

# ÉTUDE SUR L'ALIMENTATION D'*AEOLIDIA PAPI LLOSA* L.

par

Jean-Claude Moreteau

Station biologique de Roscoff et Laboratoire de Zoologie, Université Paris-Sud,  
Centre d'Orsay - 91405 Orsay

## Résumé

Après une étude biologique d'*Aeolidia papillosa* en milieu naturel (herbier des environs de Roscoff), ce travail aborde l'adaptation alimentaire du Nudibranche à ses proies (les Actiniaires). A partir de l'étude du cnidome des proies, on établit un coefficient de présence pour chaque type de cnidocyste dans chaque tissu. Une analyse qualitative et quantitative des fèces du prédateur permet de dégager certains faits. Les basitriches sont stockés dans les sacs cnidophores et sont aussi rejetés régulièrement. Tous les autres cnidocystes, à part les mastigophores microbasiques, sont rejetés très rapidement et sans subir de dégradation. Par contre, les mastigophores microbasiques sont rejetés plus tardivement et en grande partie dégradés. La quantité de chaque type de cnidocyste dans les fèces confirme que le prédateur n'a pas la même appétence envers les différents tissus. Il existe une bonne relation entre le comportement prédateur du Nudibranche et son appétence envers les différents tissus de la proie.

## Introduction

Les préférences alimentaires d'*Aeolidia papillosa* ont fait l'objet de nombreuses observations. Cela a permis de dresser la liste des proies du Nudibranche (Miller, 1961 ; Swennen, 1961 ; Waters, 1973 ; Edmunds et coll., 1974 pour ne citer que les travaux les plus récents). Corrélativement, des études ont porté sur le choix de la proie par ce Nudibranche (Stehouwer, 1952 ; Braams et Geelen, 1953 ; Waters, 1973 ; Edmunds et coll., 1974), ainsi que sur les réactions des Actiniaires vis-à-vis du prédateur (Robson, 1966 ; Waters, 1973 ; Edmunds et coll., 1976). Le problème de la relation proie-prédateur est donc bien connu. Par contre, trois aspects de la question n'ont été que très peu étudiés.

Depuis la démonstration de Cuénot (1907), on sait que les cnidocystes des Aeolidiens proviennent des proies ingérées. L'inocuité des cnidocystes de la proie envers *Aeolidia* est signalée par tous les auteurs ayant étudié cette espèce. Mais la façon dont sont stockés les cnidocystes dans les sacs cnidophores des cirres du Nudibranche et leur éventuelle utilisation, n'a fait l'objet que de recherches très fragmentaires ou dispersées. Tardy (1964) a montré que, chez *Aeolidiella alderi*, les cirres pré-oraux étaient utilisés comme moyen d'attaque de la proie, mais il s'agit d'un des seuls travaux à ce sujet. Tout récemment, Edmunds et coll. (1976), en

étudiant les réactions des Actiniaux à l'attaque de l'Aeolidien, ont aussi décrit un phénomène analogue.

Aucune observation n'ayant été menée dans la nature, le présent travail apporte des éléments pour tenter de combler cette lacune. En utilisant des observations en aquarium et dans la nature, tant à marée basse qu'à marée haute, à l'aide du scaphandre autonome, j'ai essayé de relier les observations faites dans les différents cas.

Enfin, le devenir des cnidocystes après leur ingestion par le prédateur constitue la deuxième partie de ce travail.

#### A) *AEOLIDIA PAPILLOSA* DANS SON MILIEU NATUREL

Dans la région de Roscoff (Finistère-Nord), *Aeolidia* n'est présent que peu de mois dans la zone des marées. Différents auteurs (Hecht, 1895 ; de Beauchamp, 1914 ; Dautzenberg et Fischer, 1925) signalent son apparition en février, son abondance en avril-mai et sa disparition en fin juillet. Swennen (1961), en Hollande, note la présence de l'espèce au printemps et à l'automne. Mes observations à Roscoff confirment la date d'apparition de l'espèce vers la mi-janvier avec un maximum en mars, mais sa disparition peut avoir lieu dès la deuxième quinzaine de juin. Je n'ai pu, même en aquarium, conserver d'Aeolidiens au-delà du début de juillet. Le décalage dans le temps que l'on constate entre les observations des auteurs et les miennes quant à la présence des *Aeolidia* dans la zone des marées, est probablement dû à des différences de conditions climatiques entre les années d'observations. Il est toutefois nécessaire de signaler qu'au mois de décembre, on ne trouve aucun *Aeolidia*, même dans la zone située au-dessous du zéro des sondes. Par contre, trois semaines plus tard, j'ai pu récolter des exemplaires de plus de 20 g de poids frais (soit près de trois fois le poids moyen de l'espèce). Cela permet de supposer, en suivant Swennen (1961), que les plus gros individus de l'espèce survivent probablement après leur disparition de la zone des marées. De nombreuses plongées en scaphandre autonome sur l'herbier et dans ses environs (jusqu'au maërl situé à 20 m au-dessous du zéro des sondes), ne m'ont jamais permis de trouver l'espèce en dehors de l'époque citée plus haut. A ce point de vue, le problème reste entier.

##### 1) La population d'*Aeolidia* dans l'herbier de Pempoul.

L'herbier où les récoltes ont été faites a été choisi pour son abondance en *Aeolidia*. En effet, si ce Nudibranche est commun à Roscoff, il n'y est jamais abondant sauf en quelques endroits précis ; l'herbier de Pempoul fait partie de ces endroits. Il présente, en outre, l'avantage d'être vaste et en voie d'extension. Il est formé de grandes plaques de Zostères qui se prolongent sous le zéro des

sondes. Les facteurs physico-chimiques qui y règnent sont bien connus depuis les travaux de Blois et coll. (1961).

