

Développement et déplacements de l'opisthobranche, *Hydatina physis*, aux Îles Salomon

Jean-François Hamel¹ et Annie Mercier²

Résumé

Cette étude porte sur plusieurs aspects du cycle biologique de l'opisthobranche, *Hydatina physis*, dont le cycle circadien d'alimentation, la reproduction mensuelle, le développement, les préférences en matière de substrat de fixation et la croissance, dans le cadre d'essais en laboratoire et d'observations sur le terrain. Nous avons récemment publié les résultats d'une étude du rythme nocturne circadien tel que modifié par l'intensité photique et modulé par la disponibilité de nourriture (Hamel and Mercier 2006). La présente étude a confirmé que la distance absolue couverte quotidiennement se situait en moyenne aux alentours de 471 cm. Les individus présentaient tous des mouvements apparemment aléatoires, changeant de direction chaque fois qu'ils refaisaient surface, en dépit d'une tendance apparente au retour à l'habitat. La parade nuptiale, la copulation, la ponte et l'éclosion de *H. physis* sont principalement influencées par le cycle lunaire (Hamel and Mercier 2006). Chaque capsule contient entre zéro et 14 œufs et/ou des embryons. Dans la quasi-totalité des masses de capsules, des taux élevés de mortalité et de développement anormal ont été observés dans le premier tiers des capsules émises. Dans la partie de la masse qui se développe normalement, les véligères apparaissent à peu près trois jours après l'émission des capsules, et commencent à se nourrir de phytoplancton environ deux jours après, pour se fixer après 7,5–9 jours, et atteindre une taille d'environ 4 mm après cinq mois et demi.

Introduction

Le cephalaspide, *Hydatina physis* Linnaeus, 1758, est un gastropode opisthobranche que l'on trouve dans les eaux tropicales de faible profondeur de l'Atlantique et de l'Indo-Pacifique (Rudman 1972 ; Kilburn and Rippey 1982 ; Wirtz 1999 ; Abbott and Dance 2000). En dépit de sa large répartition et de son intérêt pour les aquariophiles et les collectionneurs de coquillages (Kilburn and Rippey 1982), les données sur la biologie de l'espèce sont rares et, pour l'essentiel, non vérifiées. D'après Beeman (1977), les populations d'opisthobranches explosent sporadiquement, ce qui pourrait expliquer partiellement la rareté des données publiées sur leurs schémas de reproduction.

Nous avons récemment constaté que les adultes de *H. physis* présentent un cycle d'activité bien marqué (Hamel and Mercier 2006). La plupart des individus restent enfouis dans le sable pendant une douzaine d'heures chaque jour, faisant surface au crépuscule pour se nourrir la nuit, avec quelques brèves périodes d'enfouissement. Comme les individus font surface au coucher du soleil pour s'enfouir de nouveau au lever du jour, un rythme circadien dicté par les conditions photiques est très probablement le facteur déterminant de ce comportement. Mis à part leurs habitudes d'enfouissement nocturne, les sujets adultes ont un schéma de mobilité bien défini, la plus grande distance parcourue se situant entre 20 heures et 22 heures, avec une réduction progressive de cette distance jusqu'au matin suivant (Hamel and Mercier 2006).

Notre précédente étude a également montré que la reproduction de *H. physis* est calquée sur le cycle lunaire,

la fixation des larves intervenant principalement sur des substrats riches en aliments recherchés par les adultes (Hamel and Mercier 2006). Pendant quatre mois consécutifs, une copulation hermaphrodite réciproque précédée par une parade nuptiale intervient de nuit 5–7 jours avant la pleine lune. La ponte se produit 3–5 jours plus tard, pendant cinq nuits consécutives, avec une masse d'œufs de moins en moins importante à chaque ponte. Les temps couverts et les précipitations empêchent ou retardent la copulation comme l'émission des œufs. La fixation des véligères est nettement influencée par la nature du substrat. Dans les expériences à choix multiples, la fixation avait majoritairement lieu dans du sable contenant des vers polychètes cirratulides. Les juvéniles ont une coquille de 3,9 mm de longueur au bout de cinq mois et demi (Hamel and Mercier 2006).

Dans ce document sont présentées des données complémentaires qui précisent les schémas de déplacement de *H. physis*, et précisent le développement larvaire jusqu'à la métamorphose des larves en juvéniles.

