

SUR LA BIOLOGIE DU
NUDIBRANCHE PÉLAGIQUE *CEPHALOPYGE TREMATOIDES*.
PARASITISME
SUR LE SIPHONOPHORE *NANOMIA BIJUGA*,
NUTRITION, DÉVELOPPEMENT.

par

Eveline Sentz-Braconnot et Claude Carré
Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer.

Résumé

De 1962 à 1965, plusieurs captures du Nudibranche pélagique *Cephalopyge trematoides* nous ont permis de préciser certains points de sa biologie :

— *Cephalopyge trematoides* n'a été trouvé fixé que sur une seule espèce de Siphonophores : *Nanomia bijuga* ;

— en élevage, de jeunes individus se sont montrés capables de se fixer temporairement sur cet hôte dont ils se nourrissent ;

— la croissance du jeune est très rapide ;

— le développement de pontes obtenues en élevage nous a permis de décrire les premiers stades du développement ainsi que la larve véligère pélagique.

En comparant les cycles de *Cephalopyge trematoides* et de *Phyllirhoe bucephalum*, on constate que les développements sont très semblables, *Cephalopyge trematoides* passant comme *Phyllirhoe bucephalum* par un stade de parasitisme obligatoire et très probablement spécifique. Par contre, la preuve n'est pas faite qu'une fois adulte, il soit capable de mener une vie libre et de se nourrir de Coelentérés autres que l'hôte initial.

Les chances de survie de l'espèce semblent bonnes, car *Cephalopyge trematoides* est lié à un hôte à la fois abondant et cosmopolite.

La rareté des captures est vraisemblablement due en partie au fait que les pêches ne se situent pas parmi les concentrations de *Nanomia bijuga* et que, d'autre part, le Mollusque fixé sur son hôte est très difficile à voir.

Cephalopyge trematoides, espèce habituellement considérée comme rare, a pu être capturée vivante et en bon état plusieurs fois à Villefranche, ces dernières années ; certains exemplaires étaient en état de maturité sexuelle. Il était intéressant d'entreprendre des élevages pour étudier la biologie de ce Mollusque, jusqu'alors pratiquement inconnue.

Cephalopyge trematoides (Chun, 1889) est un Nudibranche pélagique appartenant à la famille des Phylliroidea, dont la systématique a été plusieurs fois remaniée. (Thiele, 1931, Dakin et Colefax, 1937, Bertolini, 1935, Pruvot Fol, 1946, etc.).

En 1956, une revue de Steinberg rappelle ou établit la synonymie du genre *Cephalopyge* Hanel 1905 avec les 5 genres : *Ctilopsis* André 1906 ; *Dactylopus* Bonnevie 1921 ; *Nectophyllirhoe* Hoffmann 1922 ; *Boopsis* Pierantoni 1923 ; *Bonnevia* Pruvot-Fol 1929, et démontre que les six espèces de ce genre : *C. trematoides* (Chun, 1889), *C. picteti* (André, 1906), *C. michaelisarsi* (Bonnevie, 1921), *C. mediterranea* (Pierantoni, 1923), *C. orientalis* (Baba, 1933) et *C. arabica* (Stubbings, 1937), se ramènent à une seule : *C. trematoides* (Chun, 1889).

Seule l'observation d'une centaine d'individus récoltés en deux jours lui a permis de conclure à des variations morphologiques individuelles, alors que ces caractères, observés sur des échantillons isolés et récoltés en des endroits très éloignés les uns des autres, avaient été considérés comme des différences spécifiques et même génériques.

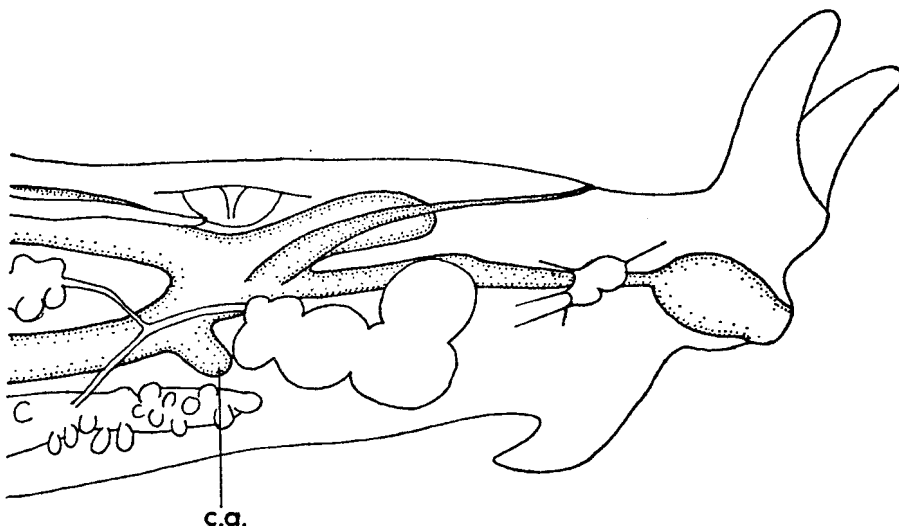


FIG. 1

Individu montrant une étude de coecum antérieur ventral (c.a.).

Nous ne pouvons qu'appuyer le point de vue de Steinberg, en insistant sur la grande variabilité des caractères morphologiques servant jusqu'alors de critères systématiques. Nous tenons à signaler en particulier, pour les exemplaires de Villefranche, la variabilité de la taille des coecums hépatiques et même, sur un échantillon, la présence d'une ébauche de coecum antérieur ventral, caractère distinguant le *Dactylopus* de Bonnevie et n'ayant pas été signalé depuis (Fig. 1).

Un autre caractère variable, qui n'est pas cité par Steinberg, est constitué par la longueur du sac rénal, qui, normalement atteint ou dépasse les extrémités des coecums postérieurs, mais peut aussi être beaucoup plus court, probablement chez des individus jeunes, n'ayant pas atteint leur complet développement.

Le problème de systématique concernant *Cephalopyge trematoides* étant résolu, il reste que fort peu de choses sont connues sur sa biologie, ce qui constitue l'objet de notre étude.

En fait, à part Chun, dont les échantillons fixés ont été étudiés par Hanel (1905), Bedot qui a dessiné sur le vivant les individus décrits ultérieurement par André (1906), Pierantoni (1924), Palombi (1939) et enfin Steinberg (1956), tous les autres auteurs ont travaillé sur du matériel fixé, ou, s'ils ont eu l'occasion de voir des exemplaires vivants, ne mentionnent aucune observation à ce sujet.

