

Les opisthobranches

I PRESENTATION GENERALE

Les opisthobranches sont des mollusques gastéropodes qui, dans le courant de l'évolution, ont perdu la torsion du corps caractéristique des gastéropodes prosobranches (la torsion des opisthobranches ne dépasse jamais 90°). Les opisthobranches peuvent posséder une coquille complète, atrophiée, ou pas de coquille du tout (cas des nudibranches). L'absence de torsion place les branchies en arrière du cœur, contrairement aux mollusques prosobranches, ce qui justifie leur appellation (le préfixe d'origine grec *ἰδῶθῆϊ* signifie « en arrière »; quant au suffixe, il n'a probablement pas besoin d'explications complémentaires).

La forme de ces animaux est très variée, comme nous le verrons plus loin. Leur taille varie dans des proportions très importantes. Certains *acochlidioïdés* font partie de la méiofaune (Higgins & Thiel) et se déplacent sans difficulté entre les grains de sable, sans les déplacer, tandis que les plus gros lièvres de mer rencontrés dans les eaux tropicales pèsent allègrement plusieurs kilos.



Aspersina loricata, un des nombreux opisthobranches composant la méiofaune. Le trait sur la droite fournit l'échelle (1 mm).

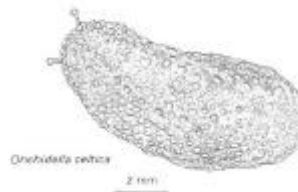
Source : P. Higgins & H. Thiel (*Introduction to the study of meiofauna*)

Le nombre d'espèces d'opisthobranches répertoriées dans le monde est d'environ 3000 (Thomson, 1976), dont 130 dans nos eaux. Ces animaux sont exclusivement marins (à deux exceptions notoires près, *Strubellia paradoxa* et *Acochlidium amboinense*, qui peuvent vivre en eau douce (Franc, 1974)). Si la plupart des opisthobranches sont des espèces benthiques (vivant sur le fond), il existe des espèces pélagiques dont certaines ont fait l'objet de nombreuses études (*Glaucus atlanticus* en est un excellent exemple).

II SYSTEMATIQUE

Les opisthobranches constituent une sous-classe de la classe des gastéropodes, dont chacun s'accorde au

jourd'hui à admettre qu'il s'agit d'un groupement assez hétéroclite d'espèces, largement polyphylétique comme nous le verrons plus loin. Les études récentes, sur lesquelles nous reviendrons, ont montré que le regroupement des opisthobranches et de la sous-classe des pulmonés (limaces terrestres et escargots classiques) conduisait à un groupe beaucoup plus homogène, monophylétique. Ces mollusques constituent alors le groupe des *euthyneures* (nous verrons plus loin la signification précise de ce terme). J'aurais donc pu faire un cours sur les *euthyneures*, mais outre le fait qu'un tel titre n'aurait probablement pas attiré les foules, il faut bien admettre que les pulmonés intéressent assez peu le plongeur, sauf peut-être avec un beurre persillé (seule exception à cette règle, pour les bretons, le petit *Onchidella celtica*, abondant sur les pierres des quais, à proximité immédiate de l'eau, mais le beurre persillé est déconseillé avec cet animal...).



Onchidella celtica, pulmoné rencontré en Bretagne nord sur les pierres humides à marée descendante.

Source : P.J. Hayward & J.S. Ryland (*Handbook of the Marine Fauna of North-West Europe*)

Le terme *opisthobranches* a été utilisé la première fois par Milne-Edwards en 1848 dans une publication relative à la classification des mollusques gastéropodes (voir bibliographie pour ceux qui sont éventuellement intéressés). La classification des opisthobranches telle que connue jusqu'à une période récente a été définie dans les années 30 par Thiele dans deux ouvrages fondamentaux (1929-1931 et 1931, cf. bibliographie). Elle subit cependant des évolutions non négligeables d'année en année, notamment grâce aux progrès de la phylogénie moléculaire.

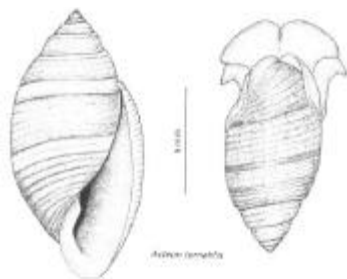
La sous-classe des opisthobranches comporte actuellement huit ordres, dont le degré de connaissance par le plongeur moyen est extrêmement variable. Comme il ne faut jamais que les choses soient trop simples, plusieurs ordres sont connus sous des noms différents, les auteurs qui se sont intéressés au sujet ayant été particulièrement prolifiques dans ce domaine. La présentation des ordres qui suit retient une nomenclature classique et les termes équivalents les plus connus (et parfois

plus parlants) figurent entre parenthèses.

a) Ordre des céphalaspides (bullomorphes)

Cet ordre regroupe les opisthobranches primitifs, parfois très proches des mollusques prosobranches dont ils peuvent être difficiles à différencier au premier coup d'œil. Certains représentants (les membres du genre *Acteon*, par exemple) possèdent une magnifique coquille ainsi qu'un opercule permettant de protéger l'animal enfermé dans sa coquille. Cependant, la coquille des céphalaspides est généralement plus fragile que celle des prosobranches, et permet donc de classer assez rapidement ces animaux dans les opisthobranches. Cette coquille revêt souvent une forme ovoïde qui vaut le nom de « bullomorphes » à cet ordre.

Les céphalaspides sont un bon groupe pour étudier l'évolution de la torsion du corps chez les opisthobranches, car ces animaux présentent à peu près toutes les variations possibles.



Acteon tornatilis, hôte classique des sables littoraux, rencontré tant en Méditerranée qu'en Manche et Atlantique.

Source : P.J. Hayward & J.S. Ryland (Handbook of the Marine Fauna of North-West Europe)

Les principales familles rencontrées dans cet ordre sont les suivantes : *acteonidés*, *ringiculidés*, *runcinidés*, *diaphanidés*, *bullidés*, *atyidés*, *retusidés*, *scaphandridés*, *philinidés*, *phalinoglossidés*, *doridiidés*, *haminoneidés*, *cylichnidés*.

Les membres de la famille des *actéonidés* sont les seuls à posséder un opercule.

Beaucoup de ces espèces sont très fréquentes, mais échappent habituellement à la sagacité du plongeur en raison de leur petite taille ou de leur lieu de prédilection, qui n'est pas celui des plongeurs (fonds sablo-vaseux). Les bullomorphes sont par ailleurs très fréquemment des fouisseurs, ce qui renforce encore la difficulté de les observer.

b) Ordre des acochliidiidés

Nous avons déjà parlé en introduction de cet ordre, qui ne comprend que des individus de petite taille, spécialisés dans la vie au sein des sédiments (*méiofaune*). En conséquences, la taille des représentants de cet ordre reste limitée et ils ne possèdent pas de coquille (mais parfois un manteau comportant des

spicules permettant de rigidifier l'ensemble). Selon certaines hypothèses, les acochliidiidés dériveraient d'ancêtres ressemblant aux bullomorphes actuels, leur évolution morphologique étant liée à leur mode de vie.

Le plongeur moyen a très peu de chances de rencontrer un représentant de cet ordre, à moins de participer à un stage bio...

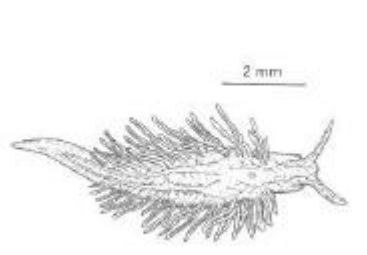


Hedylopsis spiculifera, un représentant de l'ordre des acochliidiidés, rencontré dans les fonds de sable-graviers en Méditerranée et en Manche/Atlantique. Sa taille peut atteindre 3 mm.

Cet ordre comporte principalement deux familles dans nos eaux : les *hédyllopsidés* (dont un représentant est illustré ci-dessus) et les *microhédylidés*, dont l'allure générale est très proche. Une autre famille importante est celle des *asperspinidés* (dont seul *Asperspina rhopalotecta* vit dans nos eaux tempérées, les deux autres espèces européennes étant plutôt septentrionales). Mentionnons enfin la famille des *acochliidiidés* qui comporte des individus dulçaquicoles.

c) Ordre des sacoglosses

Avec les sacoglosses, nous atteignons enfin un ordre que les plongeurs connaissent. Outre leurs habitudes alimentaires, sur lesquelles nous reviendrons (ils sont tous herbivores, à quelques rares exceptions près), ces animaux présentent la particularité d'avoir une radula ne comportant qu'une rangée de dents (on ne risque malheureusement pas de voir cette singularité en plongée !). Les sacoglosses les plus primitifs possèdent encore une coquille, qui peut parfois présenter deux valves (la coquille de certains sacoglosses les a parfois fait placer parmi les bivalves). Certaines espèces, dépourvues de coquilles, possèdent des cerata, ce qui rend la confusion facile avec les nudibranches.

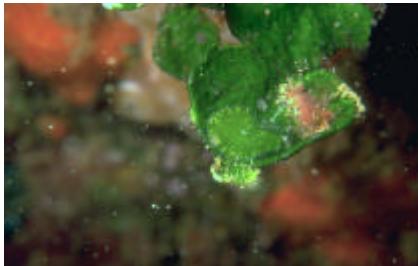


Placida dentritica, un sacoglosse trompeur, que l'on peut trouver parmi les *Codium* ou d'autres algues vertes.

Source : P.J. Hayward & J.S. Ryland (Handbook of the Marine Fauna of North-West Europe)

L'ordre des sacoglosses comporte huit familles présentes dans nos eaux : Les *oxynoidés*, les *volvatellidés*, les *hermaeidés (stiligéridés)*, les *costasiellidés*, les *élysiidés*, les *boselliidés*, les *platyhédylidés* et les *limapontiidés*.

Si certains de ces ordres sont plutôt rares chez nous (cas des *oxynoidés* avec *Oxynoe olivacea*), d'autres sont relativement abondants et il suffit de fouiller (méticuleusement, cela va de soit...) les algues pour pouvoir dénicher quelques représentants.



Bosellia mimetica, petit sacoglosse vivant sur l'algue *Halimeda tuna*, n'est pas si rare que cela pour celui qui a la patience d'observer attentivement les halimèdes.

Photo : Christophe QUINTIN

d) Ordre des notaspidés (pleurobranchomorphes)

Cet ordre est considéré comme peu homogène. Il comprend des espèces possédant encore une coquille externe, plus fragile que celle des prosobranches (cas de la *Tylodine* ou de l'*Umbraculum*), des espèces avec une coquille interne (cas du pleurobranche ou des berthelles) mais également des espèces plus évoluées qui ont perdu cette coquille. Certaines d'entre elles sont capables de nager.

Cet ordre comporte principalement trois familles que nous pourrions rencontrer dans nos eaux : les *tylodinidés*, les *umbraculidés* et les *pleurobranchidés*.



Tylodina perversa, la tylodine (pas perverse...) est un notaspidé fréquemment rencontré en Méditerranée sur son plat préféré (l'éponge *Aplysina aerophoba*).

Photo : Christophe QUINTIN

e) Ordre des anaspidés (aplysiomorphes)

Cet ordre regroupe les aplysies, ou lièvres de mer, connues de tous ou presque. Ces animaux possèdent une coquille interne atrophiée, voire pas de coquille du tout (genre *Dolabrifera* notamment). Cet ordre com-

prend les plus gros opisthobranches qu'il soit possible de rencontrer. Bon nombre d'anaspidés sont capables de nager.

Cet ordre comporte trois familles présentes dans nos eaux : les *akéridés* (*Akera bullata* est présent en Méditerranée et en Manche/Atlantique), les *dolabriféridés* et les *aplysiidés*, ces deux dernières familles regroupant tous les lièvres de mer que nous connaissons.



Aplysia depilans est, avec *Aplysia faciata*, le plus gros opisthobranch que l'on puisse rencontrer dans nos eaux. Il est largement battu par certaines espèces tropicales (appartenant au genre *Dolabella*).

Photo : Christophe QUINTIN

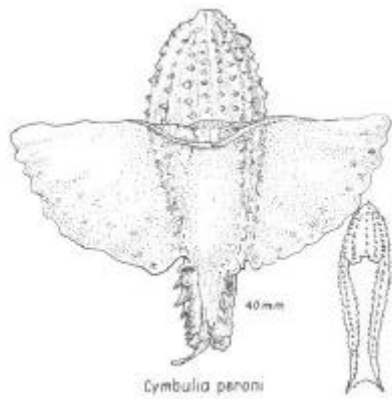
f) Ordre des thécosomes (ptéropodes)

Nous quittons de nouveau, temporairement, le monde des opisthobranches connus des plongeurs. Les thécosomes sont des opisthobranches pélagiques, longtemps regroupés avec leurs cousins les gymnosomes parmi les ptéropodes. Le corps de ces animaux est adapté à la vie pélagique. Ils possèdent une coquille externe, le plus souvent spiralée, et un opercule (d'où l'hypothèse que ces animaux seraient issus d'ancêtres communs aux céphalaspidés). Les parapodes sont très développés afin de faciliter la nage. Certaines espèces (genre *Desmopterus*, par exemple) n'ont plus de coquille.

L'ordre des *thécosomes* est lui-même scindé en deux sous-ordres. Chez les *euthécosomes* le pied se situe en arrière de la nageoire. Chez les *pseudothécosomes* le pied s'est au contraire déplacé vers l'avant et s'est modifié en une sorte de trompe.

Les principales familles du sous-ordre des *euthécosomes* sont les *spiratellidés* (= *limacinidés*) et les *cavoliniidés*. Les principales familles du sous-ordre des *pseudothécosomes* sont les *péraclidés*, les *procybuliidés*, les *cymbuliidés* et les *desmoptéridés*.

