules accessoires et sa partie libre est isolée dans une cavité limitée par des cellules épidermiques qui émettent de longues microvillosités. Le bord libre de la cellule sensorielle porte aussi des microvillosités. Une fibre nerveuse afférente non myélinisée, après avoir traversé la membrane basale, se divise en de nombreux rameaux qui contactent la cellule sensorielle du promormyromaste et la base de celle de l'organe tubéreux de type B. En revanche, aucune terminaison nerveuse n'a été observée au contact des cellules sensorielles de l'organe tubéreux de type A. Lorsque l'organe électrique adulte devient fonctionnel le système électrique larvaire dégénère ainsi que les deux types d'organes tubéreux tandis que le promormyromaste se différencie en mormyromaste. Les Mormyridae possèdent donc un système électrique larvaire complet comprenant à la fois un organe électrique larvaire et plusieurs électrorécepteurs larvaires.

ABSTRACT. Larval electroreceptor organs in the epidermis of larvae of *Campylomormyrus cassaicus* and *Pollimyrus isidori* (Mormyridae, Osteoglossomorpha).

Electroreceptor organs were studied in the epidermis of the head of 10 and 12 days old larvae of mormyrid fishes, *Campylomormyrus cassaicus* (Poll, 1967) and *Pollimyrus isidori* (Valenciennes, 1846). In addition to the ampullary organs and knollenorgans typically present in the epidermis of the adult fish, three other sensory organs were found. These were two different types of tuberous organs (types A and B) and promormyromasts; all of which have the typical characteristics of electroreceptor organs. Each organ has a single sensory cell. The sensory cell of the promormyromast is surrounded by a number of accessory cells. The free apical area of the sensory cell and the accessory cells protrude into an intraepidermal cavity. The sensory cell of the two types of tuberous organs is isolated in a cavity lined by epidermal cells which have long microvilli. The outer margin of the sensory cell also bears many microvilli and its base sits on a platform of accessory cells. An unmyelinated nerve crosses through the accessory cells and contacts the sensory cell in the promormyromast and the type B tuberous organ. However, in the type A tuberous organ no synaptic buttons were found at the base of the

(1) U.N.R.S., Unité de Neurosciences Intégratives et Computationnelles, 91198 Gif-sur-Yvette Cedex, FRANCE.

(2) Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei, Müggelseedamm 310, 12587 Berlin, ALLEMAGNE.

sensory cell. When the larval electric organ disappears, both the types A and B tuberous organs degenerate and the promormyromast differentiates into the typical adult mormyromast. Mormyrids thus possess a complete larval electric system comprising both a larval electric organ and several types of larval electroreceptor organs which are specific to this stage.

Key words. Mormyridae - Larvae - Larval electroreceptor organs - Larval tuberous organs - Promormyromast.

C'est en soumettant expérimentalement des *Pollimyrus isidori* au régime des pluies tropicales que la reproduction et, par la suite, le développement en aquarium d'alevins ont pu être réalisés pour la première fois chez des Mormyridae (Kirschbaum, 1987). Chez ces alevins, Westby et Kirschbaum (1977) ont enregistré les premières manifestations d'un organe électrique larvaire. Elles sont dues à l'activité d'électrocytes issus de muscles profonds du tronc (Kirschbaum, 1977). Dans l'épiderme, le knollenorgane, utilisé lors de la communication intraspécifique des adultes se différencie avant les autres électrorécepteurs (Kirschbaum et Denizot, 1975). L'une des caractéristiques du knollenorgane de *P. isidori* est de présenter une seule cellule sensorielle par organe et il est difficile chez des alevins de 10 à 12 jours, même en réalisant des coupes sériées de 20 μ m d'épaisseur, de le différencier d'autres électrorécepteurs éventuels présentant également une seule cellule sensorielle. C'est la raison pour laquelle l'obtention d'alevins de *Campylomormyrus cassaiicus*, dont on savait que leurs knollenorganes avaient en moyenne trois cellules sensorielles, était une occasion d'examiner l'équipement en électrorécepteurs des alevins de 10 à 12 jours de cette espèce et de le comparer à celui de *P. isidori*.