ASSOCIATION ET NUTRITION

Littérature.

Au sujet de l'association de *Cephalopyge trematoides* avec d'autres animaux pélagiques et de son mode de nutrition, les auteurs précédemment cités nous donnent les renseignements suivants :

Chun a trouvé deux fois un exemplaire fixé : « ich fand sie zweimal an pelagischen Tieren und zwar an Kolonien von *Halistemma* » (Je l'ai trouvé sur des animaux pélagiques, en particulier sur des colonies de *Halistemma*). Il ne précise pas de quelle espèce d'*Halistemma* il s'agit.

D'après ces observations, Hanel pense qu'il s'agit d'un ectoparasitisme temporaire, car certains individus ont été trouvés libres ; elle a observé des capsules et des batteries urticantes provenant de *Halistemma*, dans le tube digestif et les coecums hépatiques.

Palombi a récolté un exemplaire attaché à une colonie de *Halistemma tergestinum* Claus, 1878 (espèce mise depuis en synonymie avec *Nanomia bijuga* Chiaje, 1841) et il pense que ce Siphonophore lui sert de nourriture. Il nous paraît curieux que Steinberg, qui a étudié sur le vivant une centaine d'individus pêchés en surface, au cours de deux journées consécutives, parmi de « petites Salpes », n'ait trouvé aucun individu associé à un hôte et n'ait pas observé et cité des animaux pélagiques autres que ces Salpes.

Observations personnelles.

Récoltes. De 1962 à 1965, nos observations à Villefranche, où plusieurs pêches de plancton ont lieu chaque jour, nous permettent de conclure que le *Cephalopyge trematoides* est rare à Villefranche, mais qu'on en récolte cependant plusieurs individus chaque année. Ces animaux, trouvés dans les pêches de plancton en toutes saisons, sauf en été (de septembre à mai entre 0 et 50 m), ont toujours été vus libres de toute association avec un animal pélagique.

Une fois, par contre, nous avons découvert un exemplaire fixé sur un Siphonophore Agalmidae, *Nanomia bijuga*, maintenu en élevage depuis plusieurs jours.

Comportement en élevage. Un jeune *Cephalopyge trematoides* mesurant 7 à 8 mm a été trouvé le 4 novembre 1964 sur une colonie de *Nanomia bijuga* mise en élevage le 30 octobre 1964. Le Mollusque adhère fortement au stolon de l'hôte par la glande pédieuse qui agit alors comme une ventouse.

Nous avons pu l'observer pendant qu'il mangeait des tentilles et des gastrozoïdes en les aspirant avec son mufle. Après un repas copieux, l'estomac apparaissait très dilaté, orangé, et rapidement on pouvait voir des particules colorées circuler dans les coecums. Puis le Mollusque s'est détaché du Siphonophore et a nagé librement.

Le lendemain il mesurait 9,5 à 10 mm ; l'estomac était à nouveau vide. Il saisit un dactylozoïde d'*Apolemia* qui lui était présenté, essaya de l'ingérer, puis le lâcha. Mis dans un bocal en présence de cinq petites colonies de *Nanomia bijuga*, nous le vîmes nager activement, atteindre une des colonies, l'aspirer et en manger toute une partie : tentilles, zoïdes et stolon. Puis, il se fixa sur le stolon en entraînant la colonie dans sa nage ; enfin il se détacha.

Le jour suivant, il fut retrouvé l'estomac plein, ayant entièrement avalé la colonie ; il mesurait alors 11 mm.

Des expériences semblables ont été faites plusieurs fois sur cet individu au cours des jours suivants, puis répétées avec deux autres exemplaires trouvés libres dans le plancton, les 6 et 14 novembre 1964. Chaque fois, nous avons pu voir le Nudibranche se fixer temporairement sur de jeunes colonies de *Nanomia bijuga*, dont il se nourrissait, en ingérant parfois la colonie entière ; la fixation a toujours été suivie de capture de nourriture (Pl. I, C).

Des mises en présence d'autres Siphonophores (*Abylopsis*, *Rhizophysa*, *Apolemia*, *Sulculeolaria quadrivalvis*) ou d'Hydroméduses (*Liriope*, *Cunina*) n'ont jamais abouti à une fixation ni à une ingestion.

De ces observations, on peut dégager les faits suivants :