Il est possible, avec un peu de chance, de rencontrer ces espèces en plongée, notamment après un coup de vent du large qui ramène à la côte les espèces planctoniques du large (c'est un type de plongée à conseiller véritablement au plongeur biologiste amateur de découvertes extraordinaires !).



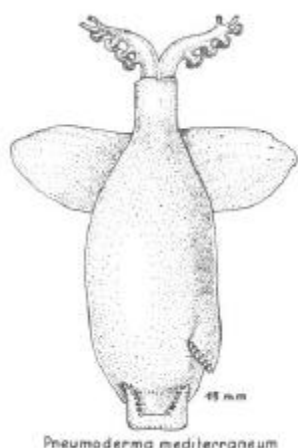
Cymbulia peroni, un pseudothécosome typique. Notez le pied modifié (en bas du dessin).

Source : Rupert Riedl (Fauna und Flora des Mittelmeeres)

g) Ordre des gymnosomes (ptéropodes)

Comme les thécosomes, les gymnosomes sont des opisthobranches spécialisés dans la vie pélagique. Leur adaptation à ce milieu particulier est encore plus poussée que chez les thécosomes. Outre un corps fusiforme, ils disposent notamment d'outils de préhension des proies très efficaces, munis de ventouses et de crochets, sur lesquels nous aurons l'occasion de revenir. Comme leur nom l'indique (pour les vénérables hélénistes...), ces animaux n'ont plus de coquille. Certains gymnosomes (*Clione limacina*) sont connus pour constituer un repas fréquent des baleines et font l'objet de nombreuses études (essentiellement en raison de leur abondance).

Les principales familles rencontrées dans nos eaux sont les *pneumodermatidés*, les *clionidés* et les *cliopsidés*.



Pneumoderma mediterraneum, un gymnosome de Méditerranée.

Source : Rupert Riedl (Fauna und Flora des Mittelmeeres)

h) Ordre des nudibranches

Les nudibranches constituent assurément l'ordre le plus connu des opisthobranches, du moins pour ce qui concerne les plongeurs. Ceci tient à la fois à leur relative abondance, à leur habitat (qui correspond à celui que les plongeurs fréquentent) et aux brillantes couleurs qu'ils arborent parfois, qui les rendent aisément repérables (ceci reste cependant plus facile à écrire qu'à constater...).

Les nudibranches sont totalement dépourvus de coquille et sont adaptés à la vie benthique. On distingue quatre sous-ordres :

Les *dendronotacés* sont les nudibranches les plus archaïques. Ils disposent de branchies latérales, usuellement par paires. Ce sous-ordre comporte les familles suivantes dans nos eaux : *tritoniidés*, *lomanotidés*, *hancockiidés*, *phylliroidés*, *dendronotidés*, *scyllaeidés*, *dotidés* et *téthydés*.

Les *doridacés* (ou *doridiens*), au corps aplati, portent un panache branchial autour de l'anus. Ce sous-ordre comporte les familles suivantes : *goniodorididés*, *polycéridés*, *notodorididés*, *onchidorididés*, *chromodorididés*, *rostangidés*, *dorididés*, *archidorididés*, *discodorididés*, *cadlinidés*, *adlisidés* et *kentrodorididés* (ouf!).

Les *arminacés* constituent un ensemble assez hétéroclite d'espèces à l'allure peu homogène mais que l'on peut rencontrer fréquemment en plongée, au même titre que les autres sous-ordres. Ce sous-ordre comporte les familles des *arminidés*, des *janolidés* et des *héroidés*.

Les *æolidacés* (ou *æolidiens*) portent de nombreuses papilles sur le corps, ou *cerata*, sur lesquelles nous reviendrons plus loin. Ce sous-ordre comporte les familles suivantes : *coryphellidés*, *flabellinidés*, *pseudovermidés*, *emblétoniidés*, *cumanotidés*, *favorinidés*, *facelinidés*, *æolidiidés*, *spurillidés*, *tergipédidés*, *cuthonidés*, *eubranchidés*, *fionidés* et enfin *calmidés*.

Nous allons illustrer ces propos assez hermétiques par quelques exemples probablement plus parlants pour la plupart d'entre vous.

Il convient de noter que, comme pour les ordres précédents, les différentes familles listées dans la description systématique de l'ordre des nudibranches sont des familles comportant des représentants dans nos eaux (Méditerranée et/ou Manche-Atlantique). Il existe d'autres familles que les plongeurs chanceux pourront, par exemple, découvrir dans les mers tropicales.



Tritonia striata, un représentant typique du sous-ordre des *dendronotacés*, de la famille des *tritoniidés* (rien de plus logique...). On devine le pénis sur la partie droite du corps.

Photo : Christophe QUINTIN



Hypselodoris luteorosa, représentant coloré du sous-ordre des *doridacés*, famille des *chromodorididés* (ce nudibranche était autrefois rattaché au genre *Chromodoris*). Notez le panache branchial entourant l'anus.

Photo : Christophe QUINTIN



Janolus cristatus, représentant du sous-ordre des *arminacés*, famille des *janolidés* (facile, non ?). Cette espèce est également connue sous le nom de *Antiopella cristata* (Delle Chiaje, 1841).

Photo : Christophe QUINTIN

Après avoir dressé un portrait de la systématique « traditionnelle » des opisthobranches, il est intéressant de regarder ce que donne la classification phylogénique de ce groupe. Le développement des techniques modernes d'analyse a permis de progresser significativement dans ce domaine. On trouvera dans les références bibliographiques quelques études récentes (Tillier & al., 1992 et 1994, Tholsson, 1999 a et b, Medina&Walsh, 2000) portant sur le sujet. Pour les personnes intéressées, certaines de ces études sont disponibles sur Internet.



Flabellina ischitana, couramment connue sous le nom de *flabelline*, représentant du sous-ordre des *æolidacés*, de la famille des *flabellinidés* (encore un rattachement familial facile...).

Photo : Christophe QUINTIN

La comparaison du gène 16S de l'ARN ribosomique de plusieurs opisthobranches (Tholsson, 1999 a) a permis de confirmer ce que pensaient depuis plusieurs années les systématiciens, en mettant en évidence la monophylie des euthyneures (opisthobranches+pulmonés).

La classification phylogénique établie sur la base de l'étude de ce gène conduit au cladogramme représenté en page suivante. Les grandes conclusions à retenir de ce schéma sont les suivantes :

Acteon est effectivement un opistobranch « archaïque », remontant très loin dans la phylogénie des euthyneures.

Les opisthobranches ne sont pas monophylétiques, mais ils le deviennent si on ôte de leur définition les *sacoglosses* (représentés dans cette étude par *Elysia viridis* et *Placida dendritica*). Ils le deviennent également, comme indiqué plus haut, si on les regroupe avec les pulmonés.

Les *céphalaspides* (*Acteon tornatilis*, *Diaphana minuta*, *Philine aperta*, *Scaphander punctostriatus*) et les *anaspidés* (*Akera bullata* et *Aplysia punctata*) seraient apparentés au sein du clade des *pleurocoèles* (ce terme n'est pas nouveau, puisqu'il a été introduit par Thiele en 1925).

Les nudibranches tels que décrits jusqu'à présent ne seraient pas monophylétiques : les *arminacés* (*Armina loveni* et *Hero formosa*), les *dendronotacés* (*Dendronotus frondosus*, *Doto fragilis* et *Tritonia plebeia*) et les *æolidacés* (*Eubranthus farrani* et *Flabellina lineata*) seraient regroupés au sein du clade des *cladobranches*, tandis que les *doridacés* (*Hypselodoris orsinii*, *Phyllidia cf. elegans* et *Thecacera pennigera*) formeraient à eux seuls un clade spécifique, communément désigné sous le nom d'*anthobranches* (là encore, ce terme n'est pas récent puisqu'il avait été introduit en 1819 par Ferrusac pour désigner



Proposition de cladogramme permettant de positionner les différents groupes constituant les *euthyneures*.

Source : Mikael Thollessen (Phylogenetic analysis of Euthyneura by means of the 16S rRNA gene : use of a 'fast' gene for 'higher level' phylogenies)

précisément les doridiens...). Par ailleurs, les *cladobranches* et les *notaspides* (représentés dans cette étude par une seule espèce, *Berthella sideralis*) seraient apparentés et regroupés au sein du clade des *éluthérobranchies* (ce résultat reste assez litigieux, la plupart des auteurs admettant plutôt un lien privilégié entre les *notaspides* et les *doridacés*).

On notera, pour finir, une singularité de cette étude qui classe *Clione limacina*, *gymnosome* dont nous avons déjà parlé, parmi les *cænogastéropodes*, hors du clade des *euthyneures*. D'autres études (Tillier & al., 1994, par exemple) n'ont pas du tout abouti aux mêmes conclusions.

L'analyse phylogénique présentée ici doit être considérée avec les précautions nécessaires, plusieurs éléments pouvant perturber l'analyse (gène étudié, espèces prises en compte, éventuelles erreurs ou artefacts d'analyse dus à la technique employée (PCR), etc.). D'autres études, conduites sur des gènes différents (gène 18S ou 28S par exemple), voire à partir d'espèces représentatives différentes, peuvent aboutir à des résultats contradictoires. Ainsi, une étude menée en 2002 (Grande, Templado, Cervera & Zardoya, 2002), sur une seule espèce, tendrait à montrer que les *opisthobranches* sont bien monophylétiques. La phylogénie moléculaire n'en est qu'à ses débuts et ouvre aujourd'hui plus de chantiers qu'elle n'en conclut ! Il convient par ailleurs de garder à l'esprit que les arbres

élaborés à partir des analyses moléculaires sont construits à l'aide d'outils statistiques. Obtenir un arbre « robuste » statistiquement ne permet pas d'affirmer qu'il s'agit de la Vérité...

III ANATOMIE

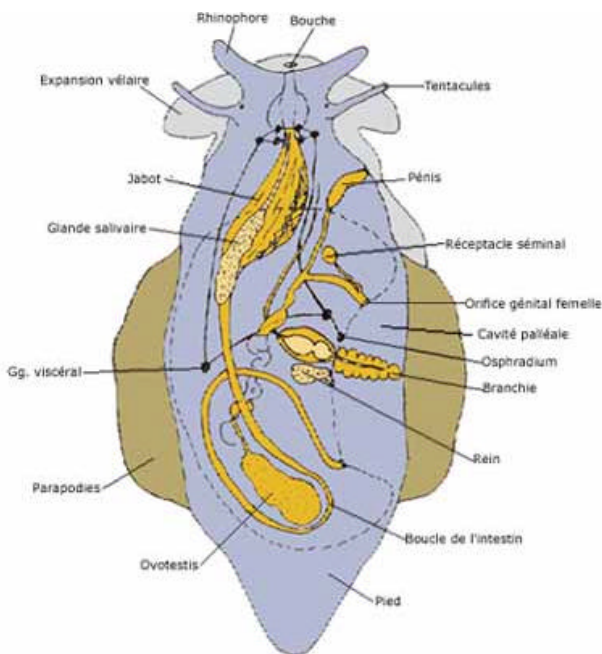
Le corps des *opisthobranches* présente les mêmes grandes régions que tous les *gastéropodes* :

- une tête, comportant les organes sensoriels (yeux, tentacules, etc.), plus ou moins nombreux selon les espèces (les *nudibranches* sont particulièrement bien dotés en la matière) ainsi que la bouche, sur laquelle nous reviendrons plus loin lorsque sera abordée la nutrition. L'aspect général de la tête peut être fortement modifié par la présence d'un bouclier céphalique ;
- Le pied, musculueux et formé d'une sole aplatie, servant à la locomotion. Ce pied peut parfois être modifié pour permettre la natation, grâce au développement de parapodes (cas typique des *aplysiomorphes*) ;
- La masse viscérale, située dans la partie dorsale de l'individu. Cette masse est enveloppée par le manteau, dont le repli donne éventuellement naissance à la *cavité palléale*, abritant les branchies (cette cavité a disparu chez les *nudibranches*). Le manteau peut, chez certains groupes (*polycérides* par exemple) être réduit à sa plus simple expression (bordure de l'animal).

La coquille, lorsqu'elle existe, est très souvent réduite, sauf chez les espèces les plus archaïques (cas de certains *bullomorphes* par exemple). Chez les *nudibranche*, la coquille n'existe pas à l'état adulte (mais la coquille est présente en phase larvaire). A noter le cas très particulier du genre *Berthellinia*, dont la coquille comporte deux valves (ce qui lui a valu d'être classée parmi les bivalves pendant un temps...). Si la coquille a disparu, ce n'est pas nécessairement le cas des cellules qui la sécrétait. Celles-ci se sont transformées et peuvent produire des petits éléments calcaires (appelés *spicules*) qui se retrouvent en abondance dans le manteau de certaines espèces de *nudibranches* doridiens. Il ne faut évidemment pas confondre ces spicules, sécrétés par l'animal, avec les spicules des éponges qui leur servent éventuellement de proie, de morphologie différente (et qui ne se retrouvent jamais dans le manteau).

