

УДК 593.723.1 : 592/599 : 001.4

ПЕРЕОПИСАНИЕ ВИДА *TOTTONIA CONTORTA*  
И СОСТАВ СЕМЕЙСТВА APOLEMIDAE  
(SIPHONOPHORA, PHYSOPHORAE)

Р. Я. МАРГУЛИС

Биологический факультет Московского государственного университета

В результате обработки материалов из Тихого океана дано более полное описание *Tottonia contorta*. Впервые описано строение нектосома и зоонидов кормидия. Характерно большое разнообразие строения пальпонов, отсутствие арканчика у гастрозонидов и пальпонов, либо их очень слабое развитие. В связи с особенностями строения *T. contorta* некоторые изменения введены в диагноз семейства Apolemiidae, в состав которого теперь включаются три монотипических рода: *Apolemia*, *Ramosia*, *Tottonia*.

В 1976 г. мною был выделен род *Tottonia* с единственным видом *T. contorta* (Маргулис, 1976). Описание было сделано по нектофорам и сильно сокращенному нектосому из Индийского океана. Этот род был ошибочно помещен в семейство Agalmidae, хотя нектофоры *Tottonia* отличаются по строению от некоторых других агальмид. Ланцетовидные крылья нектофоров вытянуты вверх, и вентральная сторона резко изогнута, так что отверстие нектосака расположено на дорсальной стороне, что типично для семейства Apolemiidae. Но у аполемид каналы гастроваскулярной системы нектофора образуют небольшие слепые выросты. У *Tottonia* таких выростов нет, хотя при тщательном обследовании оказалось, что в некоторых местах каналы слабо изгибаются.

Уже после описания *T. contorta* мне предложили определить колонии сифонофор, выловленные в экваториальной части Тихого океана (01°30,5'—01°01,4' ю. ш., 97°00'—97°02,7' з. д.) с борта научно-исследовательского судна «Академик Курчатов» 14 января 1974 г. планктонной сетью на станции 1454. В лове с глубины 180 м (проба № 50, 20 ч 55 мин) найдены нектосом с пневматофором и 1 нектофором, 2 нектофора, не прикрепленных к нектосому, и много фрагментов сифосома. В другом лове с глубины 15 м (проба № 52, 22 ч) находились только фрагменты сифосома. Нектофоры колонии из пробы № 50 оказались идентичны одной из форм нектофоров *T. contorta* (Маргулис, 1976, рис. 9). Различия между нектосомами *T. contorta* и колонии из Тихого океана могут быть обусловлены разным состоянием колоний в момент фиксации. Поэтому я считаю, что в Тихом океане выловлена *T. contorta*.

Нектосом колонии *T. contorta* из пробы № 50, кроме одного прикрепленного нектофора, несет ряд цистозонидов, что подтверждает принадлежность рода *Tottonia* к семейству Apolemiidae. Хорошая сохранность нектосома и большое число фрагментов сифосома с многочисленными зоонидами позволяют значительно дополнить описание *T. contorta*.

Материал. Колония из пробы № 50, станция 1454, глубина 180 м, хранится в коллекциях Зоологического института АН СССР (Ленинград) под № 2/9228.

**Описание.** Пневматофор двухкамерный, размером  $3,5 \times 1,5$  мм (рис. 1, А, Б). Верхняя камера почти круглая, немного больше нижней. Нижняя камера цилиндрической формы. Стенки камер полупрозрачные. Внутренняя выстилка верхней камеры серебристая, нижней камеры желтоватая, ячеистая. Между камерами — перегородка, плотная, не прозрачная, с овальным выростом в центре, обращенным в сторону нижней камеры.

Нектосом длиной немного больше 6 мм, несет цистозонды и 1 нектофор (рис. 1, А, Б). Сразу под пневматофором находятся 3 почки, вероятно, цистозондные, и 1 молодой пальцевидный цистозонд. Далее, по одному краю вентральной стороны (правому, если пневматофор направлен вверх, а вентральная сторона к наблюдателю) располагаются в один ряд 6 цистозондов. Они имеют неправильно овальную форму в проксимальной части, дистальный конец вытянут в тонкий длинный вырост, который в 3—4 раза длиннее широкой части цистозоида. В этом же ряду за последним цистозондом находится мышечный вырост треугольной формы, подобный выросту, к которому прикреплен нектофор, сохранившийся на колонии. За этим выростом нет следов прикрепления зооидов. Параллельно ряду из 6 цистозондов находятся следы прикрепления других зооидов (цистозондов или нектофоров). Сохранившийся на нектосоме нектофор прикреплен на уровне 6-го цистозоида, но по левому краю вентральной стороны. Он соединяется со стволом колонии крупным мышечным выростом треугольной формы. От этого выроста вдоль ствола (дистально от пневматофора) идет тонкий мускулистый гребень около 3 мм длиной. На противоположном от нектофора конце этот гребень образует также треугольный вырост, к которому мог бы крепиться нектофор. Рядом с этим выростом находится еще один цистозонд, более узкий и вытянутый, с тонким отростком меньшей длины, чем у цистозондов, ранее описанных. За цистозондом и перед ним много следов прикрепления зооидов.