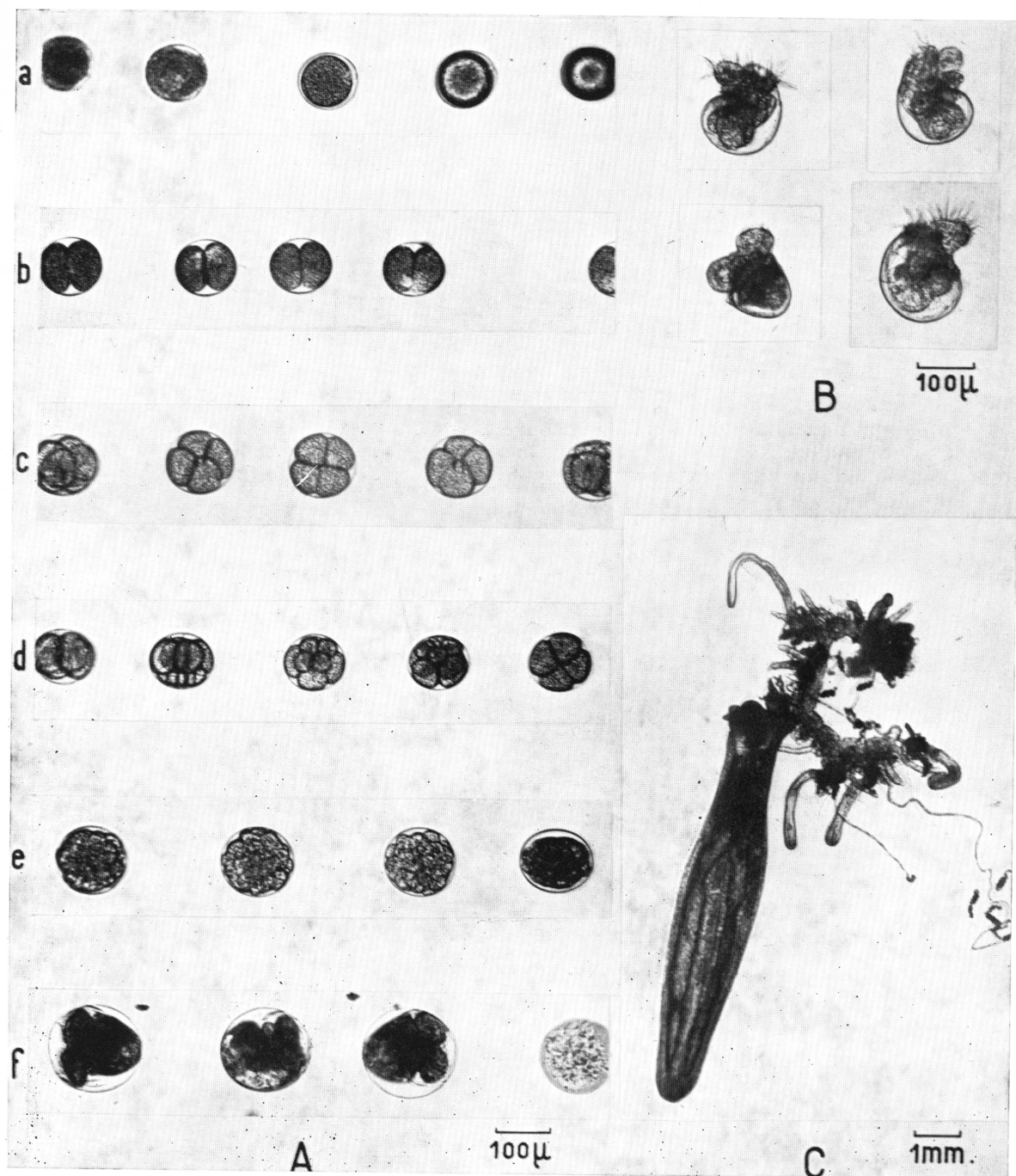
— *Cephalopyge trematoides* est capable de se fixer temporairement, de nager librement entre les périodes de fixation, de retrouver ensuite un hôte. Au moment de la fixation, la turgescence de la partie antérieure du corps, mufle, rhinophores, pied, est très remarquable.

Il semble que cette fixation temporaire soit liée à la capture de nourriture ; cependant, dans le cas de petites colonies de *Nanomia*, nous avons pu observer l'ingestion de nourriture sans fixation préalable : il est vrai que la petitesse du Siphonophore rendait cette fixation difficile et « inutile », car l'hôte était dans l'impossibilité de fuir.

— Jusqu'à présent, *Cephalopyge trematoides* a été trouvé associé à une seule espèce de Siphonophore : *Nanomia bijuga*. Nos observations sont en accord avec celles des anciens auteurs, puisque le *Halistemma tergestinum* de Palombi en est synonyme. Il y a de grandes chances pour que le « *Halistemma* » de Chun appartienne également à la même espèce.

— *Cephalopyge trematoides* se nourrit donc de sa colonie-hôte, dont il choisit d'abord les tentilles. Il ne nous a pas été possible de faire ingérer d'autres Coelentérés, mais il faudrait un plus grand nombre d'expériences pour pouvoir affirmer que ce Nudibranche se nourrit exclusivement aux dépens d'une espèce définie de Siphonophore.

— La croissance est très rapide. Même en tenant compte de l'imprécision des mesures faites sur le vivant chez un animal extrê-



E. SENTZ-BRACONNOT ET C. CARRÉ

PLANCHE I

A : développement de la ponte de *Cephalopyge trematoides* dans son filament.
a : œufs non divisés ; b : stade 2 ; c : stade 4 ; d : stade 8 ; e : morula ; f :
jeunes larves non écloses.

B : larves véligères pélagiques.

C : jeune *Cephalopyge trematoides* fixé par la glande pédieuse au stolon d'une
jeune colonie de *Nanomia bijuga*.

mement contractile, on constate qu'un individu bien nourri est capable de passer en deux jours de 7 à 11 mm. Un second exemplaire a grandi de 10 à 14 mm entre le 6 et le 11 novembre 1965.

— On peut encore une fois insister sur l'extrême déformabilité du pied qui est très proéminent quand l'animal est fixé, mais qui peut ne faire aucune saillie quand l'animal nage librement.

DÉVELOPPEMENT

Rien à notre connaissance n'a été signalé à ce sujet dans la littérature.

Trois fois, le 16 mai 1962, le 22 décembre 1962 et le 21 mai 1965 et les jours suivants, nous avons obtenu une ponte de *Cephalopyge* en élevage.

La ponte est constituée par de très longs filaments cylindriques transparents contenant les œufs assez régulièrement répartis, sauf en début et en fin de ponte où les œufs s'espacent de plus en plus pour finalement aboutir à une gaine vide. La totalité de la ponte, émise en plusieurs jours, atteint plusieurs dizaines de centimètres ; elle se fractionne en segments de quelques centimètres ; elle contient environ 60 œufs par centimètre. Le nombre de 3.000 œufs peut donc facilement être atteint.

En quelques jours à partir de l'émission du filament, l'œuf se segmente sur le mode spirale (Pl. I A, a à f et B) pour aboutir à une larve véligère.

La véligère obtenue comprend un vélum à deux lobes bordés de longs cils et porteurs d'épaississements, un pied rudimentaire, également cilié, un opercule, une coquille d'abord ovoïde, puis nettement spiralée, deux otocystes à la base des lobes du vélum.

Les larves ont été mises en présence de jeunes colonies de *Nanomia bijuga* mais n'ont pas vécu assez longtemps pour atteindre la métamorphose et la fixation.

DISCUSSION

Comparaison avec le cycle de *Phyllirhoe bucephalum*.

Le développement de cette espèce en parasite sur *Zanclea costata* est maintenant connu par la description récente de Martin et Brinckmann (1963).

Les points communs du cycle sont la ponte pélagique, l'émission de véligères normales, avec coquille, nageant librement ; dans les deux cas, la phase de la métamorphose et de la fixation est inconnue. Il y a tout lieu de penser que, comme chez la *Phyllirhoe*, le *Cephalopyge* se développe en parasite sur son hôte.

Par contre, alors que la *Phyllirhoe* à l'état adulte est tout à fait libre et se nourrit de nombreuses espèces de Coelentérés, nos expériences nous ont montré pour *Cephalopyge* l'existence de fixations temporaires et une nourriture monospécifique.