Méthodes

Des spécimens de *H. physis* (figure 1) sont trouvés en grand nombre dans la zone intertidale au large d'Aruligo (Îles Salomon), (9°25.59' de latitude sud et 159°56.58' de longitude est). Pour les essais en laboratoire, des individus ont été prélevés à marée basse sur le sable ou dans des cuvettes de marée, et immédiatement transférés dans des bacs. Chaque fois que possible, les observations étaient effectuées dans le même temps sur le terrain et au laboratoire. De plus amples détails sur les

1. Society for the Exploration and Valuing of the Environment (SEVE), 21 Phils Hill Road, St. Philips (Newfoundland), Canada A1M 2B7. Courriel : hamel@seve.cjb.net

2. Ocean Sciences Centre (OSC), Memorial University, St. John's (Newfoundland), Canada A1C 5S7. Courriel : amercier@mun.ca



Figure 1. Le cephalaspide, *Hydatina physis*, dans son milieu naturel, la nuit. La coquille de ce spécimen mesure environ 4 cm de long.

procédures de collecte, de conservation et d'expérimentation sont fournis dans Hamel and Mercier (2006).

Pour suivre les déplacements des adultes de *H. physis*, une petite marque a été faite sur la coquille de 11 spécimens avant le début des essais afin de permettre leur identification. Toutes les deux heures, la position de chaque spécimen était enregistrée (à l'aide de petits drapeaux numérotés en plastique) et son comportement général était également consigné (par exemple déplacement, enfouissement, remontée). La distance absolue couverte par un individu sur l'intervalle de deux heures correspond à la distance entre deux drapeaux consécutifs. Les individus ont été suivis pendant trois belles journées, ainsi que par des temps pluvieux ou nuageux. Les déplacements et l'orientation de *H. physis* ont été soumis au test de Rayleigh pour évaluer leur caractère aléatoire. La directionnalité des déplacements a été examinée au moyen d'une analyse de second ordre, ce qui a permis de formuler des déductions sur les populations étudiées. Dans le cas d'espèce, la distribution de fréquence cumulée de la longueur du vecteur moyen « r » (statistique de Rayleigh) de l'orientation des déplacements de chaque individu a été comparée à la distribution théorique de « r » obtenue au moyen du test d'ajustement de Kolmogorov-Smirnov pour la même taille d'échantillon (Batschelet 1981).

Chaque fois qu'une ponte a été observée, des groupes de capsules ont été recueillis à intervalles réguliers sur au moins trois masses différentes. Les échantillons ont été prélevés toutes les 2 à 5 minutes pendant le premier intervalle de deux heures, deux fois par jour pendant sept jours, et une fois par jour environ durant le reste de l'essai.

Certaines des capsules ont été observées vivantes, tandis que d'autres ont été conservées dans une solution d'eau de mer à 4 % de formol en vue de mesures et d'examen morphologiques ultérieurs. Les capsules étaient systématiquement prélevées dans deux parties différentes de la masse afin de comparer leur développement et les taux de mortalité : à proximité de l'ancre (à savoir parmi les premières émises) et à l'autre extrémité (c'est-à-dire les dernières émises). Vingt à 25 embryons étaient échantillonnés dans chacune des capsules prélevées aux deux extrémités de chaque masse. Les tailles ont été mesurées sous microscope optique équipé d'un oculaire gradué. On considérait qu'un nouveau stade était atteint lorsque 50–60 % des embryons et/ou des larves y étaient parvenus. Les masses d'œufs observées n'ont pas été déplacées pendant la durée de leur développement.

Résultats

Déplacements

Dans l'ensemble, tous les spécimens de *H. physis* présentaient des déplacements apparemment aléatoires (test de directionnalité de Rayleigh, $p > 0.05$), et changeaient de direction à chaque sortie et chaque jour. Le seul schéma répétitif a été observé dans les enregistrements effectués à 22 heures, qui correspondaient systématiquement à la position la plus éloignée (figure 2), en fin de la plus forte période d'activité locomotrice.

Développement embryonnaire et larvaire

Le développement embryonnaire ne se produisait pas exactement au même moment pour les différentes parties de la masse de capsules (tableau 1). Dans la partie centrale de la rosette qui abrite les premières capsules émises (donc à côté de l'ancre), jusqu'à 85 % des embryons ont un développement anormal, contre 5–10 % dans les capsules les plus éloignées de l'ancre. Le tableau 1 illustre l'évolution d'un développement normal. Bien que les 10 000 à 30 000 capsules situées à proximité de l'ancre aient été émises les premières, le développement de leurs embryons a été plus lent, et l'asynchronie du développement augmentait dans le temps. De plus, les premières capsules contenaient des embryons qui ne sont pas parvenus au stade de véligères, et qui n'ont donc jamais éclos. Dans les capsules qui se sont développées normalement dans l'ensemble de la masse, le développement de la plupart des embryons est intervenu de manière synchrone (tableau 1).