Из оставшихся на нектосоме цистозондов, нектофора и следов прикрепления зооидов трудно восстановить порядок расположения их на живой колонии. Можно думать, что нектофоры прикреплены в 2 ряда, поскольку сохранившийся нектофор и мышечный вырост, к которому также несомненно крепился нектофор, находятся в левом и правом рядах вентральной стороны. Количество цистозондов на нектосоме и порядок их расположения по отношению к нектофорам также неизвестны.

Участок сифосома, не отделившийся от нектосома, несет только почки зооидов. Вполне сформировавшиеся кормидии находятся на многочисленных фрагментах сифосома. Обращает на себя внимание, что ствол колонии распался на почти одинаковые по форме и размеру участки. Они имеют дисковидную форму (рис. 1, Г, Д, Е). Большая часть такого фрагмента состоит из мышечных тяжей, а на  $1/3$  или  $1/4$  части (вентральная сторона) прикреплены зооиды. Число и состав зооидов на этих фрагментах не одинаковы. Лишь немногие из них несут гастрозонды. Форма гастрозондов значительно варьирует. Обычно это мешковидные длинные образования, сужающиеся проксимально и сидящие на тонкой ножке. Резкой границы между широкой частью гастрозоида и ножкой нет (рис. 1, Г). Иногда рот гастрозоида бывает широко раскрыт, и часть зооида вывернута наружу (рис. 1, Ж). Большинство гастрозондов желтоватой окраски, но несколько особей окрашены в красно-бурый цвет, характерный для глубоководных кишечнотолстых. На одном фрагменте ствола, кроме типичного гастрозоида, находится зооид, похожий на него по форме, но не имеющий ротового отверстия (рис. 1, Г). В пробе найден еще один такой же зооид, не прикрепленный к стволу. Гастрозонды не имеют арканчиков.

На всех фрагментах ствола сифосомы много длинных, тонких зооидов различных размеров и строения. Большинство их имеет вид трубочек