Certains points restent encore à éclaircir ou à vérifier.

La spécificité parasitaire du jeune nous semble l'hypothèse la plus probable mais il faudrait la vérifier par des expériences ; toutes les observations que nous possédons s'accordent pour défendre ce point de vue. A Villefranche, le cycle annuel de *Cephalopyge trematoides* coïncide avec celui de *Nanomia bijuga* : présence en automne, hiver et printemps, absence en été, sauf exceptions.

D'autre part, la très grande extension géographique de *Cephalopyge*, trouvée en eaux tropicales et sub-tropicales, est en accord avec la répartition quasi-universelle de *Nanomia bijuga*.

La pérennité de l'espèce semble assurée car les chances de rencontre avec l'hôte sont bonnes, *Nanomia bijuga* étant très commune et, dans la nature, chaque colonie étendant ses filaments pêcheurs, forme un réseau très vaste. D'autre part, la ponte paraît relativement abondante. Les chances de survie sont encore augmentées par la répartition en essaim souvent observée pour le Siphonophore hôte. Il est alors facile d'admettre qu'une seule ponte se développant parmi un essaim de *Nanomia*, puisse, compte tenu de la rapidité du développement, aboutir à une concentration d'individus telle que l'a observée Steinberg.

La rareté des prises de *Cephalopyge trematoides* pourrait s'expliquer par le fait que les individus fixés sur leur hôte, sont le plus souvent passés inaperçus, que, d'autre part, ces Mollusques n'ont pas été systématiquement recherchés parmi les essaims de *Nanomia bijuga* qui vivent en profondeur ordinairement. Il serait pas exemple très intéressant de faire des pêches parmi les concentrations de *Nanomia* responsables de la formation de D.S.L. à migrations verticales (Barham, 1963).

A Villefranche, la présence de *Nanomia bijuga* en surface est liée aux remontées d'eau sub-superficielles (1) consécutives aux coups de « mistral » (vent de secteur S.-W.). On peut constater que plusieurs récoltes de *Cephalopyge* à Villefranche ont également eu lieu après un coup de mistral, en particulier en décembre 1962 et mai 1965. Une prise ayant exceptionnellement eu lieu en été le 12 août 1963, coïncide exactement avec une nette remontée d'eau, caractérisée par une brusque diminution de température.

CONCLUSION

L'étude de la biologie de *Cephalopyge trematoides* ne pourra être complétée que par de nombreuses observations et expériences faites sur le vivant. La rareté du matériel, le fait pour le parasite d'être efficacement dissimulé par son hôte ainsi que la fragilité des larves, sont des difficultés réelles.

(1) (Bougis et Carré, 1960).

En effectuant des pêches, non plus au hasard, mais là où abondent les Siphonophores hôtes et en inspectant systématiquement toutes les colonies récoltées, l'espoir n'est pas vain d'obtenir un assez grand nombre d'échantillons, à tous les stades de développement, pour observer le cycle entier et permettre les expériences nécessaires pour élucider de nombreux points de l'écologie de *Cephalopyge trematoides*.

Summary

From 1962 to 1965, several captures of the pelagic Nudibranch *Cephalopyge trematoides* have allowed us to determine certain facts concerning its biology:

—*Cephalopyge trematoides* was found attached to only one species of Siphonophora: *Nanomia bijuga*;

—during rearing, specimens of the young showed themselves capable of fixing themselves temporarily to this host, on which they feed;

—the development of spawn obtained during rearing has allowed us to describe the early stages of division as well as the pelagic veliger larva.

Comparing the cycles of *Cephalopyge trematoides* and *Phyllirhoe bucephala* their development is found to be very similar, both passing through a stage of obligatory parasitism which is probably specific. On the other hand, it has not been proved whether the adult is able of leading a separate existence and of feeding on other Coelenterata than the initial host.

The chances of survival of this species seem good, for *Cephalopyge trematoides* is dependant on a host both abundant and cosmopolitan.

The rarity of the captures is no doubt partly due to the fact that the catches were not made among concentrations of *Nanomia bijuga*, and secondly that the Mollusc attached to the host is very difficult to see.

Zusammenfassung

Zwischen 1962 und 1965, haben wir mehrmals den pelagischen Nudibranchier *Cephalopyge trematoides* gefangen. Infolgedessen haben wir einige Daten über seine Biologie feststellen können:

— *Cephalopyge trematoides* ist an einer einzigen Art von Siphonophoren fest-sitzend aufgefunden worden, und zwar an *Nanomia bijuga*;

— während der Aufzucht haben wir beobachten können, wie junge Tiere imstande sind, sich am Wirt festzusetzen, von welchem sie sich ernähren;

— das Wachstum der Jungen ist sehr schnell;

— die Entwicklung der Eier, die wir von aufgezogenen Tieren bekommen haben, hat uns ermöglicht, die frühen Stadien sowie die pelagische Veligerlarve zu beschreiben.

Wenn man die Lebenszyklen von *Cephalopyge trematoides* und *Phyllirhoe bucephala* vergleicht, stellt man fest, dass ihre Entwicklung sehr ähnlich ist. Beide durchlaufen das Stadium des Parasitismus, welcher artspezifisch und obligatorisch zu sein scheint.

Es konnte dagegen nicht bewiesen werden, dass erwachsene Tier imstande sind, ein unabhängiges Leben zu führen treiben oder sich von anderen Coelenteraten als *Nanomia bijuga* zu ernähren.

Die Überlebensmöglichkeiten dieser Art scheinen gut zu sein, da *Cephalopyge trematoides* an einem im Überfluss vorhandenen und allgegenwärtigen Tier fest-sitzt.

Die Seltenheit der Fänge hängt wahrscheinlich davon ab, dass man niemals versucht hat, in dichten Populationen von *Nanomia bijuga* zu fischen, und dass andererseits der parasitische Molluske sehr schwer zu sehen ist.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ANDRÉ, E., 1906. — Supplément aux Mollusques d'Amboine et description d'un nouveau genre de la famille des Phyllirhoides. *Rev. suisse Zool.*, XIV, pp. 70-80, Pl. 1.
- BABA, K., 1933. — A pelagic Nudibranch, *Cephalopyge orientalis*, nov. sp. from Japan. *Annot. Zool. jap.*, XIV, 1, pp. 157-160, Pl. 7.