Comme indiqué en introduction, la grande particularité de ces mollusques est liée à l'absence de torsion du corps, ou tout du moins à sa régression par rapport

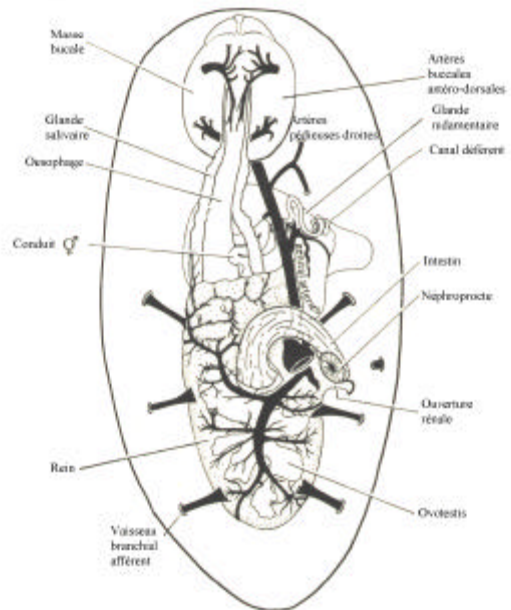
aux mollusques prosobranches. Compte tenu de cette disposition anatomique, le cœur, constitué d'un ventricule et d'une (cas général) ou de deux oreillettes, est placé sur le côté, oreillette(s) à l'avant du ventricule. Certains opisthobranches possèdent une cavité branchiale (appelée cavité palléale) comme les prosobranches, qui peut alors être largement ouverte, située sur le côté, branchies orientées vers l'avant (cas typique des *Berthella*). Les *doridiens* possèdent un panache branchial bien visible, entourant l'anus (il ne s'agit pas des branchies originelles des mollusques, ou *cténidies*, mais de néoformations ayant la même fonction). Chez les *æolidiens*, les branchies ont disparu et la respiration est alors cutanée, favorisée par des diverticules augmentant la surface d'échange. Certaines espèces de nudibranches ne possèdent aucun organe visible dédié à la respiration et celle-ci est entièrement réalisée de manière cutanée.



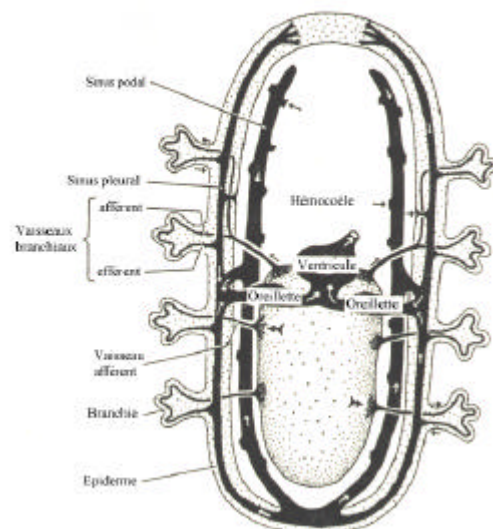
Anatomie typique d'un opisthobranch

Le système circulatoire est ouvert (le sang circule dans les lacunes de la cavité générale après avoir été propulsé par le cœur dans des artères) comme chez les autres mollusques, et le déplacement du sang est assuré à la fois par le cœur et par les déplacements du corps. Le sang retourne au cœur via les veines après avoir circulé dans les branchies. Comme chez la plupart des mollusques, le sang ne contient pas d'hémoglobine, le pigment sanguin étant constitué à base de cuivre (hémocyanine), moins efficace en terme de capacité de transport d'oxygène. L'hémocyanine est, comme son nom l'indique, de couleur bleue mais le sang des gastéropodes est incolore (la couleur bleue de l'hémocyanine n'apparaît que sous sa forme oxydée). A noter que le sang joue un rôle important, par

sa pression, dans l'érection des parties molles de ces animaux (pénis, bien évidemment, mais également tentacules pour ceux qui peuvent les rétracter). Il convient, à ce stade, de noter l'extraordinaire particularité de *Alderia modesta*, qui ne possède ni cœur ni artère. Chez cet animal, la circulation du sang est assurée par contraction des papilles dorsales (qui servent également de branchies).



Système artériel de *Tritonia hombergi*
Source : T.E. Thomson—Biology of Opisthobranch molluscs



Système veineux de *Tritonia hombergi*
Source : T.E. Thomson—Biology of Opisthobranch molluscs

Le sang représente 70 à 75% du poids de l'animal chez *Aplysia*. Ces animaux sont également connus pour leurs neurones géants, qui en font un animal de laboratoire privilégié dès lors qu'il s'agit d'étudier ces cellules particulières.

La cavité générale est continue et ne doit pas être confondue avec le coelome (car elle n'est pas revêtue de mésoderme), lequel peut être retrouvé en fait autour du péricarde et du « rein » (*néphridie*) ainsi que des organes reproducteurs. La filtration de l'urine a lieu dans la cavité péricardiaque, à laquelle est connecté le rein. L'excrétion de l'urine se fait à proximité de l'anus dans de nombreux groupes, mais chez les nudibranches ces deux orifices peuvent être très distants (voir schéma de la page précédente).

L'œsophage est connecté à l'intestin via l'estomac (ce n'est pas un scoop !), qui est plus ou moins dilaté et auquel est reliée la glande digestive. Lorsque la cavité palléale existe, l'anus est situé dans cette cavité, un système de cils vibratiles évitant que les déchets soient charriés vers les branchies (ce qui ne doit pas être très agréable...).

Le système nerveux est constitué de ganglions annulaires situés autour de l'œsophage, dans sa partie antérieure, reliés par des commissures à d'autres ganglions situés dans le pied et dans l'anse viscérale. Chez les espèces les plus évoluées, les ganglions fusionnent en une masse « cérébrale » unique. Les opisthobranches sont par ailleurs dotés, comme tous les mollusques, d'une paire d'organes statorécepteurs, les *statolithes*, situés dans le pied de l'individu et aidant au repérage de la position du corps dans l'espace.

Les yeux des opisthobranches ne sont généralement pas très performants et sont souvent enfouis sous le tégument, se résumant alors à de simples tâches optiques. Seule une observation rapprochée (loupe binaire ou très bonne macrophotographie) permet de les percevoir.

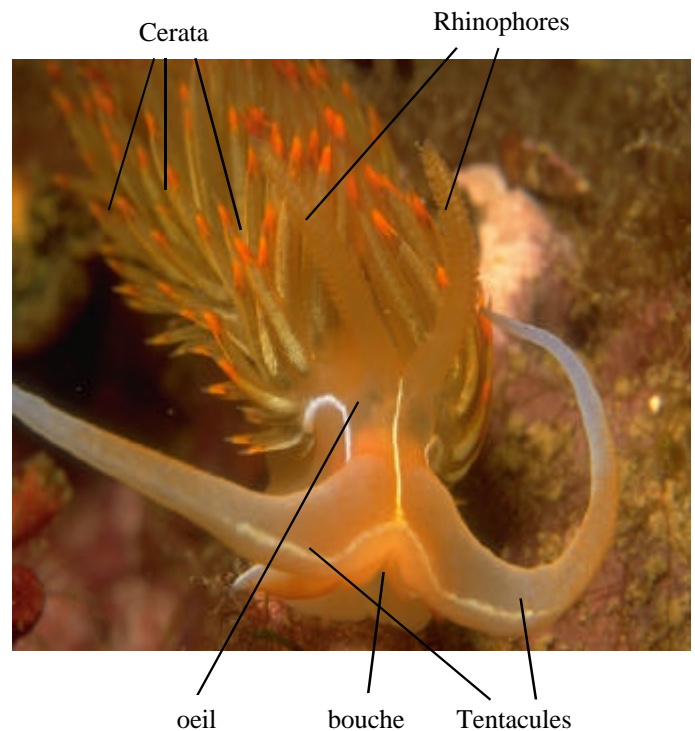
L'anatomie des nudibranches mérite un petit détour lexicologique.

La tête des nudibranches comporte une paire de tentacules sensitifs, appelés rhinophores (du grec *ῥῖν* - nez - et *ἵσθαι* - porter -) spécialisés dans la détection des molécules olfactives (*chémiorecepteurs*). Les rhinophores sont un critère important pour la détermination des espèces et le plongeur biologiste doit donc s'habituer à les examiner s'il veut avoir un espoir de déterminer quelque chose une fois retourné au sec. On distingue ainsi des rhinophores lisses, lamellés, anne-

lés, à bulbe subterminal, rugueux, papillés, branchus, etc. Ces rhinophores peuvent se rétracter ou pas dans le tégument de l'animal (compte tenu de leur importance pour la nutrition, le rhinophore rétractile, qui peut être mis à l'abri en cas d'attaque par un prédateur, n'est pas un luxe et il n'y a guère que les *æolidiens* qui ne puissent se le permettre).

Les *æolidiens* présentent également de nombreuses papilles sur le corps, que l'on appelle également *cerata*. Ces papilles jouent un rôle actif dans la respiration en accroissant la surface corporelle, ce qui facilite les échanges gazeux, ainsi que dans la défense des animaux (nous y reviendrons plus tard).

Des papilles sont également présentes, en nombre plus restreint, chez les *dendronotacés*. Elles présentent cependant une disposition totalement différente, très caractéristique du groupe, sur le bord du manteau.



Eléments anatomiques typique d'un æolidien
(*Dondice banyulensis*)

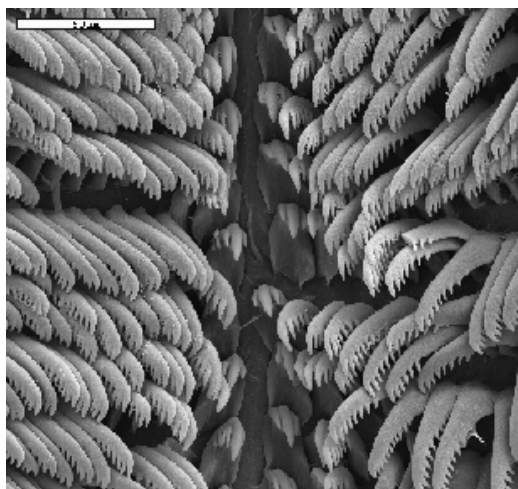
Photo : Christophe QUINTIN

IV NUTRITION

Les opisthobranches, comme les autres gastéropodes, possèdent un organe spécifique pour la nutrition : la radula. Cet organe, sorte de râpe très spécialisée, comporte de nombreuses dents, dont la forme est propre à chaque espèce. De par cette particularité, mais également en raison du fait que la radula se conserve facilement, la détermination des différentes espèces de nu-

dibranches (ainsi que de certains autres ordres des opisthobranthes) s'est longtemps faite sur la base de cet organe particulier. Aujourd'hui, on sait que les différences intraspécifiques peuvent être suffisamment importantes, selon les habitudes alimentaires, pour fausser la détermination (cf. notamment l'étude de A. M. Roberts citée en bibliographie et disponible sur le web).

La radula comporte un grand nombre de rangées de dents similaires. Chaque rangée comporte généralement deux séries de dents latérales et une série de dents centrale. Le nombre de rangées, ainsi que le nombre de dents de chaque série permet de définir la formule radulaire : la coryphelle, *Coryphella pedata*, a ainsi une formule classique de 14x1.1.1 à 26x1.1.1 (traduction : 14 à 26 rangées comportant deux dents latérales et une dent centrale). Les choses peuvent parfois se compliquer avec l'apparition de dents latérales totalement différentes, qui justifient l'apparition de nouveaux nombres dans la formule radulaire (46x11.2.0.2.11 chez une *Limacia clavigera* de 5 mm de long). Le nombre de dents sur chaque rangée dépend évidemment du régime alimentaire. Ainsi, les sacoglosses sont tous herbivores et se nourrissent en aspirant, une par une, le contenu des cellules végétales qui leur servent de nourriture, après avoir ménagé délicatement une ouverture dans la membrane de la cellule. Chez ces animaux, la radula est transformée de manière à optimiser cette aspiration, et la formule radulaire est toujours du type nx0.1.0 (une unique dent centrale, stockée dans un « sac » spécifique lorsqu'elle est usée, ce qui justifie le nom de cet ordre). Chez les brouteurs, la radula est plus large, une rangée pouvant compter plus de 150 dents. Ainsi, un gros *Archidoris pseudoargus* pourra avoir une formule radulaire du type 30x71.0.71 (T.E. Thomson.,1984).



Radula de *Chromodoris purpurea*

Source : Zoología marina—Opisthobranchios de la costa de granada



Dents du sacoglosse *Elysia viridis*

Source : T.E. Thomson—Biology of Opisthobranch molluscs

Chez certaines espèces de nudibranches se nourrissant exclusivement d'éponges, la présence de mégasclères (spicules de grande taille) à la surface de l'éponge pouvait rendre parfois difficile le travail de la radula. Ces espèces ont contourné la difficulté en sécrétant des enzymes permettant de dissoudre l'éponge en surface, puis en aspirant le jus ainsi créé. Ces nudibranches n'ont en général pas de radula, celle-ci étant devenue inutile.

Outre la radula, le système digestif des opisthobranthes est caractérisé par une masse buccale qui contient la radula et le cuticule labial. Ce dernier est constitué de plaques chitineuses, comportant parfois de nombreux éléments constituant la mâchoire. La masse buccale est normalement connectée à la glande salivaire et à l'œsophage. La production de mucus joue souvent un rôle protecteur important chez les opisthobranthes car, en enrobant les particules alimentaires, elle évite ainsi les dégâts à l'estomac, causés par exemple par des cnidoblastes ou par des spicules d'éponge. Ceci s'avère parfois insuffisant, et il a été rapporté que les parois stomacales du gros doridien *Archidoris pseudoargus* étaient souvent transpercées par les spicules des éponges qu'il consomme.

Les opisthobranthes présentent de grandes variété de diète alimentaire mais il existe des similitudes importantes au sein des grands groupes. Ainsi, comme indiqué précédemment, tous les sacoglosses sont herbivores (à l'exception notoire des originaux *Stiliger vesiculosus* et *Olea hansineensis*, qui se nourrissent d'œufs). Ils se nourrissent en aspirant le contenu des cellules, l'une après l'autre. A l'inverse, tous les nudibranches sont carnivores. Les gymnosomes, redoutablement équipés pour la prédation, sont carnivores. Les anaspides sont très généralement herbivores, à l'image des lièvres de mer. La technique alimentaire des lièvres de mer n'est pas aussi fine que celle des sacoglosses. Ces animaux broutent les algues dont ils se nourrissent à l'aide de leur radula, relativement large, à la manière

des vaches. Tout ce qui à le malheur de pousser sur les algues est avalé avec ! Les thécosomes, totalement adaptés à la vie pélagique, sont des suspensivores, se nourrissant donc de zooplancton. Chez certains thécosomes (*Cymbulia* par exemple), la masse buccale a fortement régressé ou disparu (pas besoin de muscles puissants pour mâchouiller du zooplancton !).