La densité des *Aeolidia* reste à peu près constante sur toute la surface étudiée de l'herbier (environs immédiats de la balise de Trebunnec, soit environ trois hectares) et durant tous les mois où l'espèce est présente. La densité est de 5 individus/200 m<sup>2</sup> environ. Les animaux ne sont pas répartis d'une façon homogène mais en agrégats de 2, 3 ou 4 individus. A marée basse, les individus sont plus ou moins enfouis dans le sédiment. Ce thigmotropisme positif se retrouve d'ailleurs en aquarium. Alors que les animaux sont immobiles à marée basse, ils se mettent à ramper entre les *Zostères* et les Sabelles lorsque le flot arrive. C'est très probablement durant cette période d'immersion que se déroule la phase alimentaire, laquelle n'est pas obligatoirement interrompue lorsque la marée descend.

## II) Les proies d'*Aeolidia papillosa* dans l'herbier.

Deux espèces d'Actiniaires sont surtout représentées dans l'herbier : *Anemonia sulcata* Pennant et *Calliactis parasitica* Couch dans les proportions respectives de 3/4 et 1/4. En fait, *Calliactis* ne

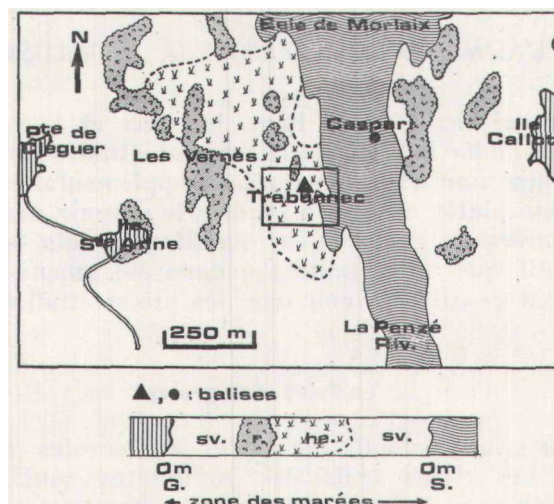


FIG. 1

Carte schématique de l'herbier de Pempoul,  
d'après la carte n° 582 du Service hydrographique de la Marine.

Le rectangle entourant la balise de Trebunnec correspond à la zone étudiée (environ 3 ha). Om G. : niveau du zéro géographique ; Om S. : niveau zéro des sondes (niveau zéro de la mer); sv. : sédiment sablo-vaseux; r. : roche; he. : herbier.

fait pas partie des proies habituelles de l'Aeolidien ; la mobilité du Pagure, donc celle de l'Actinaire, ne permet pas au Nudibranche une prédation importante. L'essentiel de l'alimentation du prédateur est constitué par l'anémone de mer. Toutefois, la proximité immédiate des rochers (Fig. 1), laisse supposer que les Actiniaires qu'on y trouve (*Actinia equina* L., *Actinia fragacea*

Thugwell et *Tealia felina* L. forma *coriacea* Cuv.) font aussi partie des proies de l'Aeolidien. La couleur de certains *Aeolidia* ne laisse aucun doute sur la présence d'*Actinia equina* dans leur alimentation.

L'observation dans la nature appelle quelques commentaires. Il est facile de constater qu'en aquarium, *Aeolidia* attaque à peu près tous les Actiniaires qui lui sont proposés — à de rares exceptions près — or il n'en est pas de même dans la nature. Certes, l'Aeolidien peut, potentiellement, se nourrir de tous les Actiniaires, mais il y a déjà limitation dans la nature par le seul fait que tous les Actiniaires ne cohabitent pas avec *Aeolidia*. De plus, les défenses dans la nature de certains Actiniaires n'ont rien à voir avec celles dont ils disposent en aquarium. Le cas le plus typique, outre celui de *Calliactis* cité plus haut, est celui de *Cereus pedunculatus* Penant. Cet Actiniaire, dans son milieu, s'enfouit dans le sédiment dès le premier contact avec l'Aeolidien, échappant ainsi à coup sûr au prédateur.

L'observation dans la nature a permis de relever les trois espèces d'Actiniaires qui subissent principalement la prédation : *Anemonia sulcata*, *Actinia equina* et, éventuellement, *Tealia felina* forma *coriacea*.

## B) L'ALIMENTATION D'*AEOLIDIA PAPULOSA*.

Comme je l'ai signalé plus haut, le choix et le comportement alimentaire à *Aeolidia* ont été suffisamment étudiés pour qu'il soit inutile de refaire une expérimentation supplémentaire à ce sujet. Je me suis donc plutôt attaché à étudier le devenir des cnidocystes des proies ingérées au cours de la digestion et cela tant au point de vue qualitatif que quantitatif. J'ai donc été amené à définir le plus précisément possible le cnidome des proies étudiées.

### 1) Le cnidome des proies.

La nomenclature adoptée pour les cnidocystes est celle de Weill (1937). Les tissus frais des Actiniaires sont étudiés sur écrasement et observés au microscope en contraste de phase après, ou non, coloration au rouge neutre. Il n'est tenu compte que des cnidocystes trouvés *in situ*. Pour les trois espèces étudiées, il y a pratiquement toujours bon accord entre les résultats de Weill et les miens. Néanmoins, j'ai parfois trouvé des différences dans les tailles. Par exemple, pour les mastigophores microbasiques des bourrelets entéroïdes d'*Actinia equina*, Weill donne une taille variant de 25 à 35  $\mu$ m ; mes résultats indiquent une taille plus faible — de 20 à 30  $\mu$ m — mais ces différences ne semblent pas avoir une réelle importance.

Du fait de l'abondance des spirocystes dans les tentacules des Actiniaires étudiés et dans les fèces du prédateur, ceux-ci sont considérés au même titre que les cnidocystes *sensu stricto*.