Chez ces alevins, l'épiderme de la tête contient en plus du knollenorgane et de l'organe ampullaire deux types d'organes tubéreux et un promormyromaste. Lorsque l'organe électrique larvaire dégénère, les deux types d'organes tubéreux dégénèrent également et le promormyromaste se différencie en mormyromaste (Denizot *et al.*, 1998) alors que l'organe électrique adulte devient fonctionnel. Un système électrosensoriel larvaire est donc présent chez les alevins de Mormyridae.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

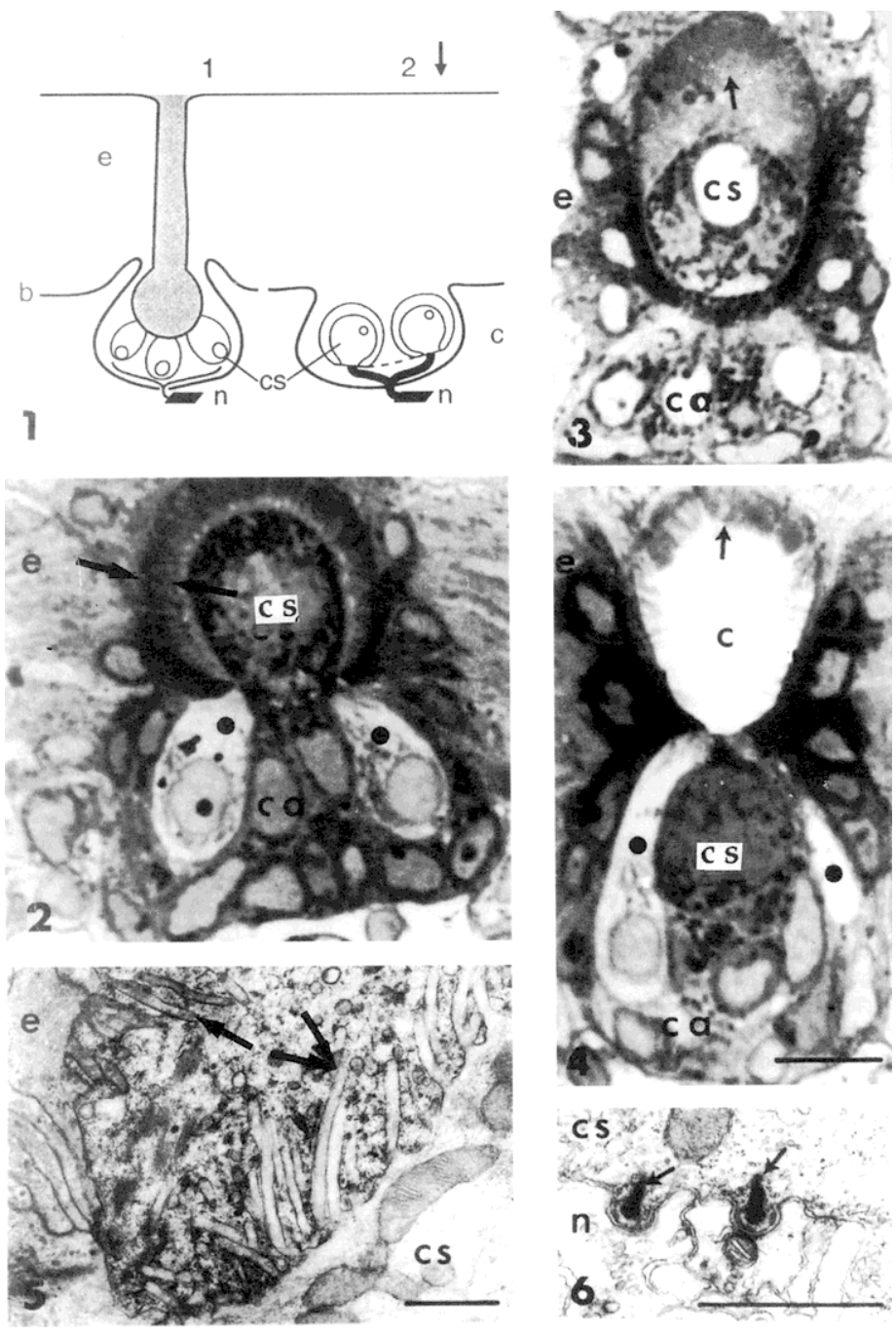
Des alevins de *Campylomormyrus cassaiicus* (Poll, 1967) et de *Pollimyrus isidori* (Valenciennes, 1846) de 10 et 12 jours ont été utilisés. Ils sont nés et ont été élevés en aquarium après qu'il eut été procédé à une baisse de la conductivité de l'eau et à une production artificielle des précipitations atmosphériques de la saison des pluies (Kirschbaum, 1987). Après avoir été endormis par une dose létale de MS222 (Sandoz) puis fixés durant une heure dans une solution diluée à parties égales de tétr oxyde d'osmium (4%) et de tampon acétate véronal (pH 7,2), les spécimens ont été déshydratés et inclus dans une résine époxy. Des séries de coupes transversales et sagittales de 1 à 20 μ m d'épaisseur de la tête des alevins des deux espèces ont été réalisées et colorées par le bleu de toluidine afin d'être observées en microscopie optique. Des zones épidermiques de la tête contenant l'un des trois types d'électrorécepteurs larvaires ont été sélectionnées puis débitées en séries de coupes ultrafines (70 à 80 μ m) et recueillies sur des grilles en cuivre. Ces dernières ont été enfin contrastées à l'aide de sels de métaux lourds (acétate d'uranyle et citrate de plomb) et observées au microscope électronique à transmission (Philips CM10).