Les habitudes alimentaires des nudibranches, carnivores comme on l'a vu plus haut, ont naturellement fait l'objet de nombreuses études. Il est intéressant de noter que les types de proies sont assez étroitement liés au sous-ordre concerné. Ainsi, les doridiens, larges et trapus, sont en général des broueteurs d'éponges, de bryozoaires ou encore de tuniciers. Les aeolidiens pour leur part préfèrent généralement consommer des cnidaires, tout comme les dendronotacés. Certaines espèces de nudibranches sont inféodées à une seule proie : tous les plongeurs connaissent le cas typique de *Discodoris atromaculata* qui, en Méditerranée, se nourrit exclusivement de l'éponge *Petrosia ficiformis*; il existe d'autres cas similaires (*Tritonia hombergi* et l'alcyon blanc *Alcyonium digitatum*, *Archidoris pseudoargus* et l'éponge *Halochondria panicea*, *Hypselodoris orsinii* et l'éponge *Cacospongia scalaris* en Méditerranée). Cette spécialisation peut également être rencontrée chez les sacoglosses ou les notaspides (*Bosellia mimetica* se nourrit ainsi exclusivement de l'algue *Halimeda tuna* en Méditerranée, et d'autres *Halimeda* dans des eaux éloignées, *Oxynoe olivacea* se nourrit de *Caulerpa prolifera*, et quand il n'a rien d'autre à se mettre sous la dent, de *Caulerpa taxifolia*, *Tylonida perversa* se nourrit exclusivement de l'éponge *Aplysina aerophoba*). La plupart des nudibranches sont cependant un peu moins restrictifs sur leur menu quotidien. Ainsi, la flabelline *Flabellina affinis* pourra être observée en train de broueter des *Eudendrium* mais également des orties de mer (*Halocordyle disticha*).

Il peut exister une évolution du régime alimentaire au cours de la vie de l'animal. La petite *Elysia timida* se nourrit ainsi au printemps et à l'été des acétabulaires *Acetabularia acetabulum* et passe aux padines *Padinia pavonica* à l'automne. De même, il a été observé que les jeunes *Dendronotus fondosus* se nourrissent du cnidaire *Sertularia curpressina*. Les individus plus âgés semblent pour leur part préférer les tubulaires *Tubularia indivisa* (proie favorite, malheureusement pour eux, de très nombreux nudibranches).

Les œufs constituent un régime alimentaire très particulier, particulièrement prisé de certaines espè-

ces (nous avons déjà parlé précédemment des sacoglosses *Stiliger vesiculosus* et *Olea hansineensis*, auquel il convient de rajouter les deux nudibranches bien connus *Calma glaucoïdes* et *Favorinus branchialis*). *Calma glaucoïdes* est un cas très particulier parmi les opisthobranches: se nourrissant exclusivement d'œufs de poissons et de céphalopodes, ceux-ci ont la particularité d'être totalement comestibles (comme tous les œufs, par nature). L'anus étant de ce fait inutile, il disparaît dès la phase larvaire chez ce nudibranche. *Favorinus branchialis*, que l'on trouve fréquemment parmi les pontes d'autres nudibranches, peut se nourrir d'autre chose que d'œufs (qui deviennent rares en dehors des saisons adéquates...). Il ne possède donc pas la même particularité anatomique que *Calma glaucoïdes*.

Les nudibranches de nos eaux sont rarement de gros spécimens, à l'exception notable de certains doridiens et, chez les aeolidiens, de *Dondice banyulensis* et de *Hypselorodis picta* (autrement connu sous le nom de *Hypselodoris elegans*, ce dernier nom devant aujourd'hui être proscrit). Certaines grandes espèces des eaux tropicales sont de redoutables carnivores, capables d'avalier directement des proies de taille conséquente. Il en va de même pour certains bullomorphes, le célèbre *Navanax inermis*, que l'on peut rencontrer dans les eaux du golfe de Mexico et qui peut atteindre 25 cm de long, avalant littéralement de gros nudibranches en utilisant son bulbe buccal comme une véritable pompe aspirante.

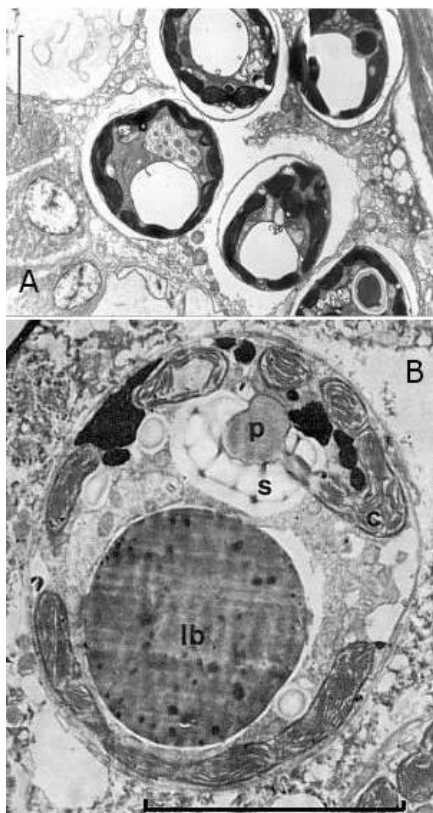


Navanax inermis

Photo : Daniel Geiger

Certains opisthobranches ont trouvé un moyen astucieux, largement répandu dans certains autres embranchements, pour subvenir à leur besoin : l'association avec des algues unicellulaires. Les algues symbio-

tiques peuvent être des zooxanthelles (couleur brune) ou des zoochlorelles (couleur verte). Des études (Mc Farland et Muller-Parker, 1993) menées sur *Aeolidia papillosa*, nudibranche classiquement rencontré en Manche-Atlantique parmi les anémones comme *Actinia equina* ou *Metridium senile*, ont montré que cette espèce privilégiait la cohabitation avec des zooxanthelles plutôt que des zoochlorelles. Parmi les autres espèces connues pour ce type de comportement on peut citer *Spurilla neapolitana* (qui se nourrit d'*Anemonia sulcata*) et *Berghia verrucicornis* (qui se nourrit de *Aiptasia*). Les zooxanthelles sont avalées en même temps que les tissus des cnidaires puis sont séparées par le système digestif du nudibranche et stockées dans des diverticules de la glande digestive au niveau des ceratas (nous aurons l'occasion de revenir de manière plus approfondie sur ces diverticules lorsque nous aborderons les techniques de défense des aëolidiens). Les algues symbiotiques, complètement préservées dans les nudibranches, sont autonomes et, suffisamment éclairées, apportent des éléments nutritifs aux limaces. Il semble que certains nudibranches produisent, comme certains coraux, des substances chimiques capables d'activer les exportations de nutriments chez les zooxanthelles. Les nudibranches concernés peuvent



A : zooxanthelles en place dans un nudibranche (*Pteraeolidia ianthina*)
 B : Coupe au MET d'une zooxanthelle (p: pyrénoloïde, s : grains d'amidon, lb : vacuole, c: chloroplastes)
 Photo : Diane Hugues
 Source : seaslug forum

très bien vivre sans leurs zooxanthelles et il s'agit donc d'une forme relativement primitive d'association. L'étude de Mc Farland et Muller-Parker précitée a par ailleurs montré que les zooxanthelles n'étaient pas retenues très longtemps dans le corps d'*Aeolidia papillosa* (au bout de onze jours, une espèce mise à la diète a expulsé la totalité de ses zooxanthelles ou zoochlorelles, celles-ci étant encore vivantes au moment de leur expulsion).

Les sacoglosses ont pour leur part poussé la symbiose beaucoup plus loin. Le mode de nutrition des sacoglosses conduit à la destruction des cellules végétales qu'ils consomment. Il n'est donc pas possible, dans ce cas, de conserver vivantes des zooxanthelles. Les sacoglosses ont cependant réussi l'exploit de récupérer des chloroplastes (ou les plastes équivalents pour les espèces se nourrissant de rhodophytes) et à les conserver au sein des cellules de leur système digestif (et non plus à l'extérieur des cellules dans des diverticules, comme cela est le cas pour les zooxanthelles des nudibranches). De manière très surprenante, ces chloroplastes restent parfaitement opérationnels au sein de leur nouvel hôte et produisent des protéines comme s'ils étaient encore présents dans leur algue d'origine. Leur durée de vie peut être par ailleurs extraordinairement longue (jusqu'à 8 mois chez *Elysia chlorotica* !).

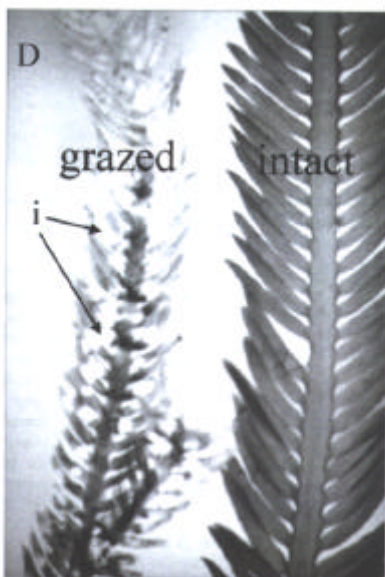


Placida dendritica, un sacoglosse carburant au solaire
 Photo : Bill Rudman
 Source : Seaslug forum

On sait aujourd'hui que, chez les végétaux, les chloroplastes ont pour origine une endosymbiose avec une bactérie capable de photosynthèse. Suite à cette symbiose, une partie du matériel génétique de la bactérie d'origine a quitté le chloroplaste pour rejoindre le noyau de la cellule principale. Certaines protéines nécessaires au fonctionnement des chloroplastes endosymbiotiques des sacoglosses sont théoriquement co-

dées par des gènes situés dans le noyau de l'algue, et pas dans son chloroplaste. De nombreuses études sont actuellement en cours pour essayer de percer ce mystère. A noter que cette symbiose ne se transmet pas d'une génération à l'autre : les larves nouvellement écloses ne possèdent pas de chloroplastes et il faut attendre qu'elles commencent à se nourrir avec leur nourriture définitive pour voir apparaître les premiers chloroplastes dans leur corps.

Pour finir ce chapitre sur la nutrition, il peut être intéressant de noter que de nombreuses recherches sont effectuées afin d'utiliser des opisthobranches comme agent de lutte biologique contre l'algue *Caulerpa taxifolia*. Les premières expériences ont été conduites avec des espèces indigènes (les sacoglosses *Oxynoe olivacea* et *Logifer serradifalci*) (Thierry Thibaut et Alexandre Meinesz, 2000). Ces études se sont avérées non concluantes, nos espèces indigènes ayant un rythme de nutrition trop faible sur *Caulerpa taxifolia* pour pouvoir raisonnablement envisager un effet quelconque en milieu naturel (sauf à ensemercer des zones de façon à disposer de plusieurs centaines d'individus au mètre carré). Les études se sont donc poursuivies avec des espèces d'eaux chaudes, se nourrissant naturellement de cette algue, et en particulier le sacoglosse *Elysia subornata* (Thierry Thibaut et al., 2001). Les résultats obtenus avec cette espèce sont davantage prometteurs mais *Elysia subornata* meurt rapidement dès que la température descend sous les 15°C. Il s'agit d'un obstacle au développement de cette technique biologique, au-delà du fait qu'il n'est jamais très sain d'introduire une nouvelle espèce dans un écosystème, même si cela est fait pour lutter contre une autre espèce proliférante.

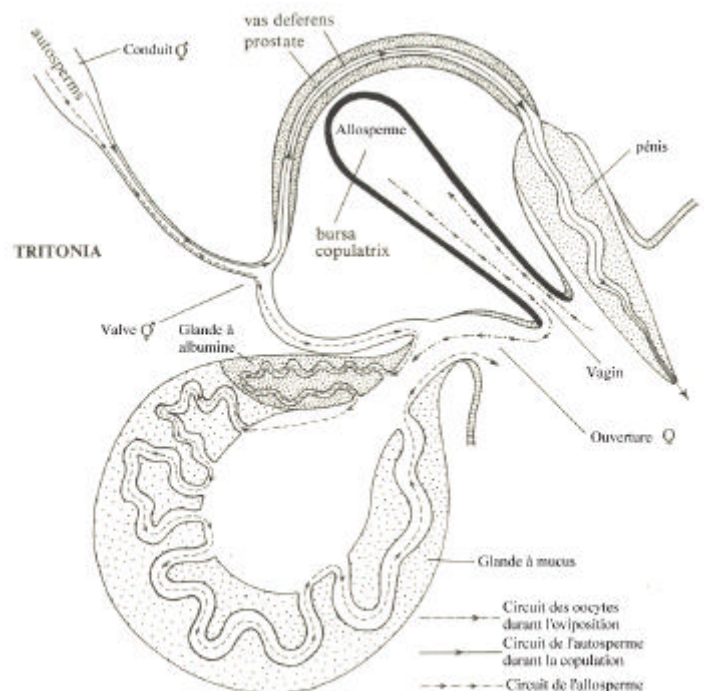


Effet de *Elysia subornata* sur une fronde de *Caulerpa taxifolia*
Source : Thierry Thibaut & al., 2001 (cf. bibliographie)

V REPRODUCTION

Après la nutrition, le second pôle d'intérêt des opisthobranches (j'en entends déjà dire qu'ils ne sont pas les seuls...) est la reproduction. Les opisthobranches sont des animaux hermaphrodites simultanés. A de rares exceptions près (notamment le sacoglosse « bivalve » *Tamanovalva livax*), la fécondation croisée est de rigueur (un individu ne peut pas s'autoféconder avec son propre sperme). Afin d'éviter l'autofécondation, il est nécessaire de mettre en place des dispositions particulières. Chez certaines espèces, les spermatozoïdes sont inactifs lorsqu'ils séjournent dans le corps d'un individu (on parle de l'*autosperme*, pour le différencier du sperme introduit par un congénère, appelé *allosperme*). Ils ne deviennent actifs (donc potentiellement reproducteurs) qu'au contact du partenaire.