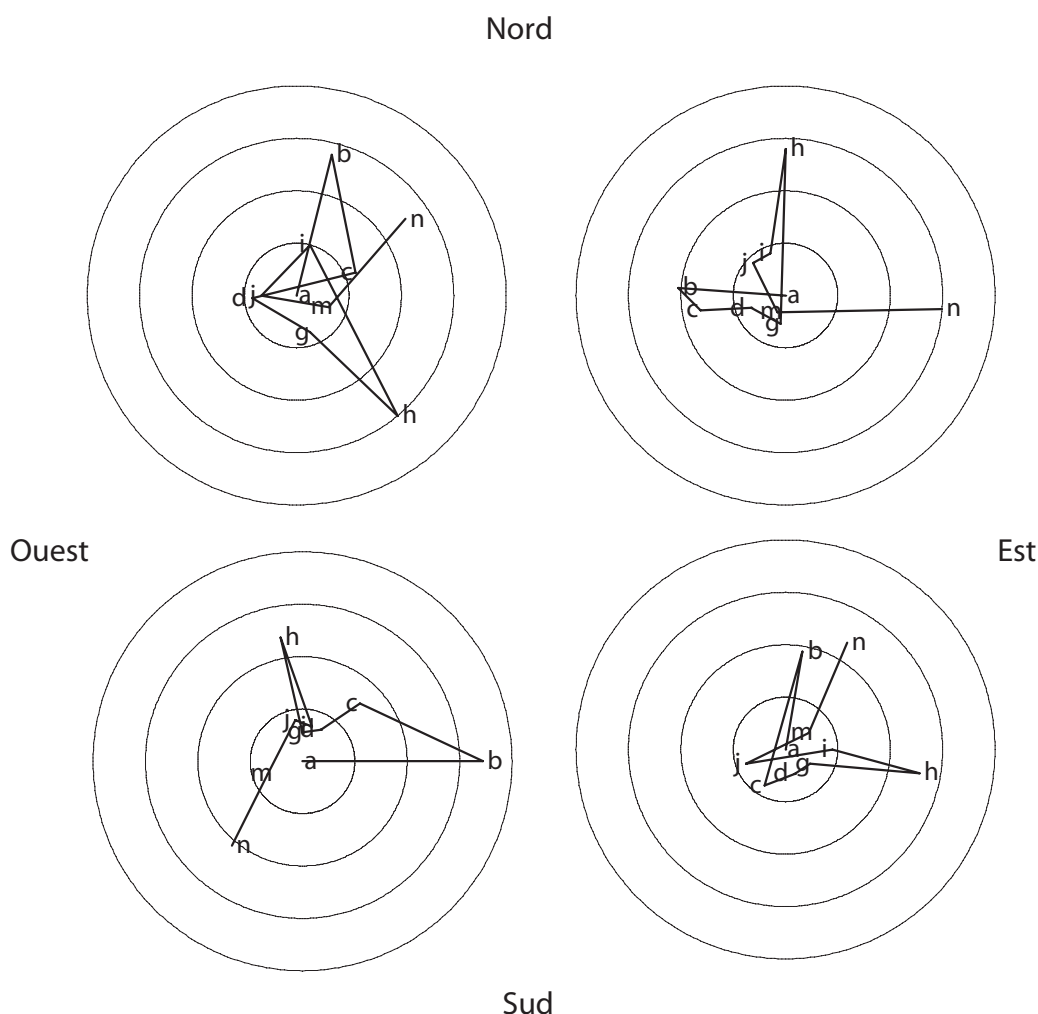


Figure 2. Déplacement absolu de quatre spécimens de *Hydatina pphys* par temps clair (couverture nuageuse < 30 %). Les positions ont été enregistrées toutes les deux heures pendant trois jours ; toutefois, pour plus de clarté, les données sont présentées par intervalles de quatre heures pour les 52 premières heures. La lettre « a » correspond au temps initial (18 heures le premier jour) et la lettre « n » à la dernière valeur enregistrée (22 heures le deuxième jour). On notera que « b » et « h » sont les deux autres valeurs à 22 heures.