RÉSULTATS

Chez les alevins de *Campylomormyrus cassaicus* et de *Pollimyrus isidori* âgés de 10 et 12 jours les électrorécepteurs sont localisés uniquement dans l'épiderme de la tête. À ce stade de développement, cet épiderme, en plus de l'organe ampullaire et du knollenorgane semblables à ceux présents dans l'épiderme des adultes (Fig. 1), présente trois autres types d'organes sensoriels ayant chacun une seule cellule sensorielle (Figs 2-4). Ces trois organes comprennent deux organes tubéreux (voir la classification de Szabo, 1974) car la base de leur cellule sensorielle repose sur une plate-forme de cellules accessoires (organe de type A (Fig. 2) et de type B (Fig. 3)) et un promormyromaste (Denizot *et al.*, 1998). L'organe de type A présente dans sa plate-forme deux types de cellules accessoires dont des cellules piriformes à cytoplasme clair (Fig. 2) qui n'existent pas dans celle de l'organe de type B (Fig. 3). La cellule sensorielle du promormyromaste (Fig. 4) est entourée de deux types de cellules accessoires dont certaines sont piriformes et à cytoplasme clair. L'apex de ces dernières ainsi que celui de la cellule sensorielle débouche à la base d'une cavité intra-épidermique optiquement vide (Fig. 4). Le bord libre de la cellule sensorielle des deux types d'organes tubéreux présente des microvillosités (Fig. 3) dues à des digitations de leur membrane cytoplasmique. En plus, les cellules épidermiques qui entourent la cellule sensorielle des deux types d'organes tubéreux et la cavité du promormyromaste forment également des microvillosités (Figs 2-5). L'innervation de l'organe tubéreux de type B et du promormyromaste est assurée par une fibre nerveuse myélinisée qui après avoir perdu sa gaine de myéline lors de la traversée de la membrane basale se divise en de nombreux rameaux nerveux dans la zone occupée par les cellules accessoires. Ils se terminent à la base de la cellule sensorielle de l'organe tubéreux de type B (Fig. 6) ou à la périphérie de celle du promormyromaste. Face à ces contacts nerveux dans le cytoplasme sensoriel, des rubans synaptiques opaques aux électrons entourés de vésicules synaptiques se positionnent dans une gouttière synaptique (Fig. 6). Des structures synaptiques opaques aux électrons, entourées de quelques vésicules, ont été observées dans le cytoplasme sensoriel à proximité de la membrane basale de la cellule sensorielle de l'organe de type A, mais pas de contacts nerveux.

DISCUSSION

Des différences évidentes apparaissent entre l'équipement en organes sensoriels de l'épiderme des Mormyridae adultes et celui de leurs alevins. Selon Szabo (1965), trois types d'organes sensoriels sensibles à des stimulations électriques (électrorécepteurs) sont présents dans l'épiderme de la tête, du tronc et du ventre: ce sont l'organe ampullaire, le mormyromaste et le knollenorgane. Des caractères anatomiques permettent de les différencier des mécanorécepteurs. Ces derniers sont constitués d'un épithélium simple composé d'une assise de cellules accessoires et sensorielles et le bord libre des cellules sensorielles porte des cils et des kinocils. En plus, les cellules sensorielles sont contactées à la fois par des fibres nerveuses afférentes et efférentes. En revanche dans les électrorécepteurs les cellules sensorielles sont souvent posées au-dessus des cellules accessoires (type tubéreux selon Szabo, 1974), leur bord libre est riche en microvillosités et elles sont contactées uniquement par des fibres nerveuses afférentes (Szabo, 1974). En plus de l'organe ampullaire et du knollenorgane trois autres organes sensoriels sont présents dans l'épiderme de la tête des alevins de *C. cassaicus* et de *P. isidori*. Ces organes ont une