L'appareil copulateur des opisthobranches comporte un pénis, habituellement rétractable (le genre *Acteon* possède un pénis non rétractable, qui doit figurer l'anatomie des opisthobranches primitifs), situé à proximité de l'ouverture du vagin. Comme indiqué précédemment, le pénis peut s'ériger grâce à une élévation locale de la pression hémostatique. L'appareil reproducteur hermaphrodite des opisthobranches a profondément évolué depuis l'origine, l'appareil le plus simple ne comportant qu'un seul conduit ayant à sa charge les trois fonctions principales (transport de l'autosperme, de l'allosperme et des oocytes).



Appareil reproducteur de *Tritonia Hombergi*
Source : T.E. Thomson—*Biology of Opisthobranch molluscs*

Chez les opisthobranches modernes, les trois fonctions sont bien séparées, comme on peut le voir sur le schéma précédent. Le conduit hermaphrodite en provenance de l'ovotestis se sépare en un spermiducte et un oviducte.

Pour s'accoupler, les animaux se placent généralement tête-bêche, les organes copulateurs étant placés à droite du corps. Chez certaines espèces, et notamment chez les aplysiidés, la fécondation a lieu au cours de gigantesques « partouzes » regroupant plusieurs dizaines d'individus. Ceux-ci s'accouplent alors en formant des chaînes (le pénis étant introduit dans le vagin d'un congénère différent de celui qui joue le rôle de mâle). Ce type d'accouplement peut également être rencontré chez des nudibranches, comme *Diaphorodoris luteocincta*, avec cependant un nombre plus faible d'individus. Lors de l'accouplement, la fécondation est généralement réciproque, chaque individu ensemençant son partenaire. Il arrive cependant parfois qu'un individu ne joue qu'un seul rôle (ce qui impose à l'autre d'en faire de même...).



Accouplement de deux *Hypselodoris orsinii*
Photo : Christophe Quintin



Ménage à trois chez un doridien indonésien
Photo : Steve Norvich
Source : Underwater Photography (<http://underwaterphotos.com>)

Certains sacoglosses (*Placida dendritica*, *Alderia modesta*, *Limapontia capitata* et certains Elysidés) pratiquent la fécondation traumatique, à l'instar des pratiques, peu recommandables, de certains plathelminthes. Le pénis est constitué d'une structure chitineuse creuse (donc bien rigide), qui est introduite en un point quelconque du corps du partenaire. Ce mode de fécondation né-

cessite une quantité de sperme beaucoup plus importante que la fécondation traditionnelle et l'on ignore quel peut en être l'intérêt sur le plan biologique (la chose s'apparentant plutôt à un gigantesque gâchis).

Parmi les autres bizarreries auxquelles peuvent se livrer les opisthobranches, il convient de signaler les accouplements inter-espèces, observés par plusieurs plongeurs en eaux chaudes. Ces accouplements, probablement infertiles (mais cela reste encore à prouver) serait dus à des failles dans les capacités de reconnaissance entre espèces.

D'une manière générale, bien qu'elle puisse être très rapide chez certaines espèces (quelques secondes), la copulation dure plusieurs heures, voire plusieurs jours (des plongeurs étudiant certains nudibranches ont ainsi pu retrouver aisément leurs cobayes d'un jour à l'autre). Pour réaliser cet « exploit », les opisthobranches disposent parfois d'artifices, le plus en vogue étant la présence d'épines sur le pénis facilitant ainsi le maintien en position. La position et la forme des épines sont des critères permettant une identification sans faute des espèces. Une thésarde (que personne n'osera qualifier de portée sur la chose...) a montré qu'il était possible de classer l'intégralité des nudibranches en se référant uniquement à la forme du pénis et à ses « ornements ».

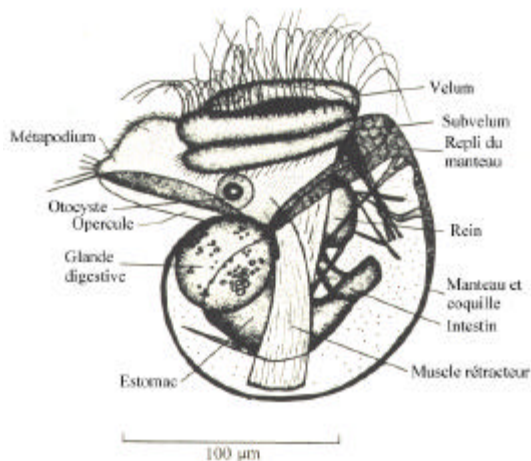


Epines du pénis de *Aplysia depilans*
Source : T.E. Thomson—*Biology of Opisthobranch molluscs*

La ponte a lieu dans un délai plus ou moins long après l'accouplement et forme habituellement de longs rubans, parfois colorés (cas des lièvres de mer), plus ou moins enroulés en spirale et comportant plusieurs milliers, voire plusieurs millions d'œufs (une ponte d'*Aplysia fasciata* pourrait ainsi comporter jusqu'à 25 millions d'œufs). Il convient de noter ici que chez les *Aplysia*, certains individus associés aux « partouzes » pondent pendant le regroupement et il a été démontré (Painter et al., 1998) que les pontes comportaient des phéromones (présentes dans l'albumine et fort justement appelées « attractine ») qui assurent l'attraction des animaux. La forme et la cou-

leur de la ponte sont caractéristiques de l'espèce mais ces caractéristiques sont souvent trop proches les unes des autres pour que l'on puisse reconnaître à coup sûr une espèce à partir de sa ponte. Chez certaines espèces, la ponte est placée directement sur leur plat favori, ce qui favorise la fixation et la métamorphose de la larve, comme nous le verrons plus loin. Comme la quasi-totalité des mollusques, les opisthobranches n'assurent aucune garde des œufs qu'ils ont pondus (ce comportement étant réservé à quelques rares céphalopodes comme notre poulpe méditerranéen).

Les opisthobranches présentent trois types de développement larvaire : le plus commun est la production d'une larve planctonique ciliée, dont la forme rappelle celle de toutes les larves de mollusques (véligère) et dotée d'une coquille. Parfois, la coquille est directement perdue dans l'œuf et la larve qui éclot est alors une reproduction miniature de l'adulte. On parle alors de développement direct si la larve ne subit plus de métamorphose, ce qui ne sera généralement pas le cas chez les opisthobranches (*Cadlina laevis* est un bon exemple de ce type de développement). Plus classiquement, la larve rampante devra encore se métamorphoser et se nourrira à partir de ses propres réserves. On parle alors de larve lécithotrophique, par opposition aux larves se nourrissant de plancton, appelées larves planctotrophiques (prendre garde au fait qu'il existe des larves planctoniques qui sont lécithotrophiques !). Certaines espèces sont capables de passer d'un type de développement à l'autre en fonction de l'état du milieu (*Alderia modesta* favorisera ainsi la production de véligères planctotrophiques lorsque la nourriture vient à manquer, alors que des larves benthiques lécithotrophiques seront produites si la nourriture est abondante). Cette possibilité s'appelle *poecilogonie* (à caser dans une conversation pour faire sérieux...).



Véligère d'*Aplysia depilans*

Source : T.E. Thomson—*Biology of Opisthobranch molluscs*

Les larves véligères évoluent sans difficulté dans le plancton en raison de leur couronne ciliée (ou velum, ce qui vaut le nom commun aux larves planctoniques des mollusques). Outre la nage, le velum sert également à la capture des aliments (une gouttière périphérique ciliée conduit le phytoplancton à la bouche de la larve).



Velum d'une véligère de *Limacina sp.*, mettant en évidence la présence de particules alimentaires (échelle 50 µm)

Source : Craig M. Young—*Atlas of marine invertebrate larvae*

Les larves véligères des opisthobranches se reconnaissent assez facilement grâce à la présence d'un unique rein larvaire proéminent sur la côté droit du manteau, dont le rôle précis n'est pas exactement connu (il interviendrait dans l'ingestion de substances dissoutes). Par ailleurs, l'enroulement de la coquille est sénestre (pointe en haut, l'enroulement se fait vers la gauche), contrairement aux prosobranches chez lesquels l'enroulement est dextre.

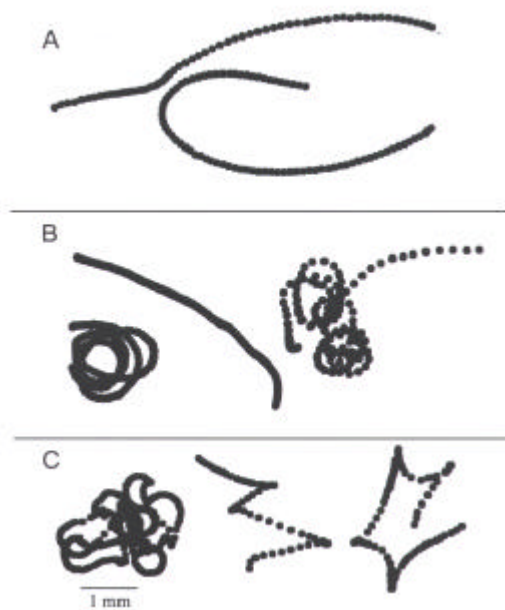


Véligère de *Onchidoris bilamellata* (échelle 100 µm)

Source : Craig M. Young—*Atlas of marine invertebrate larvae*

Très souvent, la larve véligère amorce sa métamorphose lorsqu'elle rencontre des substances chimiques émises par la proie favorite de l'adulte (la métamorphose se produira bien plus tard, voire pas du tout si la larve ne rencontre pas ces molécules). La substance induisant la métamorphose peut également être pro-

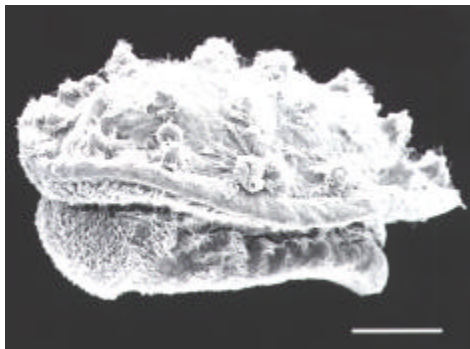
duite par le substrat typique de l'adulte (une algue, un invertébré fixé, etc.). Lorsque la larve est mise en contact avec les substances chimiques précitées, son comportement change brutalement (au lieu de nager en ligne droite, elle se met à tourner ou à effectuer de fréquents changements de direction, jusqu'à toucher le substrat). Ce comportement lui permet ainsi de se poser au plus près de la source. Ceci assure à l'espèce des chances optimales de survie (malgré cela, les pertes sont relativement énormes, seuls quelques individus parvenant à maturité sur les milliers d'œufs contenus dans une ponte). Le même type de comportement peut être retrouvé chez les larves lécithotrophiques, comme le montre la figure ci-dessous.



Evolution des déplacements de la larve lécithotrophique de *Alderia modesta*.

- A : Comportement en eau de mer normale
 B : Comportement en eau de mer à laquelle a été ajoutée un extrait de l'algue *Vaucheria longicaulis*, nourriture de l'adulte, à hauteur de 1%
 C : Comportement en eau de mer extraite directement de *Vaucheria longicaulis* à l'issue d'une marée basse (forte concentration en molécules déclenchant la métamorphose)

Source : Patrick J. Krug et al., 2000 (cf. bibliographie)



Larve de *Onchidoris bilamellata* après métamorphose (échelle 50 µm)
 Source : Craig M. Young—Atlas of marine invertebrate larvae

Signalons enfin que chez au moins une espèce, le céphalaspidé *Haminoea callidegenita*, la métamorphose est induite par un composé qui se trouve dans la masse gélatineuse englobant les pontes. La moitié des œufs de cette espèce poécilogonique éclot en donnant une larve rampante lécithotrophique tandis que l'autre moitié éclot en donnant des larves véligères, également lécithotrophiques. Ces dernières se métamorphoseront au contact de la substance chimiqu présente dans la ponte, alors qu'elles y étaient insensibles auparavant (contrairement aux larves non véligères, qui se sont métamorphosées dans l'œuf en réponse à ce stimulus). Cette espèce, originaire du Pacifique, a été introduite en Méditerranée (lagune de Venise), probablement à l'occasion de la culture de la palourde japonaise *Ruditapes philipinarum*. Elle se trouve aujourd'hui également en abondance dans l'étang de Thau.



Haminoea callidegenita, céphalaspidé poécilogonique récemment introduit en Méditerranée.

Photo : George Brooks

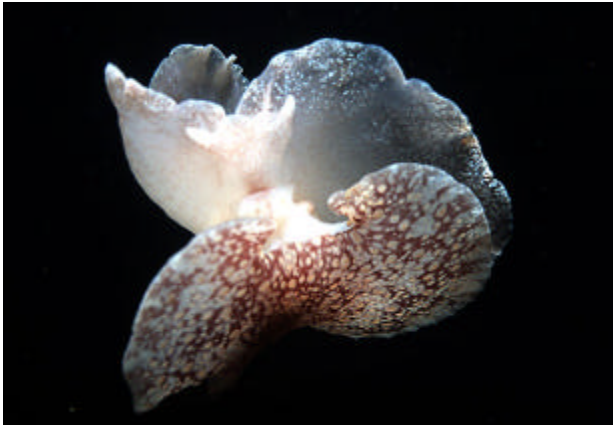
Source : California Academy of Sciences (<http://www.calacademy.org>)

VI MODE DE VIE

La plupart des opisthobranches sont des animaux benthiques, dont la vie planctonique est limitée au stade larvaire comme nous venons de le voir. Certains groupes (sous-ordres des gymnosomes et des thécosomes) ont cependant une vie entièrement pélagique ou planctonique. De même, certains nudibranches se sont adaptés à ce mode de vie (en particulier *Glaucus atlanticus*, dont nous aurons l'occasion de parler plus tard).