- BARHAM, E.G., 1963. — Siphonophores and the deep scattering layer. *Science U.S.A.* (1963), 140 (3568): pp. 826-828.
- BERTOLINI, F., 1935. — Note sulla sistematica del Phylliroidea. *Publ. Staz. zool. Napoli*, XV, 1, pp. 60-70, t.f. 1-4.
- BONNEVIE, K., 1921. — *Dactylopus michaelisarsii*, nov. gen. et sp. Vertreter einer neuen Familie pelagischer Nudibranchia. *Zool. Anz.*, LIII, pp. 145-152, t.f. 1-5.
- BOUGIS, P. et CARRÉ, C., 1960. — Conditions hydrologiques à Villefranche-sur-Mer pendant les années 1957 et 1958. *Cah. Océan. C.O.E.C.*, 12 (6), pp. 391-408, Pl.
- CHUN, C., 1889. — Bericht über eine nach den Canarischen Inseln im Winter 1887/88 ausgeführte Reise. *S.B. preuss. Akad. Wiss.*, 1889, 2, pp. 519-553, pl. III.
- DAKIN, W. and COLEFAX, A., 1937. — A pelagic Nudibranch of the Family Phyllirhoidae from the Waters of New South Wales: a Note on the Subgenera *Ctilopsis* and *Cephalopyge*. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (10), XIX, pp. 266-271.
- HANEL, E., 1905. — *Cephalopyge trematoides* (Chun), Eine neue Mollusken-Gattung. *Zool. Jb.*, 21, 4, pp. 451-466, Pl. 23-24.
- HOFFMAN, H., 1922. — Zur Synonymie des Gattungsnamens "*Dactylopus*". *Zool. Anz.*, liv pp. 303-4.
- MARTIN, R. et BRINCKMANN, A., 1963. — Zum Brutparasitismus von *Phyllirhoe bucephala* Per. et Les. auf der Meduse *Zanlea costata* Gegenb. *Publ. Staz. Zool. Napoli*, 33, pp. 206-223, fig.
- PALOMBI, A., 1939. — *Boopsis mediterranea* Pierantoni = *Cephalopyge trematoides* (Chun). Contributo allo studio della morfologia, systematica et biologia del Genere *Cephalopyge* (Gastropoda : Fam. Phyllirhoidae). *Boll. Zool. Torino*, 10, pp. 65-73, 3 t.f.
- PIERANTONI, U., 1923. — Sopra un nuovo Phyllirhoidae del golfo di Napoli (*Boopsis mediterranea* n. g., n. sp.). *Publ. Staz. zool. Napoli*, V, pp. 83-96, Pl. 3-4.
- PRUVOT-FOL, A., 1929. — Note sur un rare mollusque pélagique de la Méditerranée, *Boopsis mediterranea* Pierantoni, 1924. *Bull. Soc. zool. Fr.*, LIV, pp. 467-476, 4 t.f.
- PRUVOT-FOL, A., 1946. — Révision de la Famille des Phyllirhoidae (Phyllirhoidae) Berg. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, (2) XVIII, pp. 172-178.
- STEINBERG, J.E., 1956. — The pelagic nudibranch *Cephalopyge trematoides* (Chun 1889) in New South Wales with a note on other species in this genus. *Proc. linn. Soc. N.S. Wales*, 81, pp. 184-192, Pl., fig.
- STUBBINGS, H., 1937. — Phyllirhoidae. *Sci. Rep. Murray Exped.*, 5, 1, pp. 1-14, 5 t.f.
- THIELE, J., 1931. — Handbuch der Systematischen Weichtierkunde, Jena, 1, 2, pp. 377-783, t.f. 471-783.

On the biology of the pelagic nudibranch *Cephalopyge trematoides*.
Parasitism on the siphonophore *Nanomia bijuga*, Nutrition, Development.

Sentz-Braconnot, E & Carré, C.

Cahiers de Biologie Marine 7, 31-38, 1966

Summary

From 1962 to 1965, several captures of the pelagic nudibranch *Cephalopyge trematoides* have allowed us to determine certain facts concerning their biology:

- *Cephalopyge trematoides* was found attached to only one species of Siphonophora: *Nanomia bijuga*.
- during rearing, specimens of the young showed themselves capable of fixing themselves temporarily to this host, on which they feed;
- the development of spawn obtained during rearing has allowed us to describe the early stages of division as well as the pelagic veliger larva.

Comparing the cycles of *Cephalopyge trematoides* and *Phyllirhoe bucephala* their development is found to be very similar, both passing through a stage of obligatory parasitism which is probably specific. On the other hand, it has not been proved whether the adult is able of leading a separate existence and of feeding on other Coelenterata than the initial host.

The chances of survival of this species seem good, for *Cephalopyge trematoides* is dependent on a host both abundant and cosmopolitan.

The rarity of captures is no doubt partly due to the fact that the catches were not made among concentrations of *Nanomia bijuga*, and secondly that the Mollusc attached to the host is very difficult to see.

Cephalopyge trematoides, a species usually considered as rare, has been captured alive and in good condition on several occasions at Villefranche, over recent years; certain specimens being in a state of sexual maturity. It is interesting to attempt some culturing in order to study the biology of this mollusc, which to date is practically unknown.

Cephalopyge trematoides (Chun, 1889) is a pelagic nudibranch belonging to the family Phylliroidea, of which the systematics has been reviewed several times (Thiele, 1931; Dakin & Colefax, 1937; Bertolini, 1935; Pruvot Fol, 1946; etc.).

In 1956, a review by Steinberg reviewed or else established the synonymy of the genus *Cephalopyge* Hanel, 1905 with 5 genera: *Ctilopsis* André, 1906; *Dactylopus* Bonnevie, 1921; *Nectophyllirhoe* Hoffmann, 1922; *Boopis* Pierantoni, 1823; *Bonnevia* Pruvot-Fol, 1929, and demonstrated that the six species of this genus: *C. trematoides* (Chun, 1889), *C. picteti* (André, 1906), *C. michaelisarsii* (Bonnevie, 1921), *C. mediterranea* (Pierantoni, 1923), *C. orientalis* (Baba, 1933) and *C. arabica* (Stubbings, 1937), should be reduced to a single species: *C. trematoides* (Chun, 1889).

Only by the observation of hundreds of individuals collected over two years has it allowed us to conclude that there are some individual morphological variations, whereas these characters, observed in isolated specimens and collected in some very different places one from another, have been considered as specific and even generic differences.