H. pphys a des œufs télocithes présentant une segmentation holoblastique (ou totale) ; les deux premières divisions sont identiques, la troisième inégale. La première division se produit verticalement à travers l'animal et les pôles végétaux de l'embryon qu'elle segmente en deux blastomères de même taille. Les ovocytes fécondés avaient un diamètre d'environ 50 µm. Au stade de la deuxième cellule, les embryons avaient atteint un diamètre de 67 µm. La deuxième division est également verticale, perpendiculairement à la première, et débute 30 minutes environ après la fécondation pour former quatre blastomères de taille égale et disposés de manière symétrique. Une autre division intervient 10 minutes après, cette fois sur un plan horizontal et à angle droit des deux segmentations précédentes, formant quatre micromères et quatre macromères. Peu de temps après, les embryons subissent une nouvelle division des macromères, produisant ainsi quatre micromères supplémentaires.

À mesure que le développement progresse, les micromères s'empilent et forment un dôme pointu au pôle animal. Environ neuf heures après la fécondation, les nombreux micromères s'étendent sur la quasi-totalité de la surface de l'embryon, ne laissant apparaître qu'une petite surface de macromères. Ceci complète le stade blastula. Après 34 heures, les larves, parvenues en fin de stade gastrula, émergent de la membrane de fécondation (tableau 1). Après 42 heures de développement, les larves sont légèrement aplaties sur leur extrémité antérieure qui porte une petite touffe de cils courts permettant aux larves de se retourner et de se déplacer vers l'avant et l'arrière. Ceci complète le stade trochophore. Environ 24 heures plus tard, on voit apparaître deux grands lobes latéraux ciliés et un lobe médian, plus petit, portant des cils plus courts. Le pied se développe également à l'arrière des lobes ciliés. En dessous, à proximité de la base, on aperçoit un court opercule pointu. Par ailleurs, la coquille commence à se former autour de la partie postérieure

Tableau 1. Développement de *Hydatina physis*. Un nouveau stade était considéré comme atteint dès lors que 50 – 60 % des embryons/larves y étaient parvenus. La température variait en fonction du cycle journalier entre 25 °C la nuit et 29 °C le jour. Les données regroupées pour sept épisodes de ponte sont exprimées en tant qu'écart type $\pm$ moyen.

Temps	Développement typique pour l'ensemble de la masse d'oeufs		
	Stade	Diamètre des capsules (μm)	Diamètre des embryons/larves (μm)
0	Fécondation	230 $\pm$ 30	49 $\pm$ 4
15 min	1 cellule	230 $\pm$ 35	58 $\pm$ 5
30 min	2 cellules	284 $\pm$ 45	67 $\pm$ 5
60 min	4 cellules	250 $\pm$ 50	66 $\pm$ 6
70 min	8 cellules	255 $\pm$ 55	66 $\pm$ 5
85 min	16 cellules	250 $\pm$ 40	63 $\pm$ 5
95 min	Stade de division	245 $\pm$ 50	83 $\pm$ 7
5 h	Stade de division	245 $\pm$ 35	81 $\pm$ 4
6 h	Stade de division	250 $\pm$ 40	84 $\pm$ 5
9 h	Début du stade blastula	240 $\pm$ 35	75 $\pm$ 5
16 h	Fin du stade blastula	260 $\pm$ 50	76 $\pm$ 6
31 h	Stade gastrula	255 $\pm$ 45	78 $\pm$ 5
34 h	Eclosion de la membrane de fécondation	250 $\pm$ 40	69 $\pm$ 4
42 h	Stade trochophore	275 $\pm$ 40	89 $\pm$ 4
50 h	Fin du stade trochophore (début du développement de la coquille)	280 $\pm$ 35	93 $\pm$ 3
3 j	Véligère précoce	285 $\pm$ 50	100 $\pm$ 7
3,8 j	Rotation du véligère dans la capsule	390 $\pm$ 65	110 $\pm$ 8
4,9 j	Expulsion du véligère de la capsule	410 $\pm$ 32	111 $\pm$ 9
7 j	Véligère (Extrusion du pied musculueux, comportement de recherche)	-	112 $\pm$ 8
7,5–9 j	Métamorphose et fixation	-	109 $\pm$ 4
7,9–9,5 j	Juvénile	-	112 $\pm$ 3
2 sem	Juvénile	-	145 $\pm$ 7
1 mo	Juvénile	-	211 $\pm$ 9
2 mo	Juvénile	-	485 $\pm$ 42
3 mo	Juvénile	-	1 543 $\pm$ 140
5,5 mo	Juvénile	-	3 900 $\pm$ 310

du corps. Environ trois jours après la fécondation, les larves ont une coquille bien développée présentant un opercule et une touffe ciliaire bilobée, typique du stade véligère (tableau 1).