De nombreuses espèces benthiques ne sont pas cantonnées au fond et peuvent nager, très souvent afin de pouvoir échapper à un prédateur (et se mettre dans la gueule d'un autre si un poisson vient à passer par là). Parmi les espèces susceptibles de pouvoir nager, il

faut citer bien évidemment la danseuse espagnole *Hexabranhus sanguineus*, bien connue des habitués de mer rouge, mais également, plus près de chez nous, la plupart des lièvres de mer et, plus surprenant, le pleurobranche *Pleurobranchus membranaceus*, qui effectuerait certaines années des regroupements en pleine eau. Le pleurobranche nage sur le « dos », la locomotion étant assurée par des mouvements du pied, qui s'élargit pour l'occasion. Contrairement aux autres opisthobranches nageurs occasionnels, *Pleurobranchus membranaceus* n'utilise pas son manteau pour la locomotion.



Pleurobranchus membranaceus surpris en pleine nage.

Photo : Jim Anderson

Source : Scottish nudibranchs (<http://www.a4454.freemove.co.uk/scotnud1.html>)



Clione limacina, gymnosome typique, parfaitement adapté à la vie pélagique.

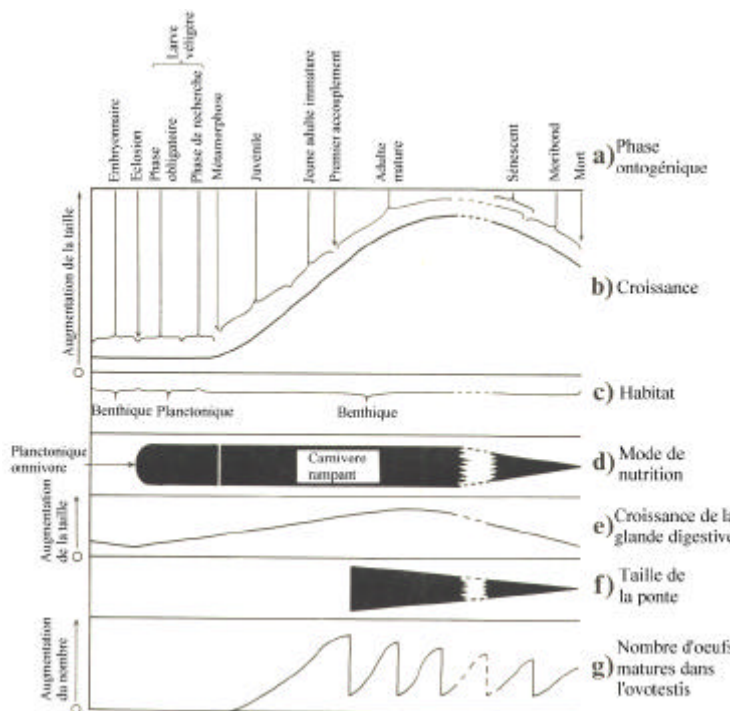
Photo : Marli Wakeling

Source : Sea slug forum (<http://www.seaslugforum.net>)

Chez *Aplysia fasciata*, comme chez *Akera bullata*, la nage s'effectue grâce à l'ondulation des parapodes, sans pratiquement aucun autre mouvement du corps. L'anaspidé *Notarchus punctatus* a pour sa part développé une technique de nage également employée par les céphalopodes : les deux parapodes sont soudés sur la majeure partie de leur longueur, sauf à l'avant et à l'arrière ou subsistent deux siphons (un inhalant et un exhalant). La contraction du volume constitué par les deux parapodes propulse violemment l'eau qui y est

contenue vers l'extérieur, engendrant par réaction un déplacement de l'animal vers l'avant (c'est la propulsion par réaction, aujourd'hui utilisée sur les avions de ligne mais que la Nature avait inventée bien avant nous).

Beaucoup d'opisthobranches ont un cycle de vie très court, bien éloigné de ce que nous pouvons connaître. Ainsi, chez *Elysia subornata*, élevée en laboratoire à 25° C, les larves éclosent 13 jours après la ponte et la maturité sexuelle est atteinte au bout de 67 jours en moyennes après éclosion (Thibaut et al., 2001). Les individus meurent environ à l'âge de huit mois. Chez *Berghia verrucicornis*, l'éclosion a lieu au bout d'une douzaine de jours et la maturité sexuelle est atteinte, en laboratoire, 47 jours après éclosion (Carroll et al., 1990). La vitesse de développement dépend naturellement de la température de l'eau et de l'espèce. Ainsi, les œufs de *Tritonia hombergi*, l'un des plus gros nudibranches européens, n'éclosent qu'au bout de 30 jours dans une eau à 10°C. Les espèces qui vivent dans nos eaux vivent classiquement entre un an et dix-huit mois.



Les différentes phases de vie d'un doridien

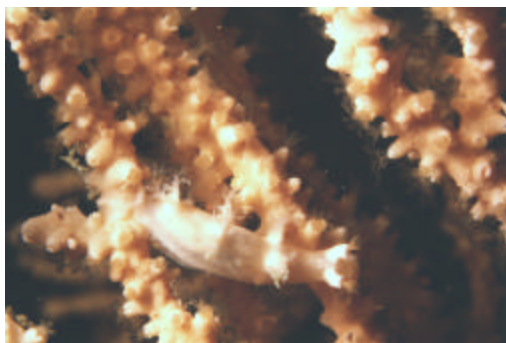
Source : T.E. Thomson—*Biology of Opisthobranch molluscs*

VII DEFENSE

Comme on l'a vu précédemment, la plupart des opisthobranches ont perdu leur coquille dans le courant de l'évolution. Cette singularité anatomique les place a priori dans une position délicate vis à vis des prédateurs potentiels, la coquille des gastéropodes étant ha-

bituellement l'unique mode de défense de ces animaux peu agressifs. Les opisthobranches ont donc dû développer, au fil de l'évolution, de nombreux stratagème leur permettant de survivre malgré ce « handicap ».

Le camouflage constitue assurément le mode de défense le plus rudimentaire (mais pas nécessairement le moins efficace). Cette tactique est très utilisée par les sacoglosses, qui bénéficient une seconde fois des chloroplastes qu'ils incorporent dans leurs tissus (les chloroplastes présentent les mêmes tons que l'algue dont ils sont issus). Ceci rend les sacoglosses particulièrement mimétiques et même un œil aguerri mettra un certain temps à dénicher une *Elysia viridis* dans un *Codium* ou une *Bosellia mimetica* sur son *Halimeda tuna* (voir page 3 pour ceux qui en douteraient encore). Les sacoglosses ne sont évidemment pas les seuls à se camoufler et certains nudibranches n'ont rien à leur envier sur ce point (il suffit par exemple de penser à *Tritonia nilsodhneri* qui vit parmi les gorgones, dont la présence est plus facilement repérée par sa ponte caractéristique).



Tritonia nilsodhneri

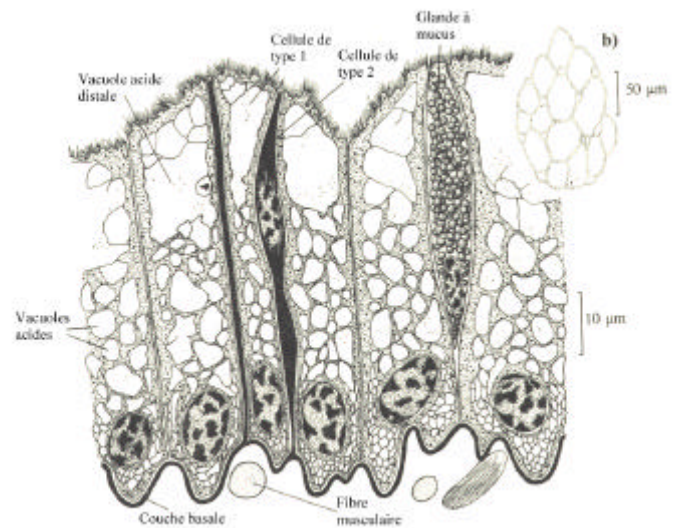
Photo : Christophe Quintin

Le second mode de défense passive réside dans la sécrétion de nombreux spicules, qui rendent l'animal indigeste. Nous avons vu que les doridiens affectionnaient ce type de défense, mais il se rencontre aussi, comme déjà signalé, parmi les acochlidioidés.

Le troisième mode de défense, un peu plus actif, réside dans la fuite. Ce mode de défense est notamment mis en œuvre par certains des opisthobranches nageurs dont nous avons parlé dans le chapitre précédent (pour les autres, la nage a d'autres fonctions que la fuite).

La défense chimique est également à l'ordre du jour chez certaines espèces. Ainsi, de nombreux opisthobranches (céphalispidés du genre *Philine*, pleurobranchomorphes du genre *Pleurobranchus*, *Berthella*, *Berthellina*, *Pleurobranchea*, certains nudibranches du genre *Discodoris* ou *Onchidoris*) sécrètent des acides (acide sulfurique, acide citrique, etc.) qui sont stockés dans

des cellules spécifiques de l'épithélium. En cas d'attaque, ces cellules larguent leur contenu sur l'agresseur, qui ne tardera pas à prendre la fuite. Chez certains pleurobranches, il existe même une glande acide, fortement ramifiée, capable d'expulser de plus grandes quantités d'acide que les cellules épithéliales.



Epithélium de *Pleurobranchus peroni*.

Les cellules de type 1 sont les cellules stockant l'acide sécrété par l'animal. Les cellules de type 2 sont des cellules support. Le dessin b) illustre une vue de dessus de l'épithélium, les cellules de type 2 étant disposées au coin des cellules de type 1

Source : T.E. Thomson—*Biology of Opisthobranch molluscs*

Mais les opisthobranches sont surtout connus pour avoir développé des modes de défense détournant à leur profit certaines armes de leurs proies. Ainsi, de nombreux doridiens, consommateurs d'éponges, récupèrent certaines molécules synthétisées par leurs proies et les incorporent dans la glande digestive, ramifiée, ou dans des cellules spécialisées du manteau. Si certains genres de nudibranches se spécialisent dans certaines molécules (les *Chromodoris*, par exemple, stockent des diterpènes), d'autres espèces sont plus souples. Les molécules stockées peuvent également varier en fonction de la nourriture disponible.

D'une manière générale, les espèces qui se rendent ainsi inconsommables le font savoir en arborant des couleurs vives (on parle alors de couleurs aposématiques). Un bon exemple, connu de tous les plongeurs, est celui du dalmatien *Discodoris atromaculata*. Ce doridien se nourrit exclusivement de l'éponge *Petrosia ficiformis* sur laquelle il passe le plus clair de son temps. Il incorpore des molécules toxiques (notamment des polyacétylènes) sécrétées par une cyanobactérie symbiotique de l'éponge, *Aphanocapsa feldmani*. Cette règle n'est cependant pas absolue et la tylodine *Tylodina perversa*, tout aussi toxique que le

dalmatien pour des raisons similaires, est ainsi particulièrement mimétique sur son éponge, le plongeur pressé pouvant facilement passer à côté d'elle sans la repérer.



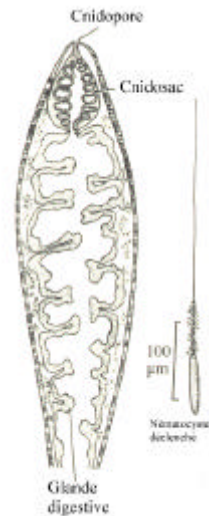
Les couleurs aposématiques de *Chromodoris luteorosa* témoignent de sa toxicité vis à vis des prédateurs éventuels.

Photo : Christophe Quintin

Les lièvres de mer constituent un cas particulier de détournement de substances chimiques. Les algues rouges dont ils se nourrissent contiennent naturellement des pigments (rouges...) appelés phycoérythrine. Lors de la digestion, ces pigments sont légèrement transformés en phycoérythrobiline, puis stockés dans une glande à encre, avec d'autres composants chimiques. En cas d'attaque, le lièvre de mer relâche une encre violette, fortement répulsive qui rend l'animal totalement indigeste. Des expériences (Prince J. et al., 1998) ont été conduites sur *Aplysia californica*, qui ont montré que si l'animal était nourri d'algues vertes il continuait à sécréter un liquide, stocké dans la glande à encre, mais ce dernier est totalement inefficace vis à vis des prédateurs.