We only can support the point of view of Steinberg, by insisting on the great variability of some morphological characters that previously had served as systematic

criteria. We have to note in particular, for the specimens from Villefranche, the variability of the size of the hepatic caecum and even, in one specimen, the presence of an anterior ventral swelling to the caecum, a character that distinguished the *Dactylopus* of Bonnevie and never noted since (Fig. 1).

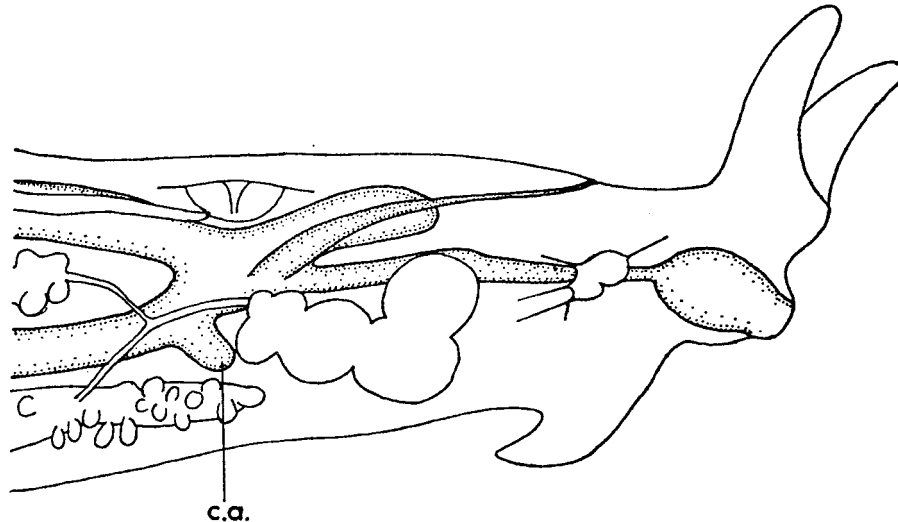


Fig. 1
Individual showing detail of the anterior ventral caecum (c.a.).

Another variable character, which was not cited by Steinberg, is the length of the renal sac, which, normally reaching or surpassing the extremities of the posterior caeca, can also be extremely short, probably in young individuals that have not completely developed.

The systematic problems concerning *Cephalopyge trematoides* having been resolved, it remains that very little is known about its biology, and this constitutes the object of our study.

In fact, apart from Chun, whose preserved specimens have been studied by Hanel (1905), Bedot who has drawn living specimens later described by André (1965), Pierantoni (1924), Palombi (1939) and finally Steinberg (1956), all the other authors have worked on preserved material, or, if they had the occasion to observed living specimens, have never made observations on this subject.

ASSOCIATION AND NUTRITION

Literature

On the subject of the association of *Cephalopyge trematoides* with other pelagic animals and its mode of nutrition, the authors cited above have given the following information;

Chun twice has found a specimen attached; “ich fand sie zweimal an pelagischen Tieren und zwar an Kolonien von *Halistemma*” (I have found it on some pelagic animals, in particular on colonies of *Halistemma*). He did not specify which species of *Halistemma* was being referred to.

After these observations, Hanel thought that it was a question of a temporary ectoparasite, because certain specimens have been found free-living; she had observed some capsules and cnidobands derived from *Halistemma* in the digestive tube and the hepatic caeca.

Palombi collected a specimen attached to a colony of *Halistemma tergestinum* Claus, 1878 a species subsequently synonymised with *Nanomia bijuga* Chiaje, 1841) and he thought that the siphonophore provided it with nutrition. It seems curious to us that Steinberg, who had studied hundreds of living specimens collected at the surface, over two consecutive years, amongst some “petites Salpes”, did not find a single specimen associated with a host and did not observe or cite any pelagic animals other than these salps.

Personal observations

Collection. During 1962 to 1965 our observations at Villefranche, where several plankton samples had been collected each day, allowed us to conclude that *Cephalopyge trematoides* was rare at Villefranche, but that one can collect several individuals each year. These animals, found in plankton samples from all seasons, except in summer (from September to May between 0 and 50m), are always found to be free of all associations with a pelagic animal.

On one occasion, in contrast, we have found a specimen attached to the agalmid *Nanomia bijuga*, and kept it in culture for several days.

Behaviour in culture. A young *Cephalopyge trematoides* measuring 7-8mm was found on 4th November 1964 on a colony of *Nanomia bijuga* that had been placed in culture on 30th October 1964. The mollusc strongly adhered to the stolon of its host by its pedal gland that thus acted like a suction cup.

We have also been able to observe that they eat some tentilla and some gastrozooids by sucking them with its snout. After a copious meal, the stomach appeared very dilated, orange, and rapidly one can see some circular coloured particles appearing in the caeca. Then the mollusc detached from the siphonophore and swam freely.

The next day it measured 9.5-10mm; the stomach being again empty. It seized a dactylozooid of *Apolemia* that was presented to it, tried to ingest it, but then released it. Placed in a bottle with five small colonies of *Nanomia bijuga* we saw it move actively, attacking one of these colonies, sucking it and entirely eating a part: tentilla, zooids and stolon. Then, it attached itself to the stolon carrying the colony along with its swimming; finally it detached itself.

The following day, it was found to have a full stomach, having eaten the whole colony; it then measured 11mm.

Some similar observations were made several times on this animal over the following days, then repeated with two other specimens found free in the plankton, on the 6th and 14th November, 1964. Each time, we have seen the nudibranch temporarily attach to a young colony of *Nanomia bijuga*, on which it feeds, sometimes ingesting the whole colony; attachment was always followed by ingestion of food (Pl. I, C).

The presence of some other siphonophore (*Abylopsis*, *Rhizophysa*, *Apolemia*, *Sulculeolaria quadrivalvis*) or hydromedusae (*Liriope*, *Cunina*) has never resulted in attachment or ingestion.

From these observations, one can generate the following facts:

- *Cephalopyge trematoides* is capable of temporary attachment, of swimming freely between the attachment periods, of refinding a host later. At the moment of attachment, the swelling of the anterior part of the body, snout, rhinophores and foot is remarkable.