seule cellule sensorielle. Pour deux d'entre eux, la base de leur cellule sensorielle reposant sur une plate-forme de cellules accessoires, ils correspondent dans la terminologie de Szabo (1974) à des organes de type tubéreux. Ils se distinguent par la composition

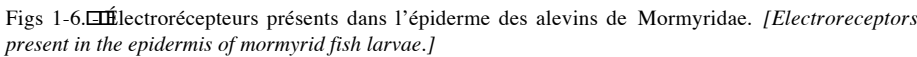
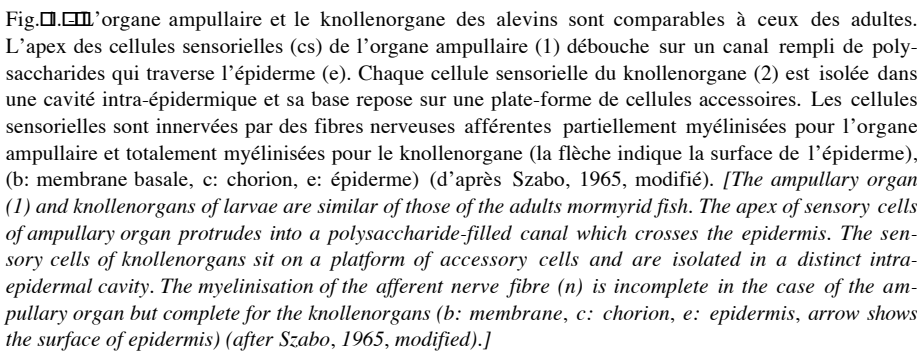
Figs 1-6.  Électrorécepteurs présents dans l'épiderme des alevins de Mormyridae. [*Electroreceptors present in the epidermis of mormyrid fish larvae.*]

Fig. 1.  L'organe ampullaire et le knollenorgane des alevins sont comparables à ceux des adultes. L'apex des cellules sensorielles (cs) de l'organe ampullaire (1) débouche sur un canal rempli de polysaccharides qui traverse l'épiderme (e). Chaque cellule sensorielle du knollenorgane (2) est isolée dans une cavité intra-épidermique et sa base repose sur une plate-forme de cellules accessoires. Les cellules sensorielles sont innervées par des fibres nerveuses afférentes partiellement myélinisées pour l'organe ampullaire et totalement myélinisées pour le knollenorgane (la flèche indique la surface de l'épiderme), (b: membrane basale, c: chorion, e: épiderme) (d'après Szabo, 1965, modifié). [*The ampullary organ (1) and knollenorgans of larvae are similar of those of the adults mormyrid fish. The apex of sensory cells of ampullary organ protrudes into a polysaccharide-filled canal which crosses the epidermis. The sensory cells of knollenorgans sit on a platform of accessory cells and are isolated in a distinct intra-epidermal cavity. The myelinisation of the afferent nerve fibre (n) is incomplete in the case of the ampullary organ but complete for the knollenorgans (b: membrane, c: chorion, e: epidermis, arrow shows the surface of epidermis) (after Szabo, 1965, modified).*]