### a) Méthode d'estimation quantitative.

L'estimation du nombre de cnidocystes contenu dans chaque tissu présente un intérêt primordial pour cette étude. En effet, l'Aeolidien ne s'attaque pas de la même façon aux différents tissus ; on doit donc retrouver, dans les fèces du prédateur, des proportions variables selon les tissus ingérés.

Cette estimation a porté sur deux points. Tout d'abord une estimation de la densité d'un ou plusieurs types de cnidocystes dans un tissu, ensuite, une estimation de la surface de ce tissu. Le produit de ces deux valeurs ramené en pourcentage au total des produits donne, pour chaque type de cnidocyste et dans chaque tissu, un coefficient de présence relatif.

A partir de l'écrasement d'une quantité constante de tissu, les cnidocystes sont comptés sur une trentaine de champs de microscope; on obtient ainsi la densité d'un type de cnidocyste pour un tissu donné.

L'estimation de la surface se fait en deux temps. Après avoir pesé un fragment de tissu, on en mesure la surface. Le poids total du tissu, à l'aide du rapport surface/poids du fragment, permet le calcul de la surface totale du tissu. Cette estimation de la surface du tissu est rapportée à la surface totale calculée des différents tissus et exprimée en pourcentage.

### b) Le cnidome d'*Anemonia sulcata*.

Les résultats obtenus sont consignés dans le tableau suivant :

Types de cnidocystes	Spirocystes	Atriches	Basitriches	Mastigophores microbasiques	Surface du tissu (pourcentage)	Total par tissu
<b>Tissus</b>						
Tentacules .....	68,75	—	27,51	—	89,2	96,26
Acrorrhages ....	0,03	0,17	—	—	0,5	0,20
Paroi du corps.	—	0,24	1,27	—	5,0	1,51
Paroi pharyngienne .....	—	—	1,49	—	2,1	1,49
Bourrelets entéroïdes .....	—	—	0,31	0,23	3,2	0,54
<b>Total par type de cnidocyste ..</b>	<b>67,78</b>	<b>0,41</b>	<b>30,58</b>	<b>0,23</b>	<b>100,0</b>	<b>100,00</b>

Ce tableau des coefficients de présence des divers types de cnidocystes appelle quelques commentaires. Tout d'abord, on peut remarquer que les cnidocystes (au sens large puisque cela comprend les spirocystes) des tentacules représentent plus de 95 p. 100 des cnidocystes totaux. Si l'on exclut les spirocystes, on voit que les basitriches restent les plus nombreux. Cette importance des tentacules est à relier au comportement défensif de l'espèce qui n'a que ceux-ci comme moyen de défense contre le prédateur.

c) Le cnidome *d'Actinia equina*.

Toujours selon les mêmes méthodes, on obtient les coefficients de présence suivants :

Types de cnidocystes	Spirocystes	Atriches	Basitriches	Mastigophores microbasiques	Surface du tissu (pourcentage)	Total par tissu
Tissus						
Tentacules .....	75,20	—	18,34	—	73,9	93,54
Acrorrhages ...	—	1,82	—	—	1,2	1,82
Paroi du corps.	—	0,15	1,06	—	12,2	1,21
Paroi pharyngienne .....	—	—	0,66	—	4,7	0,66
Bourrelets entéroïdes .....	—	—	1,2	1,57	8,0	2,77
Total par type de cnidocyste ..	75,20	1,97	21,26	1,57	100,0	100,00

Les coefficients de présence des cnidocystes ne diffèrent pas fondamentalement de ceux *d'Anemonia sulcata*. Par contre, il y a baisse importante de la surface des tentacules. Cela doit être relié au fait que l'espèce ayant la possibilité de se rétracter, les tentacules ne sont plus le seul moyen de défense de l'animal.

d) Le cnidome de *Tealia felina coriacea*.

Pour la troisième espèce étudiée, on obtient les chiffres suivants :

Types de cnidocystes	Spirocystes	Basitriches	Mastigophores microbasiques	Surface du tissu (pourcentage)	Total par tissu
Tissus					
Tentacules .....	63,93	14,17	—	63,0	78,10
Paroi du corps.	—	11,76	—	18,2	11,76
Paroi pharyngienne .....	—	0,89	—	6,5	0,89
Bourrelets entéroïdes .....	—	0,72	8,53	12,3	9,25
Total par type de cnidocyste ..	63,93	27,54	8,53	100,0	100,00

Ici, quelques faits sont à noter. Alors que chez les deux espèces précédentes, tous les basitriches étaient à peu près iden-

tiques, chez *Tealia felina coriacea*, il en existe deux types très différents : les basitriches de la paroi pharyngienne ayant jusqu'à 120 µm de longueur ; les autres basitriches, ayant de 15 à 40 µm de longueur.

Cela permet de retrouver et de différencier les basitriches dans les fèces de l'Aeolidien.

Comme chez *Actinia equina*, les tentacules ont une surface faible, comparativement à celle observée chez *Anemonia*. Dans le système de défense de *Tealia*, les tentacules ne sont plus les seuls à intervenir, la rétraction et la nature coriace du pied (comme le nom de la forme l'indique) sont d'excellentes protections. On peut aussi noter, à la différence des deux autres espèces, que les cnidocystes des tentacules sont disposés d'une façon très régulière, disposition qui pourrait leur conférer une efficacité plus grande.

#### d) Comparaison des trois cnidomes.

Si *Actinia* et *Anemonia* peuvent être rapprochées, *Tealia*, par contre, en diffère nettement, tant par le fait que les cnidocystes des tentacules ne représentent que 75 p. 100 des cnidocystes totaux que par la grande variabilité de la taille des basitriches. Cette scission en deux groupes est à lier aux choix alimentaires de l'Aeolidien. Les travaux de Stehouwer (1952), de Braams et Geelen (1953) ont montré qu'*Anemonia sulcata* et *Actinia equina* ont, à peu près, le même pouvoir attractif envers *Aeolidia*. Mes observations à Roscoff confirment ces résultats. Le pouvoir attractif de ces deux Actiniales envers *Aeolidia papillosa* est à peu près huit fois supérieur à celui de *Tealia*. Les travaux de Edmunds et coll. (1974) ne montrent pas une différence aussi nette entre *Anemonia* et *Tealia*.