It appears that this temporary attachment is bound up with the capture of food; while, in the case of the small colonies of *Nanomia bijuga*, we have been able to observe ingestion of food without preliminary attachment: it is true that the smallest

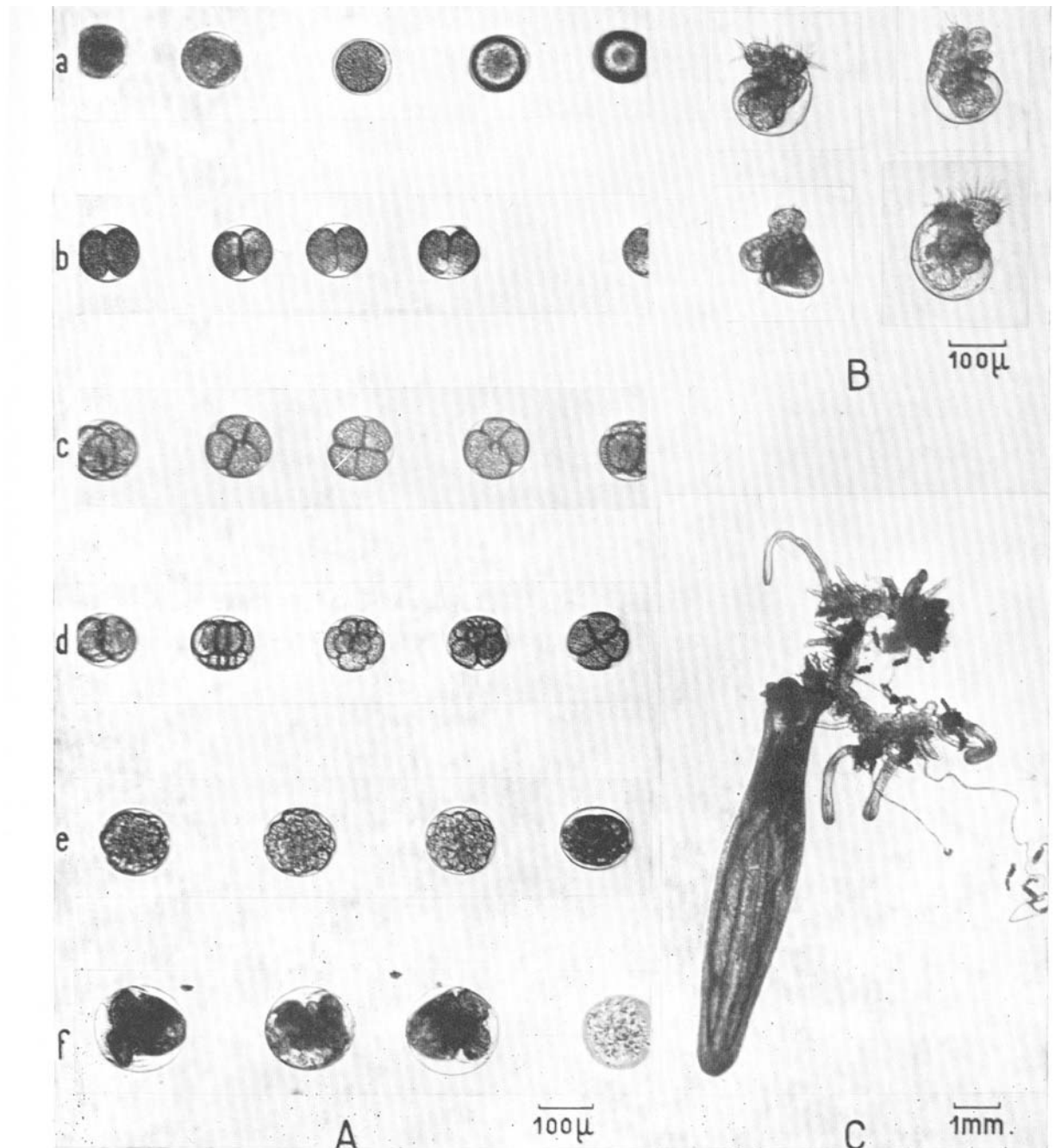


Plate I.

A: development of the egg of *Cephalopyge trematoides* in its filament.

a: undivided egg; b: stage 2; c: stage 4; d: stage 8; e: morula; f: unreleased young larva.

B: pelagic veliger larvae.

C: young *Cephalopyge trematoides* attached by its pedal gland to the stolon of a young colony of *Nanomia bijuga*.

of siphonophores render such attachment difficult and “unnecessary”, as the host cannot escape.

- Up to the present, *Cephalopyge trematoides* has been found to association with only a single species of siphonophore: *Nanomia bijuga*. Our observations are in accord with those of previous authors, as the *Halistemma tergestinum* of Palombi is a synonym. It is very likely that the “*Halistemma*” of Chun may equally belong to the same species.

- *Cephalopyge trematoides* is nourished then by its colony host, of which it firstly chooses the tentilla. It has not been possible for us to make it ingest other coelenterates, but it will need a large number of observations to be able to confirm that the nourishment of this nudibranch depends exclusively on a single species of siphonophore.

- The growth is very rapid. Even if inaccuracies of measurements made in life on an extremely contractile animal are taken into account, one can state that a well nourished individual is capable in two days of growing from 7 to 11mm. A second specimen grew from 10 to 14mm between the 6th and 11th of November 1965.

- One can once again insist on the extreme distortion of the foot which is very prominent when the animal is attached, but which can barely stand out when the animal swims freely.

DEVELOPMENT

Nothing to our knowledge has been written on this subject in the literature.

Three times, 16th May 1962, 22nd December 1962 and 21st May 1965 and the days following, we have observed the release of eggs by *Cephalopyge* in culture.

The egg laying consists of three long transparent cylindrical filaments containing the quite regularly arranged eggs, save for the beginning and end where the eggs are spaced further and further apart until finally there is an empty sheath. The length of the laying [?egg sheath], taking several hours, reaches several dozens of centimetres; it is divided into segments of some centimetres; it contains about 60 eggs per centimetre. A number of 3000 eggs can then easily be attained.

In several days after the laying of the filament, the eggs segment in a spiral mode (Pl. I A, a-f and B) to give rise to veliger larvae.

The veliger then develops a velum with two lobes bordered by long cilia and bears some thickenings, a rudimentary foot, equally ciliated, an operculum, a shell, firstly ovoid then clearly spiralled, two otocysts at the base of the velar lobes.

The larvae have been placed with some young colonies of *Nanomia bijuga*, but they have not lived long enough to attain metamorphosis or attachment.

DISCUSSION

Comparison with the [life] cycle of *Phyllirhoe bucephalum*.