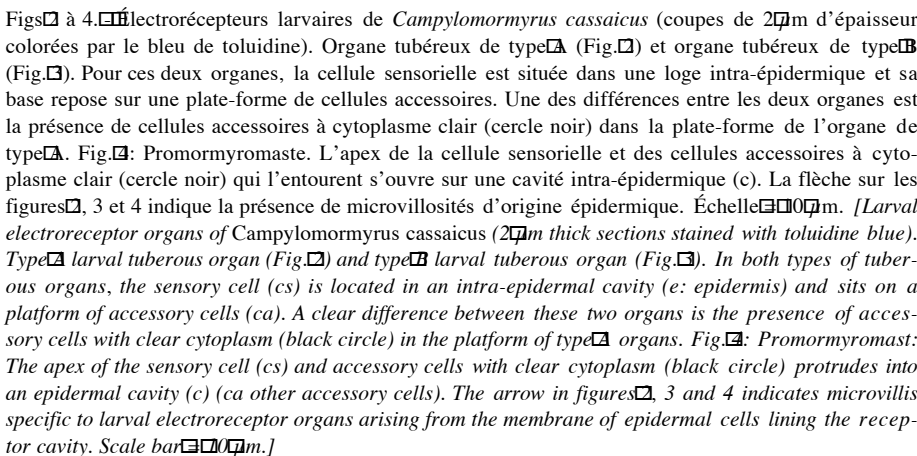
Figs 2 à 4.  Électrorécepteurs larvaires de *Campylomormyrus cassaicus* (coupes de 20 µm d'épaisseur colorées par le bleu de toluidine). Organe tubéreux de type A (Fig. 2) et organe tubéreux de type B (Fig. 3). Pour ces deux organes, la cellule sensorielle est située dans une loge intra-épidermique et sa base repose sur une plate-forme de cellules accessoires. Une des différences entre les deux organes est la présence de cellules accessoires à cytoplasme clair (cercle noir) dans la plate-forme de l'organe de type A. Fig. 4: Promormyromaste. L'apex de la cellule sensorielle et des cellules accessoires à cytoplasme clair (cercle noir) qui l'entourent s'ouvre sur une cavité intra-épidermique (c). La flèche sur les figures 2, 3 et 4 indique la présence de microvillosités d'origine épidermique. Échelle 100 µm. [*Larval electroreceptor organs of Campylomormyrus cassaicus (20 µm thick sections stained with toluidine blue). Type A larval tuberous organ (Fig. 2) and type B larval tuberous organ (Fig. 3). In both types of tuberous organs, the sensory cell (cs) is located in an intra-epidermal cavity (e: epidermis) and sits on a platform of accessory cells (ca). A clear difference between these two organs is the presence of accessory cells with clear cytoplasm (black circle) in the platform of type A organs. Fig. 4: Promormyromast: The apex of the sensory cell (cs) and accessory cells with clear cytoplasm (black circle) protrudes into an epidermal cavity (c) (ca other accessory cells). The arrow in figures 2, 3 and 4 indicates microvillitis specific to larval electroreceptor organs arising from the membrane of epidermal cells lining the receptor cavity. Scale bar 100 µm.*]

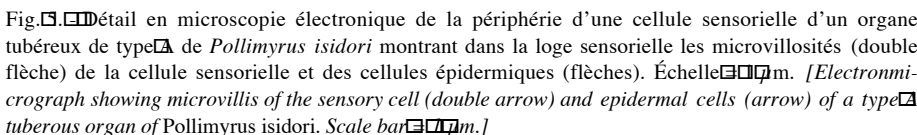
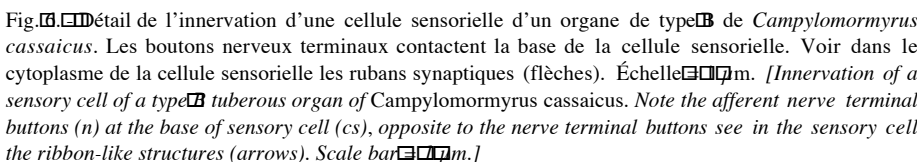
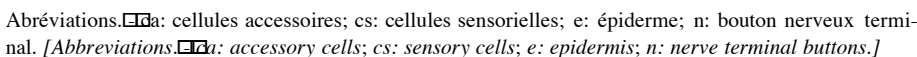
Fig. 5.  Détail en microscopie électronique de la périphérie d'une cellule sensorielle d'un organe tubéreux de type A de *Pollimyrus isidori* montrant dans la loge sensorielle les microvillosités (double flèche) de la cellule sensorielle et des cellules épidermiques (flèches). Échelle 100 µm. [*Electronmicrograph showing microvillitis of the sensory cell (double arrow) and epidermal cells (arrow) of a type A tuberous organ of Pollimyrus isidori. Scale bar 100 µm.*]

Fig. 6.  Détail de l'innervation d'une cellule sensorielle d'un organe de type B de *Campylomormyrus cassaicus*. Les boutons nerveux terminaux contactent la base de la cellule sensorielle. Voir dans le cytoplasme de la cellule sensorielle les rubans synaptiques (flèches). Échelle 100 µm. [*Innervation of a sensory cell of a type B tuberous organ of Campylomormyrus cassaicus. Note the afferent nerve terminal buttons (n) at the base of sensory cell (cs), opposite to the nerve terminal buttons see in the sensory cell the ribbon-like structures (arrows). Scale bar 100 µm.*]

