

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 Coelenterés 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 Phylliroidae, 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. michaelsarsi* (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.

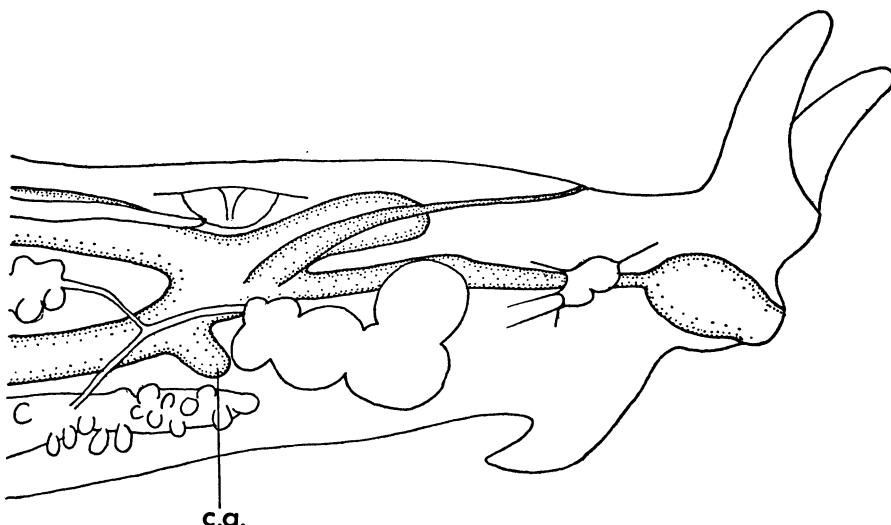


FIG. 1
Individu montrant une étude de coecum antérieur ventral (c.a.).

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 coécums 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 coécums 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 *Halistema* » (Je l'ai trouvé sur des animaux pélagiques, en particulier sur des colonies de *Halistema*). Il ne précise pas de quelle espèce d'*Halistema* 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 *Halistema*, dans le tube digestif et les coecums hépatiques.

Palombi a récolté un exemplaire attaché à une colonie de *Halistema tergestinum* Claus, 1878 (espèce mise depuis en synonymie avec *Nanomia bijuga* Chiage, 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 adhérait 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 museau. 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 :

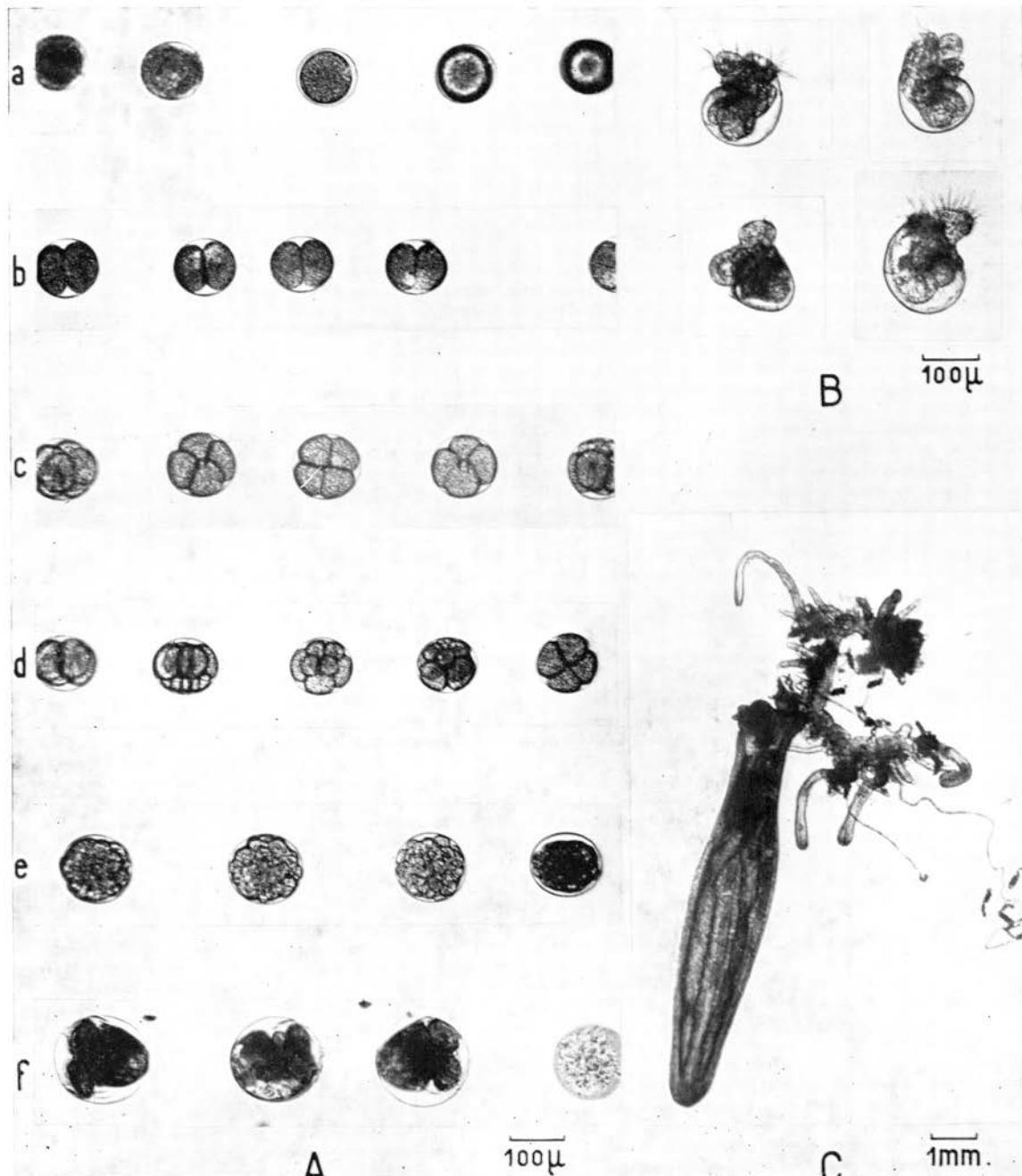
— *Cephalopyge trematoides* est capable de se fixer temporairement, de nager librement entre les périodes de fixation, de retrouver ensuite un hôte. Au moment de la fixation, la turgescence de la partie antérieure du corps, museau, rhinophores, pied, est très remarquable.

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 Coelenterés, 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-BRAONNOT 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*.

mément 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'épaissements, 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 Coelenterés, 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 Eies, 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 ein, da *Cephalopyge trematoides* an einem im Überfluss vorhandenen und allgegenwärtigen Tier festsetzt.

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 Phyllirhoïdes. *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 Phylliroidae. *Publ. Staz. zool. Napoli*, XV, 1, pp. 60-70, t.f. 1-4.
- BONNEVIE, K., 1921. — *Dactylopus michaelsarsi*, nov. gen. et sp. Vertreter einer neuen Famille 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 Phyllirhoiidae 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 *Zanclea 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, sistematica et biologia del Genere *Cephalopyge* (Gastropoda : Fam. Phyllirhoideae). *Boll. Zool. Torino*, 10, pp. 65-73, 3 t.f.
- PIERANTONI, U., 1923. — Sopra un nuovo Phyllirhoideae 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 Phylliroidae (Phyllirhoideae) 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. — Phyllirhoideae. *Sci. Rep. Murray Exped.*, 5, 1, pp. 1-14, 5 t.f.
- THIELE, J., 1931. — Handbuch der Systematischen Weichterkunde, Jena, 1, 2, pp. 377-788, t.f. 471-783.