Enfin, les aëliidiens ont mis au point une technique défensive redoutable, en récupérant les nématocystes intacts de leurs proies et en les stockant dans des ramifications de leur glande digestive, appelées pour cette raison « cnidosacs ». Au sein des cnidosacs, les nématocystes sont généralement regroupés dans des cellules spécialisées, appelées cnidophores. Les cnidosacs sont en communication avec l'extérieur par un orifice, le cnidopore, qui s'ouvre lorsque l'individu est importuné, relarguant alors le contenu redoutable du cnidosac, généralement de manière partielle, ce qui permet ainsi plusieurs « tirs » en cas de récurrence de la part du prédateur. Il est assez frappant de constater que seuls les types de nématocystes les plus perforants sont conservés dans les cnidosacs, les petits cnidocystes étant pour leur part digérés par l'animal (les cnidaires possèdent en général plusieurs types de nématocystes, localisés à des endroits différents de leur corps et ayant des fonctions défensives différentes. Il existe

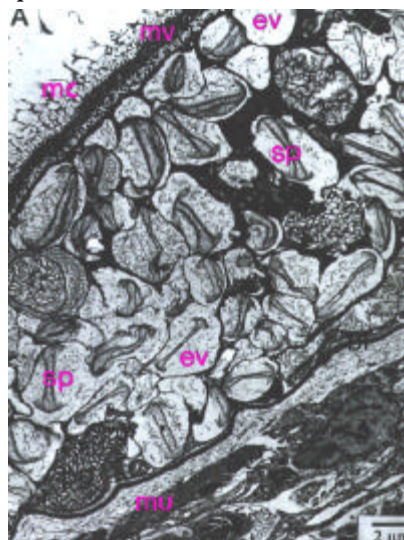
ainsi une vingtaine de types de nématocystes). On ne sait pas encore comment est ce tri est effectué par l'animal.



Coupe d'un cerata

Source : T.E. Thomson—*Biology of Opisthobranch molluscs*

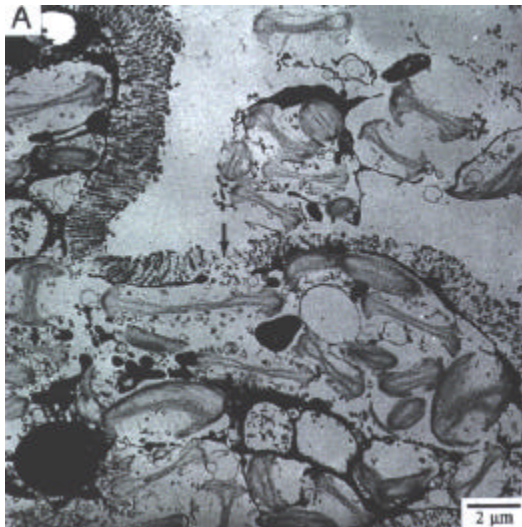
La protection interne du nudibranche contre les nématocystes est assurée par la présence de cellules spécifiques, comportant de larges vacuoles, jouant ainsi le rôle d'édredon. Ces mêmes cellules jouent un rôle actif dans la protection externe des nudibranches contre les cnidoblastes de leur proie (qui se déclenchent nécessairement lorsque le nudibranche se déplace). On a longtemps cru que le mucus, sécrété en abondance par les nudibranches, assurait une protection suffisante, mais il n'en est rien. Le mucus joue un rôle important, mais non suffisant face à des cnidoblastes. Lors d'un contact avec des nématocystes, les muscles du nudibranches présents dans les ceratas se contractent (on ne sait pas encore si cette contraction est réflexe ou volontaire), conduisant à un plissement de l'épiderme et à la libération de spicules sécrétés par l'animal, qui jouent alors le rôle de protection mécanique contre la perforation des cnidoblastes.



Coupe au MET de l'épiderme d'un cerata de *Cratena peregrina*. On y observe nettement les vésicules (ev) et les spicules (sp) qui servent à protéger l'animal des décharges de cnidoblastes de sa proie. Cette microphotographie montre également les muscles (mu), le mucus en surface du cerata (mc) et les microvilli recouvrant le cerata (mv), dont l'une des fonctions est de faciliter la détection des mouvements à proximité immédiate de l'animal.

Source : R. Martin & P. Walter, 2003 (cf. bibliographie)

La réaction de l'épiderme dépend fortement de la nature du cnidoblaste tiré par la proie. Pour les petits cnidoblastes, seuls quelques vésicules sont ouverts, avec lâcher de quelques spicules. Pour les nématocystes les plus perforants, il y a destruction complète de l'épiderme, la membrane basale étant mise à nu. Les expériences conduites par Reiner Martin et Paul Walther ont montré qu'une fine couche épidermique s'était déjà reformée au bout d'une quinzaine d'heures chez les individus ainsi attaqués, ce qui montre les fortes capacités de régénéscence chez les nudibranches pour ce qui concerne les ceratas (nous y reviendront un peu plus tard).



Coupe au MET d'un cerata de *Cratena peregrina* après attaque par des cnidophores d'*Eudendrium racemosum* (peu perforants). On voit nettement le repli de l'épiderme, ainsi que quelques spicules qui ont été relâchés. La flèche indique le point de contact avec les cnidophores, mettant en évidence une zone où les microvilli ont disparu et par où sont sortis les spicules.

Source : R. Martin & P. Walter, 2003 (cf. bibliographie)

Enfin, il convient de garder à l'esprit que si la technique de défense fondée sur les nématocystes, mise en œuvre par les aëolidiens est efficace dans la majeure partie des cas, elle n'est pas une garantie absolue. Il arrive ainsi que l'on observe la présence de plusieurs nudibranches dans le contenu stomacal de certains poissons. Par ailleurs, cette technique de défense n'est pas uniquement passive. En effet, de nombreux aëolidiens sont capables d'orienter leurs ceratas vers le visiteur indelicat afin de renforcer leur protection (nous avons vu précédemment que, même si cela ne saute pas immédiatement aux yeux, les nudibranches disposent de nombreux muscles dans les ceratas).

Contrairement aux autres modes de défense examinés jusqu'à présent, le détournement de nématocystes pour sa propre défense peut avoir un impact sur l'homme. Ainsi, l'aëolidien *Glaucus atlanticus*, dont nous avons parlé précédemment, est un animal adapté

à la vie pélagique (il vit en fait à la surface de l'eau, tête en bas) et qui se nourrit essentiellement de physalies ainsi que, dans une moindre mesure, de méduses du type *Porpita porpita*. Afin de se maintenir en surface, cet animal a développé une technique particulière, en avalant une bulle d'air qu'il conserve dans son estomac (aérophagie permanente !). Il stocke dans ses ceratas les nématocystes de sa proie, extrêmement urticants pour l'homme (et même mortels dans certaines conditions, le phénomène d'anaphylaxie ayant été découvert précisément grâce à ce siphonophore). Un contact d'un baigneur avec cet animal, long de quelques centimètres, sera donc extrêmement douloureux, beaucoup plus douloureux qu'un contact direct avec une physalie car, comme les autres aëolidiens, *Glaucus atlanticus* sélectionne les nématocystes les plus urticants et les concentre dans ses ceratas.



Glaucus atlanticus

Photo : Bill Rudman

Source : Sea slug forum (<http://www.seaslugforum.net>)

Enfin, pour achever complètement le tour de la question, il est intéressant de noter que le détournement de nématocystes n'est pas l'apanage des aëolidiens puisque les représentants de la famille des *hanckokiidés* (dendronotacés) utilisent la même technique. Chez ces animaux, les cnidosacs ne se retrouvent pas seulement dans les ceratas (peu nombreux, comme on l'a vu, chez les dendronotacés) mais également sur les flancs de l'animal).

Après ce mode de défense très efficace, il est nécessaire d'évoquer la capacité importante de beaucoup d'opisthobranches à sacrifier une partie de leur corps, de préférence choisie, au prédateur pour pouvoir s'enfuir (on parle alors d'autotomie). Ce type de défense est tout à fait complémentaire du précédent, un aëolidien n'hésitant pas à céder généreusement quelques ceratas à un prédateur, ces éléments repoussant ensuite très rapidement. Il arrive ainsi fréquemment, en Méditerranée, de rencontrer des gros Dondice banyu-

lensis qui, malgré leurs magnifiques couleurs aposématiques et leur nombreux ceratas, ont subi l'attaque d'un poisson et se retrouve ainsi partiellement chauve. D'autres opisthobranches classiques, comme *Discodoris atromaculata*, sont également capables d'autotomie (partie de manteau dans le cas présent).

Nous finirons de petit tour d'horizon des modes de défense développés par les opisthobranches en évoquant un cas de tricherie visiblement efficace puisque largement mis en œuvre. D'une manière générale, les couleurs aposématiques sont un bon moyen de détourner les prédateurs éventuels, seuls les juvéniles (qui doivent encore apprendre leur métier) pouvant ignorer le message ainsi arboré. Plusieurs opisthobranches ont compris l'intérêt de la chose et, bien que n'étant aucunement toxiques, arborent également de vives couleurs, de préférence similaires à des espèces toxiques. Bien que les exemples ne soient pas très nombreux dans nos eaux, on peut ainsi citer le cas de *Thuridilla hopei*, dont les couleurs ressemblent fortement à celles, aposématiques, des doridiens bleus du groupe *Hypselodoris*, tous toxiques. Du reste, compte tenu de la toxicité d'un grand nombre de nudibranches, les imitateurs sont fréquemment trouvés parmi d'autres embranchements, moins bien lotis par la nature (plathelminthes notamment).



Un exemple frappant d'imitation : le turbellarié *Pseudoceros imitatus* (bien nommé), à droite, à côté du doridien *Phylidiella pustulosa*

Photo : L. Newman

Source : Sea slug forum (<http://www.seaslugforum.net>)

Il convient de garder à l'esprit que les opisthobranches ne mettent jamais en œuvre un seul de ces moyens de défense, mais qu'ils jouent la plupart du temps sur plusieurs tableaux afin d'optimiser leurs chances de survie. Ainsi, *Glaucus atlanticus* ne se contente pas des nématocystes de Physalie, pourtant redoutables. Il utilise également le camouflage, son ventre (exposé à la surface) étant d'un beau bleu et son dos argenté afin de se fondre dans la luminosité ambiante. Dans le même ordre d'idée, *Discodoris atromaculata* accumule

les lignes de défenses : spicules dans le manteau, molécules toxiques empruntées à « son » éponge, couleurs aposématiques, autotomie. Ne jamais mettre ses œufs dans le même panier est souvent la clef de la survie dans la nature !

VIII CONCLUSION

Nous voici arrivés à la fin de ce voyage au pays des « limaces » qui, je l'espère, vous aura permis de découvrir tout l'intérêt que peuvent revêtir ces petites bestioles aux couleurs souvent chatoyantes. Ces animaux font toujours l'objet de nombreuses recherches, dans des domaines extrêmement diversifiés (neurologie, toxicologie, recherche de médicaments contre le cancer, etc.). La plongée sous-marine a permis de développer de manière considérable la connaissance que nous pouvions avoir de ces animaux et certaines espèces, pourtant relativement courantes, n'ont été découvertes que récemment grâce à l'apport de cette technique (*Tritonia nildodhneri* n'a ainsi été décrite par Marcus qu'en 1983 !). La lecture d'un site web comme The Sea slug forum, que je recommande à tous, permet de s'apercevoir que tous les plongeurs peuvent avoir leur rôle à jouer dans l'approfondissement des connaissances sur ces animaux, quelle que soit leurs connaissances en biologie.

Il ne me reste plus qu'à vous souhaiter bonne chasse. N'oubliez pas que la plupart de ces animaux sont petits et discrets. Inutile de parcourir de grands espaces pour les trouver, ni de plonger profond. Les petits fonds sont particulièrement propices à leur découverte pour celui qui sait les dénicher !

IX BIBLIOGRAPHIE

Beaumont A. & Cassier P., 1983._ *Biologie animale, des Protozoaires aux Métazoaires épithélioneuriens Tome 1.*_ Dunod Université, Paris.

Caroll David J., Kempf Stephen C., 1990._ *Laboratory culture of the Aeolid Nudibranch Berghia verrucicornis (Mollusca, Opisthobranchia) : Some aspects of its development and life history.* Biol. Bull. 179:243-253.

Castiello D., Cimino G., De Rosa S., De Stefano S., Izzo G., Sodano G., 1978._ *Studies on the chemistry of the relationship between the opisthobranch Peltodoris atromaculata and the sponge Petrosia ficiformis.* In Biologies des Spongiaires, Editions du CNRS.

Coelho L., Prince J., Nolen T.G., 1998._ *Processing of defensive pigment in Aplysia californica : acquisition, modifica-*

tion and mobilization of the red algal pigment *R-phycoerythrin* by the digestive gland. *The Journal of Experimental Biology* 201, 425-438.

Drushel Richard F., Neustadter David M., Shallenberger Lori Lyn, Crago Patrick E., Chiel Hillel J., 1997._ *The kinematics of swallowing in the buccal mass of *Aplysia californica**. *The Journal of Experimental Biology* 200, 735-752.

Fish J.D. & Fish S., 1996._ *A student's guide to the Seashore*. Cambridge University Press, Cambridge.

Franc A., 1974._ *Les mollusques in Encyclopédie des sciences*. Grange Batelière, Paris.

Garett Cargo David. *Observations on the Ultrastructure and Defensive Behavior of the Cnidosome of *Cratena pilata**. *The Veliger*, Vol.24, n°4:325-327.

Grassé P.P. & Doumenc D, 1993._ *Abrégé de zoologie Tome 1: invertébrés*. Masson, Paris.

Grande C., Templado J., Cervera J.L., Zardoya R., 2002._ *The complete mitochondrial genome of the nudibranch *Roboastra europaea* (Mollusca: Gastropoda) supports the monophyly of Opisthobranchs*. *Molecular Biology and Evolution*, 19: 1672-1685.

Hanten Jeffrey J., Pierce Sindey K., 2001._ *Synthesis of several light-harvesting complex I polypeptides is blocked by cyclohexamide in symbiotic chloroplasts in the sea slug *Elysia chlorotica* (Gould) : a case for horizontal gene transfer between alga and animal ?* *Biol. Bull.* 201 : 34-44.

Hayward P.J. & Ryland J.S., 1998._ *Handbook of the marine fauna of North-West Europe*. Oxford University Press, Oxford.

Higgins Robert & Thiel Hjalmar, 1988._ *Introduction to the study of Meiofauna*. Smithsonian Institution, Washington DC.

Judd Tim, 1998._ *The sequestring of secondary compounds from sponges by nudibranchs*. Colorado State University, Fort Collins.