Lorsqu'elle atteint le stade véligère, la larve commence à tourner à l'intérieur de la capsule au rythme d'une révolution s^{-1} , désintégrant les embryons résiduels sous-développés (qui représentent < 5 % de l'ensemble des œufs/embryons que contient la capsule). Les fragments et gouttelettes lipidiques ainsi formés sont ingérés par les véligères en plein développement, remplissant leur tube digestif. Dans le même temps, les capsules passent de 285 à 390 μm de diamètre. Au stade véligère, les bandes ciliées du velum oscillent en permanence. Quatre jours après la fécondation, les larves véligères adoptent un mouvement circulaire, tandis que les capsules arrivent à 410 μm de diamètre. Des véligères capables de nager émergent de la capsule après 4,9 jours de développement, marquant le début du stade pélagique (tableau 1). Immédiatement après leur éclosion, les véligères se mettent à nager dans la colonne d'eau, à proximité de la surface. Environ deux jours après, ils commencent à manifester un comportement de recherche en venant toucher le fond de manière répétée. À ce stade, leur capacité de nage décroît considérablement ; les deux lobes ciliés bien développés commencent à s'atrophier pour former une touffe entre la coquille et l'opercule. Cette période de recherche dure entre un et deux jours avant la fixation qui intervient après 7,5–9 jours de développement. Les juvéniles avaient une taille de 4 mm après cinq mois et demi.

Discussion

Déplacements

Les adultes se nourrissent entre 19 heures et 5 h 30, avec un pic d'activité entre 20 heures et 22 heures, et ils sont inactifs et enfouis dans le sable pendant le jour. Ce schéma est nettement influencé par la couverture nuageuse, les précipitations et la manipulation en laboratoire du cycle de lumière et d'obscurité (Hamel and Mercier 2006). Un tracé circulaire des données sur trois jours consécutifs laisse supposer un comportement de retour à l'habitat, les animaux affichant une tendance claire à se nourrir à la périphérie des bassins et à se reposer et/ou s'enfouir plus près du centre où ils ont été initialement placés. Comme les observations de terrain et de laboratoire ont été effectuées en présence de quantités importantes d'aliments potentiels (par exemple des cirratulides ; Rudman 1972), la première phase d'alimentation intense après le coucher du soleil permet sans doute à *H. physis* de satisfaire la plupart de ses besoins nutritifs, ce qui lui permet de réduire ensuite son activité. Cependant, les contenus intestinaux n'ont pas été examinés pour confirmer cette hypothèse.

Développement

Chez les opisthobranches, l'évolution de la ponte à l'éclosion dure en moyenne 11 jours (Hadfield and Switzer-Dunlap 1984). La brève période observée chez *H. physis* (5 jours) peut être attribuée en partie à la chaleur de l'eau dans laquelle les embryons et/ou les larves se développent. Toutefois, les taux de croissance et de mortalité de *H. physis* sont extrêmement variables en fonction de

l'emplacement de la capsule dans la rosette. Les malformations et les développements anormaux prédominaient dans le premier tiers des capsules émises, généralement chez celles situées à proximité de l'encre. Ceci a été observé dans toutes les masses d'œufs examinées, et pourrait être dû à une fécondation polyspermique. De telles anomalies n'ont pas été constatées dans les deux derniers tiers des capsules émises. Le ratio spermatozoïdes : ovocytes est peut-être moins facile à contrôler en début de ponte que par la suite.

L'encapsulation pourrait présenter des avantages nutritionnels, notamment pour les gastropodes marins chez qui des membranes encapsulantes renferment le vitellus extra-embryonnaire, ou préservent les œufs en plus de développer les embryons (Thorson 1950 ; Spight 1976 ; Rivest 1983 ; Pechenik 1986). On a pu observer que les véligères de *H. physis* ingéraient les fragments d'embryons morts qui représentaient < 5 % du total de presque toutes les capsules observées, bien que ceci ne semble pas une caractéristique fréquente chez les opisthobranches. La présence de ces embryons morts ou de fragments embryonnaires ne semble pas faire obstacle à la croissance et à l'éclosion de larves normales ; le rôle qu'ils peuvent avoir dans l'alimentation des embryons survivants reste cependant à préciser.