On constate donc que *Tealia* se différencie nettement des deux autres Actiniales tant au point de vue cnidome qu'au point de vue pouvoir attractif vis-à-vis de l'Aeolidien. Il nous est alors permis de penser qu'une relation existe entre le pouvoir attractif et le cnidome de la proie.

#### II) Les sacs cnidophores des cirres dorsaux d'*Aeolidia papillosa*.

Chez tous les Aeolidiens, je n'ai jamais trouvé qu'un seul type de cnidocyste dans les sacs cnidophores : des basitriches. Ceux-ci sont toujours abondants et parfaitement efficaces (planche I, 1). Le rôle du sac cnidophore peut être celui d'un moyen de défense — et même d'attaque —, ce qui correspondrait aux observations de Tardy (1964) chez *Aeolidiella alderi*. Il est aussi possible que le sac cnidophore ait un rôle excréteur (Streble, 1968) bien qu'*Aeolidia* rejette d'une façon régulière des basitriches par l'intermédiaire des fèces, comme il est montré ci-après.

### III) La digestion des cnidocystes.

En fait, il s'agit d'étudier ce que deviennent les cnidocystes tant quantitativement que qualitativement. Cette étude a surtout porté sur *Actinia equina* bien que *Tealia* et *Anemonia* aient fait également l'objet d'expériences.

On observe régulièrement, à la suite d'une prise de nourriture, le contenu des sacs cnidophores et des fèces. La quantité de cnidocystes est évaluée selon le même principe que pour l'étude des tissus des Actiniaires. Pour une question de commodité, on exprime la quantité de cnidocystes selon le barème suivant :

$q \geq 50$	cnidocystes/surface	: très abondants
$10 \leq q < 50$	cnidocystes/surface	: abondants
$5 \leq q < 10$	cnidocystes/surface	: communs
$1 \leq q < 5$	cnidocystes/surface	: présents
$q \geq 20$	cnidocystes sur toute la préparation	: rares
$q < 20$	cnidocystes sur toute la préparation	: très rares

L'étude a pu porter sur trois points :

- dégradation des cnidocystes ;
- évolution de la quantité de cnidocystes rejetés avec le temps ;
- relations entre le cnidome des tissus de la proie et la fréquence des différents cnidocystes rejetés.

#### a) Etude des fèces d'*Aeolidia* à la suite de l'ingestion d'*Actinia*.

C'est sur l'ingestion d'*Actinia* que l'étude alimentaire a été le plus poussée, alors que les deux autres espèces d'Actiniaires n'ont fait l'objet que d'études complémentaires.

##### 1) Etude qualitative.

Les fèces d'*Aeolidia* sont relevées deux fois par jour durant les quatre premiers jours puis, ensuite, quotidiennement. Elles sont observées, après écrasement, au microscope à contraste de phase. L'expérience est menée sur cinq animaux et sur plusieurs prises de nourriture par animal. Une courbe de l'évolution du taux de présence de chaque type de cnidocyste en fonction du temps

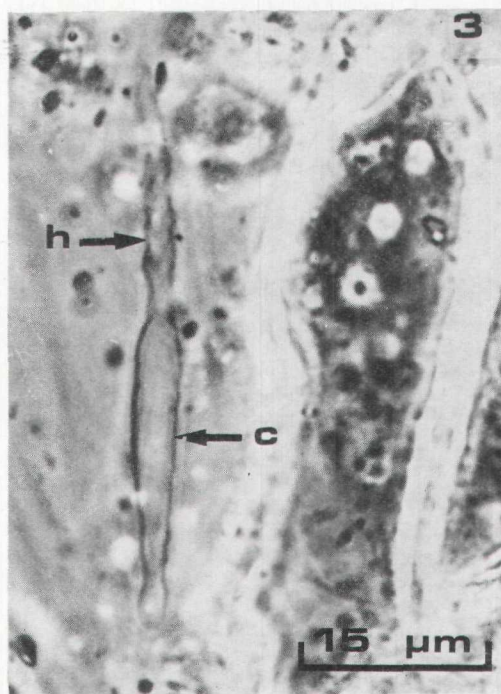
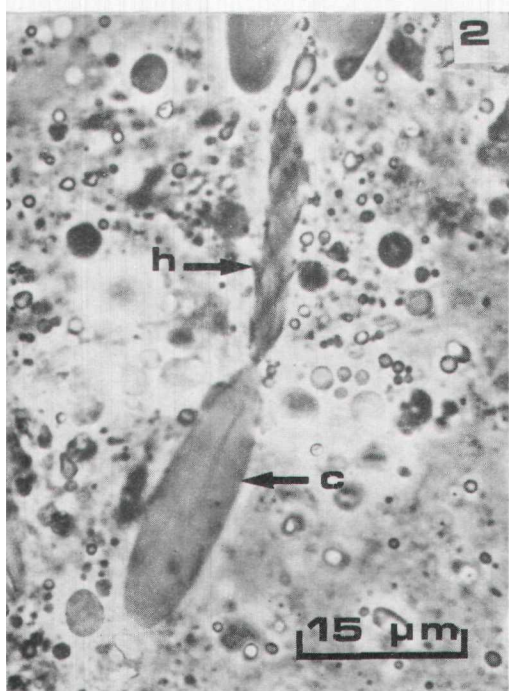
#### PLANCHE I *Aeolidia papillosa* L.