Krug, P.J., 1998._ *Poecilogeny in an estuarine opisthobranch: planktotrophy, lecithotrophy, and mixed clutches in a population of the ascoglossan *Alderia modesta**. *Marine Biology* 132: 483-494

Krug Patrick J., Zimmer Richard K., 2000._ *Larval settlement : chemical markers for tracing production, transport and distribution of a waterborne cue*. *Marine Ecology Pro-*

gress Series 207:283-296.

Krug Patrick J., Zimmer Richard K., 2000._ *Developmental dimorphism and expression of chemosensory-mediated behavior : habitat selection by a specialist marine herbivore*. *The Journal of Experimental Biology* 203, 1741-1754.

Kubanek Julia, Faulkner D. John, Andersen Raymond J., 2000._ *Geographic variation and tissue distribution of endogenous terpenoids in the northeastern pacific ocean dorid nudibranch *Cadlina luteomarginata*: implications for the regulation of de novo biosynthesis*. *Journal of Chemical Ecology*, Vol.26, n°2:377-389.

Kuenzi Frederick M., Carew Thomas J., 1994._ *Head waving in *Aplysia californica* I. Behavioural characterization of searching movements*. *The Journal of Experimental Biology* 195, 35-51.

Kuenzi Frederick M., Carew Thomas J., 1994._ *Head waving in *Aplysia californica* II. Functional anatomy and muscular activity during behaviour*. *The Journal of Experimental Biology* 195, 53-74.

Kuenzi Frederick M., Carew Thomas J., 1994._ *Head waving in *Aplysia californica* III. Interganglionic pathways underlying the coordination and control of searching movements*. *The Journal of Experimental Biology* 195, 75-90.

Lambert Walter J., 1991._ *Coexistence of hydroid eating nudibranchs : do feeding biology and habitat use matter ?* *Biol. Bull.* 181: 248-260.

Lecointre Guillaume & Le Guyader Hervé, 2001._ *Classification phylogénétique du vivant*. Belin, Paris.

Li Lingjun, Garden Rebecca W., Floyd Philip D., Moroz Tatiana P., Gleeson Juliann M., Sweedler Jonathan V., Pasa-Tolic Ljiljana, Smith Richard D., 1999._ *Egg-laying hormone peptides in the aplysiidae family*. *The Journal of Experimental Biology* 202, 2961-2973.

Martin Rainer, Walther Paul, 2003._ *Protective mechanisms against the action of nematocysts in the epidermis of *Cratena peregrina* and *Flabellina affinis* (Gastropoda, Nudibranchia)*. *Zoomorphology* 122:25-35.

Mc Farland F.K., Muller-Parker G., 1993._ *Photosynthesis and retention of zooxanthellae and zoochlorellae within the Aeolid Nudibranch *Aeolidia papillosa**. *Biol. Bull.* 184:223-229.

Medina, M, & Walsh, P.J., 2000._ *Molecular Systematics of the Order Anaspidea based on mitochondrial DNA Sequence (12S, 16S, and COI)*. *Molecular Phylogenetics and*

Evolution, 15(1), 41-58.

Milne Edwards H., 1848._ *Note sur la classification naturelle des mollusques gastéropodes*. Annales des sciences naturelles de Paris (ser.3) 9, 102-112.

Nolen Thomas G., Johnson P.M., 2001._ *Defensive inking in Aplysia spp. : multiple episodes of ink secretion and the adaptive use of a limited chemical resource*. The Journal of Experimental Biology 204, 1257-1268.

Painter SD, Clough B, Garden RW, Sweedler JV, Nagle GT, 1998._ *Characterization of Aplysia attractin, the first water-borne peptide pheromone in invertebrates*. Biol. Bull. 194 :120-131.

Picton Bernard & Morrow Christine, 1994._ *A field guide to the nudibranchs of the British Isles* . _ Immel Publishing, London.

Pierce Sidney K., Biron Rachel W., Rumpho Mary E., 1996._ *Endosymbiotic chloroplasts in molluscan cells contain proteins synthesized after plastid capture*. The Journal of Experimental Biology 199, 2323-2330.

Poizat C., 1978._ *Gastéropodes mésopsammiques de fonds sableux du golfe de Marseille : écologie et reproduction*. Université Aix-Marseille III, Thèse de doctorat Sciences.

Poizat C., 1985._ *Inventaire préliminaire des gastéropodes opisthobranches mésopsammiques de l'archipel des Embiez (Var, France)*. Vie marine, 6 :1-5

Popescu I.R., Willows A.O.D., 1999._ *Sources of magnetic sensory input to identified neurons active during crawling in the marine mollusc Tritonia diomedea*. _ The Journal of Experimental Biology 202, 3029-3036.

Prince J., Nolen T.G., Coelho L., 1998._ *Defensive ink pigment processing and secretion in Aplysia californica : concentration and storage of phycoerythrobilin in the ink gland*. The Journal of Experimental Biology 201, 1595-1613.

Riedl Rupert, 1983._ *Fauna und Flora des Mittelmeeres*. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.

Rivest Brian R., 1992._ *Studies on the structure and function of the larval kidney complex of prosobranch gastropods*. Biol. Bull. 182: 305-323

Roberts Anna-Marie. _ *A comparison of the feeding behaviour and the functional morphology of radula structure in Nudibranchs*. Van Midert College, University of

Durham.

Rumpho Mary E., Summer Elizabeth J., Green Brian J., Fox Theodore C., Manhart James R., 2001._ *Mollusc/algal chloroplast symbiosis : how can isolated chloroplasts continue to function for months in the cytosol of a sea slug in the absence of an algal nucleus ?*. Zoology, 104: 303-312.

Schein Catherine H., Nagle Gregg T., Page Jason S., Sweedler Jonathan V., Xu Yuan, Painter Sherry D., Braun Werner, 2001._ *Aplysia Attractin: Biophysical Characterization and Modeling of a Water-Borne Pheromone*. Biophys J, p. 463-472, Vol. 81, No. 1.

Sutton D.C., Hoegh-Guldberg O., 1990._ *Host-zooxanthella interactions in four temperate marine invertebrate symbiosis : assessment of effect of host extracts on symbionts*. Biol. Bull. 178: 175-186.

Thibaut Thierry, Meinesz Alexandre, 2000._ *Are the Mediterranean ascoglossan molluscs Oxynoe olivacea and Lobiger serradificaldi suitable agents for a biological control against the invading tropical alga Caulerpa taxifolia ?* C.R. Académie des sciences, Paris, Elsevier.

Thibaut Thierry, Meinesz Alexandre, Amade Philippe, Charrier Stéphane, De Angelis Kate, Ierardi Santina, Mangialajo Luisa, Melnick Jennifer, Vidal Valérie, 2001._ *Elysia subornata (Mollusca) a potential control agent of the alga Caulerpa taxifolia (Chlorophyta) in the Mediterranean Sea*. J. Mar. Biol. Ass. UK, 81, 497-504.

Thiele J., 1929-1931._ *Handbuch der systematischen Weichtierkunde, vol. 1*. Jena, Verlag von Gustav Fischer.

Thiele J., 1931._ *Handbuch der systematischen Weichtierkunde, vol. 2*. Jena, Verlag von Gustav Fischer.

Thollesson Michael, 1999 a._ *Phylogenetic analysis of Euthyneura (Gastropoda) by means of the 16S rRNA gene : use of a 'fast' gene for 'higher level' phylogenies*. _ Proceedings of the Royal Society of London B(1999) 266, 75-83.

Thollesson Michael, 1999 b._ *Phylogenetic analysis of dorid nudibranchs (Gastropoda : doridacea) using the mitochondrial 16S rRNA gene*. _ Journal of Molluscan Studies, 65, 335-353.

Thollesson Michael, 2000._ *Increasing fidelity in parsimony analysis of dorid nudibranchs by differential weighting, or a tale of two genes*. _ Molecular Phylogenetics and Evolution vol. 16, N°2, August, pp. 161-172.

Thomson T.E., 1976. _ *Biology of Opisthobranch molluscs*

Volume 1 & 2. _ The Ray Society, London.

Thomson T.E., 1988. _ *Molluscs : Benthic Opisthobranchs (Mollusca : Gastropoda)*. _ Synopsis of British Fauna n°8 (second edition). Linean Society of London and The Estuarine and Brakish-water Sciences Association.

Tillier S., Masselot M., Philippe H., Tillier A., 1992. _ *Phylogénie moléculaire des Gastropoda (Mollusca) fondée sur le séquençage partiel de l'ARN ribosomique 28S*. _ Compte rendu de l'Académie des Sciences de Paris III 314, 79-85.

Tillier S., Masselot M., Guerdoux J. Tillier A., 1994. _ *Monophyly of major gastropoda taxa tested from partial 28S-rRNA sequences, with emphasis on Euthyneura and hot-vent limpets Peltospiroidea*. _ Nautilus 108, 122-140.

Vogel Günter & Angermann Hartmunt, 1994. _ *Atlas de la biologie*. La Pochothèque.

Winnepennickx Birgitta, Backeljau Thierry, De Wachter Rupert, 1996. _ *Investigation of Molluscan Phylogeny on the Basis of 18S rRNA Sequences*. _ Molecular Biology and Evolution 13(10):1306-1317.

Young Craig M., 2002. _ *Atlas of marine invertebrate larvae*. Academic Press.

Zimmer Richard K., Butman Cheryl Ann, 2000. _ *Chemical signaling processes in the marine environment*. Biol. Bull. 198:168-187.

Žuljevic Ante, Thibaut Thierry, Elloukal Hind, Meinesz Alexandre, 2001. _ *Sea slug disperses the invasive Caulerpa taxifolia*. J. Mar. Biol. Ass. UK, 81, 343-344.

IX LES OPISTHOBANCHES SUR LA TOILE

La liste de liens que je vous propose ici n'a évidemment rien d'exhaustif. Elle vous permettra cependant de vous lancer dans la démarche. J'ai classé les sites en quatre catégories : les incontournables, les espèces de chez nous, les espèces exotiques et divers. Les nudibranches passionnant beaucoup de plongeurs dans le monde, votre quête sur la toile n'est pas prête de s'achever !

Les incontournables :

Seaslug.com <http://www.seaslug.com/> (La bible !)
Biliographia nudibranchia <http://scilib.ucsd.edu/sio/>

indexes/mcdonald.html

Checklist of European Marine Mollusca (CLEMAM)

<http://www.somali.asso.fr/clemam/index.clemam.html>

Slugsite <http://slugsite.tierranet.com/>

The seaslug forum <http://www.seaslugforum.net>

Nudibranch glossary <http://www.biology.ucsc.edu/classes/bio1611/NUDI/glossary.html>

A List of the Worldwide Food Habits of Nudibranchs

<http://people.ucsc.edu/~mcduck/nudifood.htm>

Slugcity <http://www.life.uiuc.edu/r-gillette/>

Les opisthobranches de chez nous :

Zoología marina—Opisthobranchios de la costa de granada <http://www.ugr.es/~lstocino/>

Medslugs <http://www.medslugs.de>

Nudibranches of the British Isles <http://www.pictonb.freereserve.co.uk/nudibranchs/index.html>

Norwegian nudibranchs <http://www.ntnu.no/~vmzotbak/nudibranchia/index.htm>

Scottish nudibranchs <http://www.a4454.freereserve.co.uk/scotnud1.html>

M@re nostrum—opisthobranchios <http://www.marenostrum.org/vidamarina/animalia/invertebrados/moluscos/gasteropodos/opisthobranchios/index.htm>

I Nudibranchi del Mediterraneo <http://www.retenatura.it/nudibranchi/index.htm>

Nembro (site sur les nudibranches et les plathelminthes) <http://www.nembro.info/>

Berghia verrucicornis, a nudibranch predator of the aquarium « weed » anemone Aiptasia http://www.breeders-registry.gen.ca.us/Reprints/azaa/1996/berghia_azaa.htm

Pour les amateurs d'eaux chaudes :

Dive-Oz http://www.diveoz.com.au/nudibranchs/nudibranch.asp?info=main_page

Opisthobranchs from Manado <http://www.edge-of-reef.com/opisthobranchi/opisthobranchien.htm>

Okinawa slug site <http://rfbolland.com/okislugs/index.html>

Nudibranchs of Costa Rica <http://www.slugophile.org/>

Aqualife <http://www.aqua-life.com/gallery.html>

Umiushi Japanese sea slugs <http://www.umiushi.info/eng/index.html>

Nudibranchs of Eastern Australia <http://members.iinet.net.au/~diving/nudibranchs/index.htm>

Subaqua pictures <http://www.subaqua.ch/nudibranchs.htm>

Slug collection (limaces d'Okinanawa) <http://www.cosmos.ne.jp/~breach/slug%20idx.html>

Jeff's Nudibranch site and coral reef gallery (Phillippines) <http://divegallery.com/>

British Columbia Creature Page <http://www3.bc.sympatico.ca/kerryw/creature/creature.htm#Nudibranchs>

A taxonomic key for Pacific Coast nudibranchs <http://www.biology.ucsc.edu/classes/bio1611/NUDI/nudi.html>

Sharif's malaysian slug site <http://www.eperak.com/slugsite/gallery.html>

Fabio's nudibranchs gallery <http://www.wgn.net/~fabio/>

gallery/nudibranch.htm

Divers :

Veliger larva homepage http://www.auburn.edu/academic/science_math/old_zoology/veliger.html

Cyberbranchaea - Optimal Foraging Simulation

<http://www.life.uiuc.edu/slucity/cyberslug.html>

The Simple Neuroanatomy of *Aplysia* and its Benefit to

Neurophysiological Research <http://academic.uofs.edu/student/englotd2/storyboard.htm>

Evolution of colors in Nudibranchs <http://www.accessexcellence.org/BF/bf07/gosliner/>