L'expulsion de la descendance des structures encapsulantes a été décrite chez divers mollusques (Vaughn 1953 ; Davis 1967 ; Gamulin 1973 ; West 1973 ; Pechenik 1975 ; Webber 1977), bien que Pechenik (1986) note que le processus d'éclosion demeure plutôt méconnu. La médiation chimique de l'éclosion a été étudiée chez le gastéropode marin *Ilyanassa obsoleta* (Sullivan and Bonar 1984 ; Sullivan and Mangel 1984), mais la rotation des larves en pleine croissance, le grossissement des capsules et leur rupture non uniforme plaident davantage en faveur d'un processus mécanique chez *H. physis*.

Bibliographie

- Abbott R.T. and Dance S.P. 2000. Compendium of sea-shells. California, USA: Odyssey Publishing. 411 p.
- Batschelet E. 1981. Circular statistics in biology. New York, USA: Academic Press Inc. 371 p.
- Beeman R.D. 1977. Gastropoda: Opisthobranchia. p. 115–179. In: Giese A.C. and Pearse J.S. (eds). Reproduction of marine invertebrates. New York: Academic Press.
- Davis C.C. 1967. Emergence of veliger larvae from eggs in gelatinous masses laid by some Jamaican marine gastropods. *Malacologia* 5:299–309.
- Gamulin D. 1973. Les capsules ovigères d'*Acroluxus lacustris*. Bulletin de la Société Zoologique de France 98:301–306.
- Hadfield M.G. and Switzer-Dunlap M. 1984. Opisthobranchs. p. 209–350. In: Tompa A. S., Verdonk N.H., and Van Den Biggelaar J.A.M. (eds). The Mollusca. Orlando, Florida: Academic Press.

- Hamel J.-F. and Mercier A. 2006. Factors regulating the breeding and foraging activity of a tropical opisthobranch. *Hydrobiologia* 571:225–236.
- Kilburn R. and Rippey E. 1982. Sea shells of Southern Africa. Johannesburg, South Africa: Macmillan South Africa Publishers. 130 p.
- Pechenik J.A. 1975. The escape of veligers from the egg capsules of *Nassarius obsoletus* and *Nassarius trivittatus* (Gastropoda, Prosobranchia). *Biological Bulletin* 149:580–589.
- Pechenik J.A. 1986. The encapsulation of eggs and embryos by molluscs: an overview. *American Malacological Bulletin* 4:165–172.
- Rivest B.R. 1983. Development and the influence of nurse egg allotment on hatching size in *Sealesia dira* (Reeve, 1846) (Prosobranchia: Buccinidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 69:217–241.
- Rudman W.B. 1972. The anatomy of the opisthobranch genus *Hydatina* and the functioning of the mantle cavity and alimentary canal. *Zoological Journal of the Linnean Society* 51:121–139.
- Spight T.M. 1976. Hatching size and the distribution of nurse eggs among prosobranch embryos. *Biological Bulletin* 150:491–499.
- Sullivan C.H. and Bonar D.B. 1984. Biochemical characterization of the hatching process of *Ilyanassa obsoleta*. *Journal of Experimental Zoology* 229:223–234.
- Sullivan C.H. and Mangel T.K. 1984. Formation, organization, and composition of the egg capsule of the marine gastropod, *Ilyanassa obsoleta*. *Biological Bulletin* 167:378–389.
- Thorson G. 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Review* 25:1–45.
- Vaughn G.M. 1953. Effects of temperature on hatching and growth of *Lymnaea stagnalis appressa* Say. *American Midland Naturalist* 49:214–228.
- Webber H.H. 1977. Gastropoda: Prosobranchia. p. 1–97. In: Giese A.C. and Pearse J.D. (eds). *Reproduction of marine invertebrates*, Volume IV. New York, USA: Academic Press.
- West D.L. 1973. Notes on the development of *Colus stimpsoni* (Prosobranchia: Buccinidae). *Nautilus* 87:1–4.
- Wirtz P. 1999. *Hydatina physis* (Mollusca, Gastropoda, Opisthobranchia) of the Azores. *Arquipélago Life and Marine Sciences* 17:97–100.