1 — Micrographie en contraste de phase, après coloration au rouge neutre, des cnidocystes (basitriches) expulsés du sac cnidophore. Les cnidocystes sont intacts et fonctionnels.

2 — Micrographie en contraste de phase d'un mastigophore microbasique dévaginé des bourrelets entéroïdes d'*Actinia equina*. Noter le bon état de la hampe (h) et de la capsule (c).

3 — Micrographie en contraste de phase d'un mastigophore microbasique dévaginé, retrouvé dans les fèces, à la suite de l'ingestion d'*Actinia equina*. Comparer l'aspect de la hampe (h) et de la capsule (c) à celui de la photo 2.





JEAN-CLAUDE MORETEAU

PLANCHE I

est tracée. Même si l'animal est à jeun, on retrouve des cnidocystes dans les fèces ; il s'agit de basitriches identiques à ceux trouvés dans les sacs cnidophores. Ils semblent n'être en aucune façon altérés.

Le taux de cnidocyste augmente dès la prise de nourriture, mais il ne s'agit que des spirocystes, atriches et basitriches. Les mastigophores microbasiques n'apparaissent dans les fèces qu'au bout de 2 à 3 jours après la prise de nourriture.

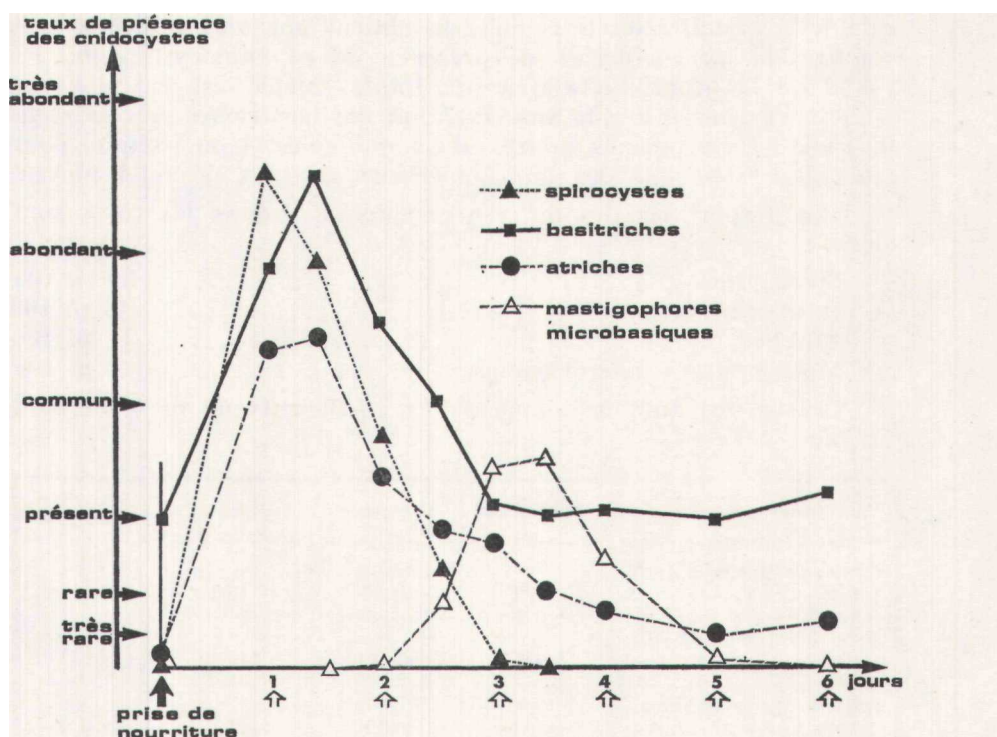


FIG. 2

Evolution, en fonction du temps, des cnidocystes (*sensu lato*), retrouvés dans les fèces d'*Aeolidia papulosa*, après l'ingestion d'*Actinia equina*.

L'ordre d'apparition des cnidocystes dans les fèces permet de distinguer deux catégories (Fig. 2) : la première contient les spirocystes, les atriches et les basitriches et la deuxième est constituée des mastigophores microbasiques. Ces deux catégories diffèrent par les dommages subis au cours de la digestion. Seule la seconde semble subir une altération au cours de la digestion. La dégradation des mastigophores (planche I, 2 et 3) porte à la fois sur la hampe et sur la déformation ou même, mais très rarement, sur une altération complète de la capsule. Les épines étant fixées sur la hampe d'une façon très fragile, il est donc courant de les voir s'en détacher. Dans le cas présent, ce n'est pas tant la perte des épines qui est le signe de l'altération que le nombre important de cnidocystes concernés, soit près de trois fois plus. De la même façon, le nombre de mastigophores microbasiques éclatés, altérés après ou non dévagination, est notablement plus important dans

les fèces que dans les écrasements de tissus frais. Contrairement à ce que pensait Grosvenor (1903), certains cnidocystes sont donc altérés lors de la digestion. On peut ajouter qu'il existe probablement un rapport entre le retard d'apparition des mastigophores macrobasiques dans les fèces et leur dégradation.

2) Etude quantitative.

Si, par intégration de la courbe de rejet d'un cnidocyste, on calcule la quantité totale rejetée, on obtient une valeur directement comparable au coefficient de présence de ce cnidocyste dans les tissus de la proie. Cette quantité totale rejetée est calculée sur cinq jours pour éviter la surestimation des basitriches rejetés régulièrement. C'est pour la même raison qu'il n'est tenu compte, pour ces cnidocystes, que des taux supérieurs au taux de rejet moyen.

Les proportions des différents cnidocystes dans les fèces sont alors :

- Spirocystes. . . . . 39 p. 100
- Basitriches. . . . . 44 p. 100
- Atriches. . . . . 11 p. 100
- Mastigophores microbasiques. . . . . 6 p. 100

Ces valeurs sont à comparer aux coefficients de présence chez *ictinia*.