Abréviations.  ca: cellules accessoires; cs: cellules sensorielles; e: épiderme; n: bouton nerveux terminal. [*Abbreviations. ca: accessory cells; cs: sensory cells; e: epidermis; n: nerve terminal buttons.*]

cellulaire de leur plate-forme. Celle de l'organe de type **A** présente des cellules accessoires piriformes qui, sur les coupes semi-fines colorées au bleu de toluidine, sont à cytoplasme clair. Leur apex débouche dans la cavité sensorielle à proximité de la base de la cellule sensorielle. Elles rappellent, de par leur disposition et leur forme, les cellules piriformes de la plate-forme du knollenorgane (Derbin et Szabo, 1967) qui sont des cellules embryonnaires capables de remplacer la cellule sensorielle lorsque cette dernière dégénère (Denizot et Libouban, 1985). Ces cellules absentes de la plate-forme de l'organe tubéreux de type **B** représentent un caractère qui permet de différencier les deux types d'organes tubéreux sur les préparations histologiques. Ces deux types d'organes tubéreux se différencient aussi par leur distribution à la surface de l'épiderme de la tête (Bensouilah *et al.*, données non publiées). Ainsi chez un alevin de *C. fassai* de 11 jours, l'organe tubéreux de type **B** est à concentration maximale dans l'épiderme de la partie antérieure de la tête, autour de la bouche et des yeux, alors que celui de type **A** est à plus forte concentration dans l'épiderme recouvrant les opercules. Enfin, ils diffèrent également par leur processus de dégénérescence (Denizot *et al.*, 1998). La périphérie du bord libre de la cellule sensorielle des deux types d'organes tubéreux est occupée par de hautes microvillosités dues aux plissements de leur membrane plasmique. Elles sont comparables à celles des cellules sensorielles de divers électrorécepteurs du knollenorgane (Derbin et Szabo, 1967), du mormyromaste (cellules de type **B**, Szabo et Wersäll, 1970) ou de l'organe de type **B** de *Gymnarchus niloticus* (Derbin *et al.*, 1969). Le troisième type d'organe a été appelé promormyromaste car il se transformera en mormyromaste (Denizot *et al.*, 1998) et sa cellule sensorielle ressemble aux cellules de type **A** du mormyromaste (Szabo et Wersäll, 1970). Comme chez ces dernières, la partie apicale de la cellule sensorielle du promormyromaste ne présente ni kinocils ni microvillosités et elle débouche sur une cavité intra-épidermique qui, chez les adultes, est remplie de polysaccharides très acides (Denizot, 1971). En outre, la cellule sensorielle du promormyromaste est entourée de cellules accessoires piriformes à cytoplasme clair qui ressemblent aux cellules piriformes de l'organe tubéreux de type **A**. L'équipement en microvillosités et l'absence de kinocils des cellules sensorielles de ces organes, leur innervation par des fibres nerveuses exclusivement afférentes (au moins pour la cellule sensorielle de l'organe tubéreux de type **B** et du promormyromaste) suggèrent qu'elles doivent être, comme les cellules sensorielles, des électrorécepteurs sensibles à des stimulations électriques. En outre, leur sensibilité pourrait être accrue grâce à la présence de microvillosités qui sont constituées par les digitations du bord libre des cellules épidermiques. Elles entourent la cellule sensorielle des organes tubéreux larvaires et sont présentes dans la cavité intra-épidermique du promormyromaste. De telles microvillosités n'ont pas été décrites dans les électrorécepteurs des Mormyridae adultes. Ces trois types d'organes sensoriels présents dans l'épiderme de la tête des alevins de Mormyridae correspondent à des organes larvaires. En effet, ils se développent dans l'épiderme de la tête des jeunes alevins où ils sont présents et anatomiquement identifiables (Bensouilah et Denizot, non publié), dès qu'apparaissent les premières décharges de l'organe électrique larvaire (Westby et Kirschbaum, 1977). Lorsque l'organe électrique larvaire dégénère, les deux types d'organes tubéreux dégèrent aussi tandis que le promormyromaste subit des différenciations qui le transforment en mormyromaste. Il acquiert ainsi tardivement le deuxième type de cellules sensorielles (cellules de type b de Szabo et Wersäll, 1970).