The development of this species, a parasite on *Zanclaea costata*, is now known through the recent description by Martin & Brinckmann (1963).

The common points in the cycle are the pelagic laying of eggs, the emission of normal veligers, with shell, swimming freely; in both cases, the phase of metamorphosis and the attachment is unknown. It is necessary to think that, as in *Phyllirhoe*, *Cephalopyge* develops as a parasite on its host.

In contrast, when *Phyllirhoe* in the adult state is always free and is nourished by numerous species of coelenterate, our observations have shown for *Cephalopyge* the existence of temporary attachments and of monospecific nourishment.

Certain points remain to be clarified or verified.

The parasitic specificity of young specimens seems to us to be the most probable assumption but it would have to be checked by experiments; all the observations that we have made accord with the defence of this point of view. At Villefranche, the annual cycle of *Cephalopyge trematoides* coincides with that of *Nanomia bijuga*: presence in Autumn, Winter and Spring, absence in Summer, without exception.

On the other hand, the very great extent of the geographical distribution of *Cephalopyge*, being found in tropical and subtropical waters, is in agreement with the quasi-universal distribution of *Nanomia bijuga*.

The perpetuation of the species seems assured because the chances of encounter with the host are good. *Nanomia bijuga* is very common and, in nature, each colony spreads out its tentacles, forming a very large network. On the other hand, the laying of the eggs appears relatively abundant. The chances of survival are further considerably increased by the frequent observation of swarms of the siphonophore host. It is then easy to admit that a single laying of eggs developing among a swarm of *Nanomia*, can, taking into account the speed of the development, lead to a concentration of individuals such as observed by Steinberg.

The rarity of the captures of *Cephalopyge trematoides* can be explained by the fact that the specimens attached to their host are most often overlooked, while, on the other hand, these molluscs have not been systematically searched for among the swarms of *Nanomia bijuga* which usually live at depth. It will be for instance very interesting to carry out some net sampling among the swarms of *Nanomia bijuga* responsible for the formation and vertical migration of the DSL (Barham, 1963).

At Villefranche, the presence of *Nanomia bijuga* at the surface is caused by the upwelling of subsurface waters (Bougis & Carré, 1960) concomitant with the blowing of the "Mistral" (winds of SW sector). One can state that several collections of *Cephalopyge* at Villefranche had equally occurred after a mistral, in particular in December 1962 and May 1965. One exceptional capture in the Summer, on the 12th August 1963, coincided exactly with a distinct upwelling of water, characterised by a short decrease in temperature.

CONCLUSION

The study of the biology of *Cephalopyge trematoides* will only be concluded by numerous observations and experiments made in life. The scarcity of material, the fact that the parasite is effectively hidden by its host, as well as the fragility of the larvae, are real difficulties.

By carrying out some fishing, either randomly, or where the siphonophores hosts are abundant and by systematic inspection of all the collected colonies, one can only hope to obtain a rather great number of specimens, at all stages of development, in order to observe the whole cycle and to allow the necessary experiments to elucidate many points of the ecology of *Cephalopyge trematoides*.

REFERENCES

- André, E. 1906. Supplément aux Mollusques d'Amboine et description d'un nouveau genre de la famille des Phyllirhoides. *Rev. suisse. Zool.* **14**, 70-80, 1 pl.
- Baba, K. 1933. A pelagic nudibranch, *Cephalopyge orientalis*, nov. sp. from Japan. *Annot. Zool. jap.* **14**, 157-160.
- Barham, E.G. 1963. Siphonophores and the deep scattering layer. *Science. New York* **140**, 826-828.

- Bertolini, F. 1935. Note sulla sistematica del Phyllirioidea. *Publ. Staz. zool. Napoli* **15**, 60-70.
- Bonnevie, K. 1921. *Dactylopus michaelisarsii* nov. gen. et sp. Vertreter einer neuen Familie pelagischer Nudibranchia. *Zool. Anz.* **53**, 145-152.
- Bougis, P & Carré, C. 1960. Conditions hydrologiques à Villefranche-sur-Mer pendant les années 1957 et 1958. *Cah. Océan. C.O.E.C.* **12**, 391-408.
- Chun, C. 1889. Bericht über eine nach den Canarischen Inseln im Winter 1887/88 ausgeführte Reise. *Sitzungsberichte der Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften* for **1889**, 519-533.
- Dakin, W & Colefax, A. 1937. A pelagic nudibranch of the family Phyllirhoidae from the waters of New South Wales: a note on the subgenera *Ctilopsis* and *Cephalopyge*. *Ann. Mag. nat. Hist.* **19**, 266-271.
- Hanel, E. 1905. *Cephalopyge trematoides* (Chun), Eine neue Mollusken-Gattung. *Zool. Jb.* **21**, 451-466.
- Hoffman, H. 1922. Sur Synonymie des Gattungsnamens "*Dactylopus*". *Zool. Anz.* **54**, 303-304.
- Martin, R. & Brinkmann, A. 1963. Zum Brutparasitismus von *Phyllirhoe bucephalus* Per. et Les. auf der Meduse *Zanclea costata* Gegenb. *Publ. Stat. zool. Napoli* **33**, 206-223.
- Palombi, A. 1939. *Boopis mediterranea* Pierantoni = *Cephalopyge trematoides* (Chun). Contributo allo studio della morfologia, sistematica et biologia del genere *Cephalopyge* (Gastropoda: Fam. Phyllirhoidae). *Boll. Zool. Torino* **10**, 65-73.
- Pierantoni, U. 1923. Sopra un nuovo Phyllirhoidae del golfo di Napoli (*Boopis mediterranea* n. g., n. sp.). *Publ. Stat. zool. Napoli* **5**, 83-96.
- Pruvot-Fol, A. 1929. Note sur un rare mollusque de la Méditerranée, *Boopis mediterranea* Pierantoni, 1924. *Bull. Soc. zool. Fr.* **54**, 467-476.
- Steinberg, J.E. 1956. The pelagic nudibranch *Cephalopyge trematoides* (Chun, 1889) in New South Wales with a note on other species in this genus. *Proc. linn. Soc. N.S. Wales* **81**, 184-192.
- Stubbings, H. 1937. Phyllirhoidae. *Sci. Rep. Murray Exped.* **5**, 1-14.
- Thiele, J. 1931. Handbuch der Systematischen Weichtierkunde, Jena **1**, **2**, 377-788.