Coefficient de présence	Spirocystes	Basitriches	Atriches	Mastigophores microbasiques
dans les tissus d' <i>Actinia</i> . . . . .	75,20	21,26	1,97	1,57
dans les fèces d' <i>Aeolidia</i> . . . . .	39,0	44,0	11,0	6,0
facteur de multiplication . . . . .	X 0,5	X 2,1	X 5,6	X 3.8

La lecture de ce tableau montre de très importantes différences entre le cnidome des fèces et le cnidome de la proie. Tout d'abord, on peut noter la faible teneur en spirocystes des fèces. Cela s'explique par le comportement prédateur d'*Aeolidia* qui n'attaque pas au niveau des tentacules — siège unique des spirocystes — et qui est même incommodé par le simple contact avec ceux-ci.

Pour tous les autres types de cnidocystes, on remarque leur concentration au niveau des fèces. Les mastigophores microbasiques, uniquement présents dans les bourrelets entéroïdes de la proie, se retrouvent en quantité importante dans les fèces. Les atriches — présents dans les acrorrhages et la paroi du corps — ont un facteur d'augmentation de près de six fois. Si l'on admet que les acrorrhages ne doivent pas ou peu intervenir du fait de leur proximité avec les tentacules, il y aurait donc surtout des atriches en provenance de la paroi du corps.

Le problème des basitriches est plus complexe ; à part les acrorrhages, tous les tissus en contiennent. Si l'on élimine ceux

des tentacules qui doivent avoir un facteur de multiplication identique à celui des spirocystes ( $\times 0,5$ ) et ceux des bourrelets entéroïdes dont le facteur de multiplication est de 3,8 (égal à celui des mastigophores microbasiques), il reste que 30 p. 100 des basitriches trouvés dans les fèces proviennent de la paroi du corps et de la paroi pharyngienne. Il semble que la paroi du corps soit la principale origine des basitriches. Ces faits sont en accord avec le comportement prédateur d'*Aeolidia* qui attaque principalement la colonne de l'Actiniaire et non pas les tentacules (Edmunds et coll., 1976). Après avoir percé celle-ci, l'Aeolidien se nourrit des parties internes : bourrelets entéroïdes et, pour une moindre part, paroi pharyngienne. Si les conditions le permettent, l'Aeolidien peut ingérer la totalité de la proie, ce qui est facilement observé en aquarium. Il est évident que, dans ce cas, le cnidome des fèces sera totalement différent de celui décrit dans l'expérience. J'ai voulu, en choisissant une prise de nourriture de six heures au plus, me placer dans les conditions qui semblent être les plus habituelles.

#### b) Etude des fèces après l'ingestion d'*Anemonia* et *Tealia*.

Les courbes de rejet des cnidocystes dans les fèces à la suite de l'ingestion d'*Anemonia* (Fig. 3) et de *Tealia* (Fig. 4) n'ont pas

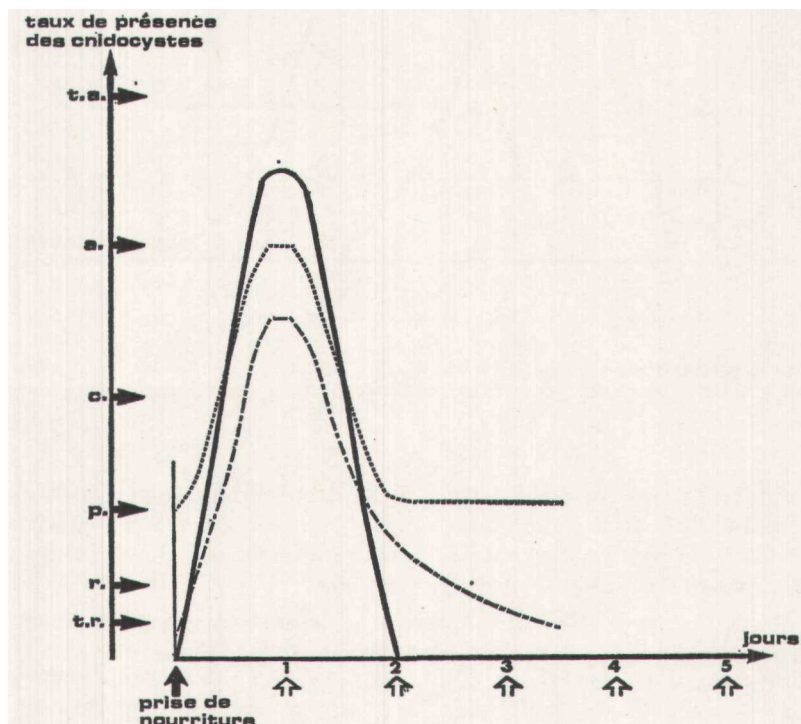


FIG. 3

Evolution schématisée, en fonction du temps, du taux de cnidocystes retrouvés dans les fèces d'*Aeolidia papillosa*, après l'ingestion d'*Anemonia sulcata*.