Ainsi les alevins de Mormyridae ont développé un système électrosensoriel larvaire complet comprenant un organe électrique larvaire et des électrorécepteurs larvaires. De nombreuses questions concernant ces organes n'ont pas encore été résolues. Par exem-

ple, à l'échelle ultrastructurale le système d'innervation des cellules sensorielles de l'organe tubéreux de type B et du promormyromaste est conforme à celui décrit dans les cellules d'autres électrorécepteurs (voir Szabo, 1974). En revanche celui de la cellule sensorielle de l'organe de type A est très incomplet. Non seulement la base de la cellule sensorielle n'est pas au contact de fibres nerveuses, mais dans le cytoplasme sensoriel il y a seulement quelques vésicules synaptiques. La pauvreté en vésicules synaptiques exclut toute possibilité de trafic vésiculaire et l'absence de contacts nerveux de transmission des stimulations vers les voies centrales. Dans ces conditions on peut se demander si ces trois types d'électrorécepteurs larvaires sont bien fonctionnels. En fait les données anatomiques suggèrent que seuls l'organe tubéreux de type B et le promormyromaste pourraient être fonctionnels.

Remerciements. Nous remercions la fondation Cino Del Duca qui a attribué en 1999 une bourse d'étude à Mourad Bensouilah et lui a permis de participer à la réalisation de ce travail.

RÉFÉRENCES

- DENIZOT J.-P., 1971. Étude histochimique des mucopolysaccharides du mormyromaste (Type II de Cordier) chez *Gnathonemus petersii*. *Histochem.*, 28: 305-315.
- DENIZOT J.-P. & S. LIBOUBAN, 1985. New formation of sensory cells in the tuberosus organ (electroreceptor) of *Brienomyrus niger* (Mormyridae) induced by transection of afferent nerve. *Int. J. Dev. Neurosci.*, 3: 323-330.
- DENIZOT J.-P., KIRSCHBAUM F., SCHUGARDT C. & M. BENSOUILAH, 1998. Larval electroreceptors indicate a larval electric system in mormyrids. *Neurosc. Lett.*, 241: 103-106.
- DERBIN C., DENIZOT J.-P. & T. SZABO, 1969. Ultrastructure of the type B sense organ of the specific lateral line system of *Gymnarchus niloticus*. *Z. Zellforsch.*, 98: 262-276.
- DERBIN C. & T. SZABO, 1967. Ultrastructure des cellules sensorielles et des cellules accessoires du "Knollenorgan" d'un Mormyridé, *Gnathonemus petersii*. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 265: 1211-1214.
- KIRSCHBAUM F., 1977. Electric organ ontogeny: Distinct larval organ precedes the adult organ in weakly electric fish. *Naturwissenschaften*, 64: 387-388.
- KIRSCHBAUM F., 1987. Reproduction and development of the weakly electric fish *Pollimyrus isidori* (Mormyridae, Teleostei) in captivity. *Environ. Biol. Fish.*, 20: 11-31.
- KIRSCHBAUM F. & J.-P. DENIZOT, 1975. Sur la différenciation des électrorécepteurs chez *Marcusenius* sp. (Mormyridés) et *Eigenmannia virescens* (Gymnotidés), poissons électriques à faible décharge. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 281: 419-422.
- SZABO T., 1965. Sense organs of the lateral line system in some electric fish of the Gymnotidae, Mormyridae and Gymnarchidae. *J. Morphol.*, 117: 229-250.
- SZABO T., 1974. Anatomy of the specialized lateral line organs of electroreception. In: *Handbook of sensory Physiology, Vol III/3: Electroreceptors and other specialized Receptors in lower Vertebrates* (Fessard A., ed.), pp. 3-58. Berlin: Springer.
- SZABO T. & J. WERSÄLL, 1970. Ultrastructure of an electroreceptor (mormyromast) in a mormyrid fish, *Gnathonemus petersii*, II. *J. Ultrastruct. Res.*, 3: 473-490.
- WESTBY G.W.M. & F. KIRSCHBAUM, 1977. Emergence and development of the electric organ discharging the mormyrid fish, *Pollimyrus isidori*. I. The larval discharge. *J. Comp. Physiol.*, 122A: 251-271.

Reçu le 01.04.2000.

Accepté pour publication le 30.08.2000.