Le figuré des courbes est identique à celui de ceux utilisés pour la figure 2 ; t.r. : très rare ; r. : rare ; p. : présent ; c. : commun ; a. : abondant ; t.a. : très abondant.



permis une étude comparable à celle d'*Actinia*, le nombre d'animaux mis en expérience et le nombre de prises de nourriture étant plus faible. On retrouve cependant, pour *Tealia*, le retard d'apparition dans les fèces des mastigophores microbasiques. De même que pour ceux d'*Actinia*, ils subissent une altération plus ou moins poussée durant la digestion. L'absence de mastigophores microbasiques dans les fèces à la suite de l'ingestion d'*Anemonia* trouve son explication dans le protocole expérimental. Le temps laissé à l'Aeolidien pour la prise de nourriture (6 heures au plus) ne permet

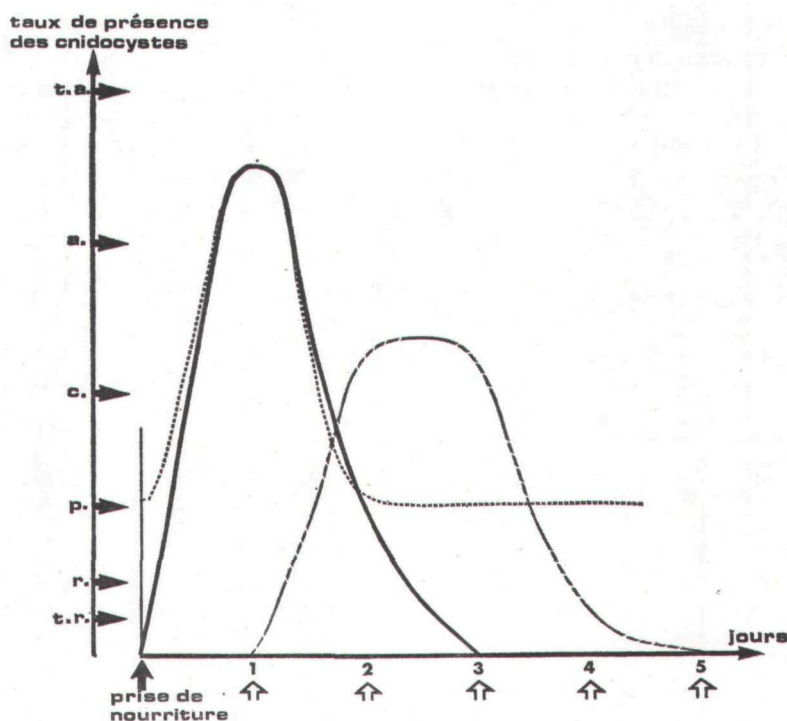


FIG. 4

Evolution schématisée, en fonction du temps, du taux de cnidocytes retrouvés dans les fèces d'*Actinia papillosa*, après l'ingestion de *Tealia felina coriacea*.  
Mêmes commentaires que pour la figure 3.

probablement pas au prédateur d'atteindre les bourrelets entéroïdes. Les tentacules, non rétractables, de la proie gênent le prédateur. Tout nous indique pourtant que le processus de dégradation des mastigophores microbasiques doit exister.

Mises à part ces différences, la comparaison des taux de présence de cnidocytes dans les tissus des Actiniaires aux taux de présence dans les fèces d'*Aeolidia* permet de corroborer, pour partie, les résultats obtenus. Le facteur de multiplication des spirocystes est toujours inférieur à l'unité ( $\times 0,87$  pour *Anemonia* ;  $\times 0,66$  pour *Tealia*) ; celui des mastigophores microbasiques des bourrelets entéroïdes de *Tealia* est de 2,8. Les atriches ne peuvent s'observer que pour *Anemonia* ; leur taux de multiplication est très élevé :  $\times 30$ . Ici, la paroi du corps doit intervenir pour la

presque totalité, les acrorrhages étant difficilement accessibles puisqu'ils sont toujours en contact avec les tentacules. Enfin, les basitriches ont, dans les fèces, un taux de multiplication inférieur à l'unité, taux qui s'explique par leur forte abondance dans les tentacules de l'Anémone de mer (plus de 90 p. 100 des basitriches de l'animal). D'ailleurs, les taux de multiplication des basitriches et des spirocystes sont sensiblement du même ordre ( $X\ 0,79$  pour les basitriches ;  $X\ 0,87$  pour les spirocystes).

Pour *Tealia*, les taux de spirocystes et de basitriches sont différents :  $X\ 0,66$  pour l'un et  $X\ 1,2$  pour l'autre. Chez cet Actiniaire, les tentacules ne renferment que 39 p. 100 des basitriches alors que la paroi du corps et la paroi pharyngienne en renferment 58 p. 100, les basitriches de la paroi pharyngienne, très caractéristiques, sont toujours peu abondants dans les fèces, ce qui indique que l'origine principale des basitriches est la paroi du corps.

On ne constate donc pas de différences fondamentales pour le passage des cnidocystes dans le tube digestif de l'Aeolidien. Quelle que soit la proie, le devenir des cnidocystes ne dépend que de leur nature ou de la quantité ingérée.

### Conclusion

La biologie d'*Aeolidia papillosa* est encore fort mal connue. Sans en avoir la preuve formelle, tout semble indiquer que les plus grands individus vivent plus d'une saison. La zone de balancement des marées est le biotope préférentiel de l'espèce, biotope qu'elle occupe de janvier à juin. Les gros individus qui survivent à la disparition de juin ne se retrouvent pas dans la zone des marées ; ils effectuent probablement une migration dans la zone située au-dessous du zéro des sondes. La période d'activité de l'espèce est principalement la durée de la basse mer. *Aeolidia* est potentiellement capable de se nourrir de nombreuses espèces d'Actiniaires ; en fait, ce choix est déjà limité aux espèces avec lesquelles elle cohabite. De plus, parmi ces espèces, seules celles qui ne présentent pas de moyen de défense, tel la fuite ou l'enfouissement, subissent la prédation. Dans l'herbier de Pempoul, c'est principalement *Anemonia sulcata* et, accessoirement, *Actinia equina* et *Tealia felina* forma *coriacea* qui constituent l'alimentation du Nudibranche.

Le comportement prédateur de l'Aeolidien montre que les tentacules offrent une relative protection à la proie. *Aeolidia* attaque principalement la colonne de l'Actiniaire. L'attaque de la proie par le prédateur ne se fait pas sans risques pour ce dernier.

L'étude qualitative et quantitative des cnidocystes trouvés dans les fèces du Nudibranche après l'ingestion d'un Actiniaire permet des comparaisons avec le cnidome de la proie. Les rapports respectifs qui existent entre le cnidome d'un tissu et la composition en cnidocystes des fèces apportent des éléments permettant de préciser le comportement du prédateur. Ce sont principalement les

tissus internes de la proie — bourrelets entéroïdes et, pour une moindre part, paroi pharyngienne — qui sont l'objet de l'alimentation, les tentacules étant, dans la mesure du possible, évités. La paroi du corps, après être percée, ne sert d'alimentation que si les tentacules ne gênent pas le prédateur. Les acrorrhages, selon que les tentacules sont ou non rétractables, peuvent faire l'objet de l'alimentation. L'appétence du Nudibranche envers les différents tissus est confirmée par son comportement prédateur.

Les cnidocystes, exceptés les basitriches, sont tous rejetés dans un délai plus ou moins long. Non seulement les basitriches sont rejetés par l'intermédiaire des fèces, mais ils sont aussi emmagasinés dans les sacs cnidophores. Les basitriches ainsi stockés sont fonctionnels et serviraient éventuellement à la défense du Nudibranche. A part les mastigophores microbasiques, tous les cnidocystes rejetés le sont sans dommage apparent dans les trois jours qui suivent la prise de nourriture. Les mastigophores microbasiques, rejetés plus tardivement, sont en grande partie dégradés au cours de leur passage dans le tube digestif. La dégradation d'une seule catégorie de cnidocystes n'a pas encore trouvé d'explication. En fait, tout se passe comme si les cnidocystes de la proie n'étaient qu'un épiphénomène dans la digestion du Nudibranche. Certains cnidocystes sont réutilisables (ou réutilisés) ; d'autres, plus fragiles, sont dégradés. L'adaptation de la digestion du Nudibranche est plus une élimination sans risque des cnidocystes qu'un processus de dégradation de ceux-ci.

### Summary

After a biological study of *Aeolidia papillosa* in his biotope, this work is an approach of the alimentary adaptation of Nudibranch to its preys (Actinians). The calculation of a presence coefficient for every cnidocyst in every tissue can be done from the study of prey's cnidome. The basitrichs are stocked in the cnidophorus pouch and also regularly rejected. Except the microbasic mastigophorus, all the other cnidocysts are very quickly rejected without any damage. The lateness of the microbasic mastigophorus rejection goes with an important damage. The amount of each type of cnidocyst in the faeces confirms that the predator has not the same appetency for the different tissues. There is good correlation between the Nudibranch's predator behaviour and its appetency for the different tissues of the preys.

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BEAUCHAMP, p. de, 1914. — Les grèves de Roscoff. Lechevalier éd. Paris.
- BLOIS, J.-C., FRANCAZ, J.-M., GAUDICHON, M. et LE BRIS, L., 1961. — Observations sur les herbiers à Zostères de la région de Roscoff. *Cah. Biol. Mar.*, 2, pp. 223-262.
- BRAAMS, W.G. and GEELEN, H.F.M., 1953. — The preference of some nudibranchs for certain coelenterates. *Arch. Neer. Zool.*, 10, pp. 241-264.
- CUÉNOT, L., 1907. — L'origine des nématocystes des Aeolidiens. *Arch. Zool. exp. gén.*, 6, pp. 73-102.
- DAUTZENBERG, P. et FISCHER, P., 1925. — Les mollusques marins du Finistère et en particulier de la région de Roscoff. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, 3, pp. 1-19.
- EDMUNDS, M., POTTS, G.W., SWINHEN, R.C. and WATERS, V.L., 1974. — The feeding preferences of *Aeolidia papillosa* (L.) (Mollusca, Nudibranchia). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 54, pp. 939-947.

- EDMUNDS, M., POTTS, G.W., SWINHEN, B.C. and WATERS V.L., 1976. — Defensive behaviour of sea anemone in response to prédation by the opisthobranch mollusc *Aeolidia papillosa* (L.). *J. mar. biol. Ass. V.K.*, 56, pp. 65-83.
- GROSVENOR, 1903. — On the Nematocysts of Aeolids. *Proc. Rou. Soc. London*, 72, p. 462.
- HECHT, E., 1895. — Contribution à l'étude des Nudibranches. *Mem. Soc. zool. France*, 8, pp. 539-711.
- MILLER, M.C., 1961. — Distribution and food of the nudibranchiate mollusca of the South of the isle of Man. *J. Anim. Ecol.*, 30, pp. 95-116.
- ROBSON, E.A., 1966. — Swimming in Actinaria. Symposia of the Zoological Society of London, 16, pp. 330-360.
- SIEHOUWER, H., 1952. — The preference of the slug *Aeolidia papillosa* L for the sea anemone *Metridium senile* L. *Arch. Neer. Zool.*, 10, pp. 161-170.
- STREBLE, H., 1968. — Bau und Bedeutung der Nesselsäcke von *Aeolidia papillosa* L., der Breitwarzigen Fadenschnecke. *Zool. Anz. Dtsch.*, 180, pp. 356-372.
- SWENNEN, C., 1961. — Data on distribution, reproduction and ecology of the nudibranchiate Mollusca occurring in the Netherlands. *Nether. J. Sea Res.*, 1, pp. 191-240.
- TARDY, J., 1964. — Comportement prédateur de *Eolidiella alderi* (Mollusque, Nudibranche). *C.R. Acad. Sc, Paris*, 258, pp. 2190-2192.
- WATERS, V.L., 1973. — Food-preference of the nudibranch *Aeolidia papillosa* and the effect of the defences of the prej' on prédation. *Veliger*, 15, pp. 174-192.
- WEILL, R., 1934. — Contribution à l'étude des Cnidaires et de leurs nématocystes. II. Valeur taxonomique du cnidome. *Trav. Stat. Zool. Wimereux*, pp. 349-701.