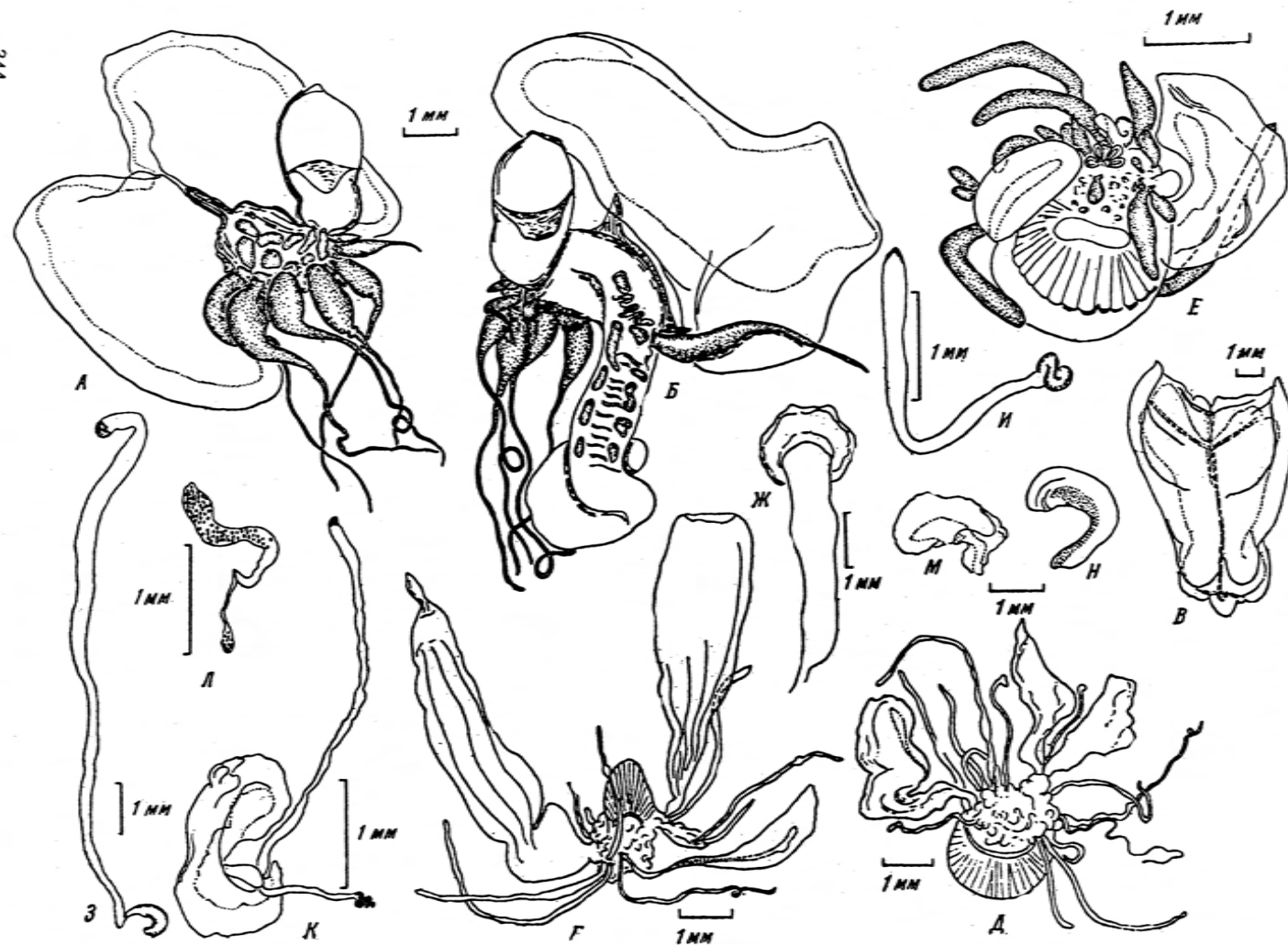


Рис. 1. Фрагменты колонии *Toltonia contorta* из пробы № 50. А, Б — участок нектосома с пневматофором, нектофором и цистозоидами, В — нектофор, Г — фрагмент сифосома с гастрозоидами, пальпонами и кроющими пластинками, Д — фрагмент сифосома с пальпонами и кроющими пластинками, Е — фрагмент сифосома с молодыми зооидами, Ж — гастрозонд, З, И — пальпы с пальпакулами, К — кроющая пластинка с пальпонами, Л — пигментированный палец с круглыми нематоцистами, М, Н — кроющие пластинки

шириной не более 0,4 мм. Дистальный конец их может быть слегка заострен, закруглен или закручен спирально (рис. 1, Г, Д, Е). Заостренная вершина покрыта чехликом (виден при увеличении в 160 раз), немного приподнимающимся над основной частью, несущей крупные клетки, среди которых лежат овальные и круглые нематоцисты. Вершина выростов с закругленным концом не покрыта чехликом и не имеет четкой границы: часть клеток с многочисленными нематоцистами будто выдавлена наружу. В третьем случае эта масса крупных клеток и нематоцистов еще больше и слегка закручивается в спираль (рис. 2, А — Г). Вероятно, эти различные зооиды представляют собой стадии развития зооидов одного типа. Это, по-видимому, пальпоны, хотя большинство из них не имеет пальпакул. Очень редко в основании некоторых пальпонов такого типа находится небольшой вырост, вооруженный нематоцистами по всей длине (рис. 1, З, И), — короткая пальпакула.

Кроме описанных пальпонов, встречаются еще более тонкие жгутовидные зооиды с большим количеством нематоцистов почти по всей длине (рис. 1, Д; 2, Г).

Зооиды еще одного типа, обычно темно-желтого или светло-коричневого цвета (за счет гранул пигмента), мельче описанных выше, пальцевидной или булавовидной формы. Эти зооиды несут множество круглых стрекательных клеток, образующих плотный покров (рис. 1, Л; 2, Д, К, Л).

В описанных выше зооидах обнаружены нематоцисты двух типов: круглые атрихи и овальные микробазальные эврителы (рис. 2, Е, Ж). Последние имеют 2 утолщения в проксимальной части стрекательной нити, несущих 3—4 ряда шипиков.

Размеры и форма кроющих пластинок весьма разнообразны (рис. 1, Г, Д, Е, М, Н). Молодые пластинки могут быть овальными, более или менее удлинёнными, с округлым или заостренным концом. К стволу колонии они прикрепляются сильно суженной частью, как бы ножкой. По мере роста пластинки мезоглея образует множество складок, и форма пластинки становится весьма причудливой. Канал гастроваскулярной системы у молодых кроющих пластинок часто подходит к наружному краю на вентральной стороне, и в этих местах непосредственно к пластинке может прикрепляться пальпон (рис. 1, К). Стрекательные клетки на кроющих пластинках не обнаружены. Хорошо развитые половые зооиды не найдены.

Фрагменты колоний, обнаруженные в лове с глубины 15 м, позволяют дополнить сделанное описание. Здесь найдены гастрозоиды с очень маленьким пальцевидным неветвящимся выростом на ножке. Эти выросты несут нематоцисты и, по-видимому, являются арканчиками (рис. 2, З, И). Разнообразие форм пальпонов на фрагментах из этой пробы еще больше (рис. 2, К, Л, М). Жгутовидные зооиды длиннее и их много. Некоторые пальпоны имеют пальпакулу, достигающую половины их длины. Пигментированные зооиды в большом числе сидят вокруг половых зооидов.

Женские и мужские гонофоры найдены на разных фрагментах сифоса. Гинофоры круглые или овальные, сидят на более или менее длинных ножках. Длина ножки увеличивается по мере созревания гинофора (рис. 2, К). Андрофоры овальные, каплевидные, сидят на более коротких, чем у гинофоров, ножках (рис. 2, Л). Половые зооиды прикрепляются непосредственно к стволу колонии каждый отдельно, хотя сидят все рядом. Около них находятся длинные пальпоны и обязательно короткие пигментированные пальпоны. По имеющимся фрагментам невозможно установить положение кормидиев на стволе колонии, границу между ними и состав зооидов в одном кормидии.

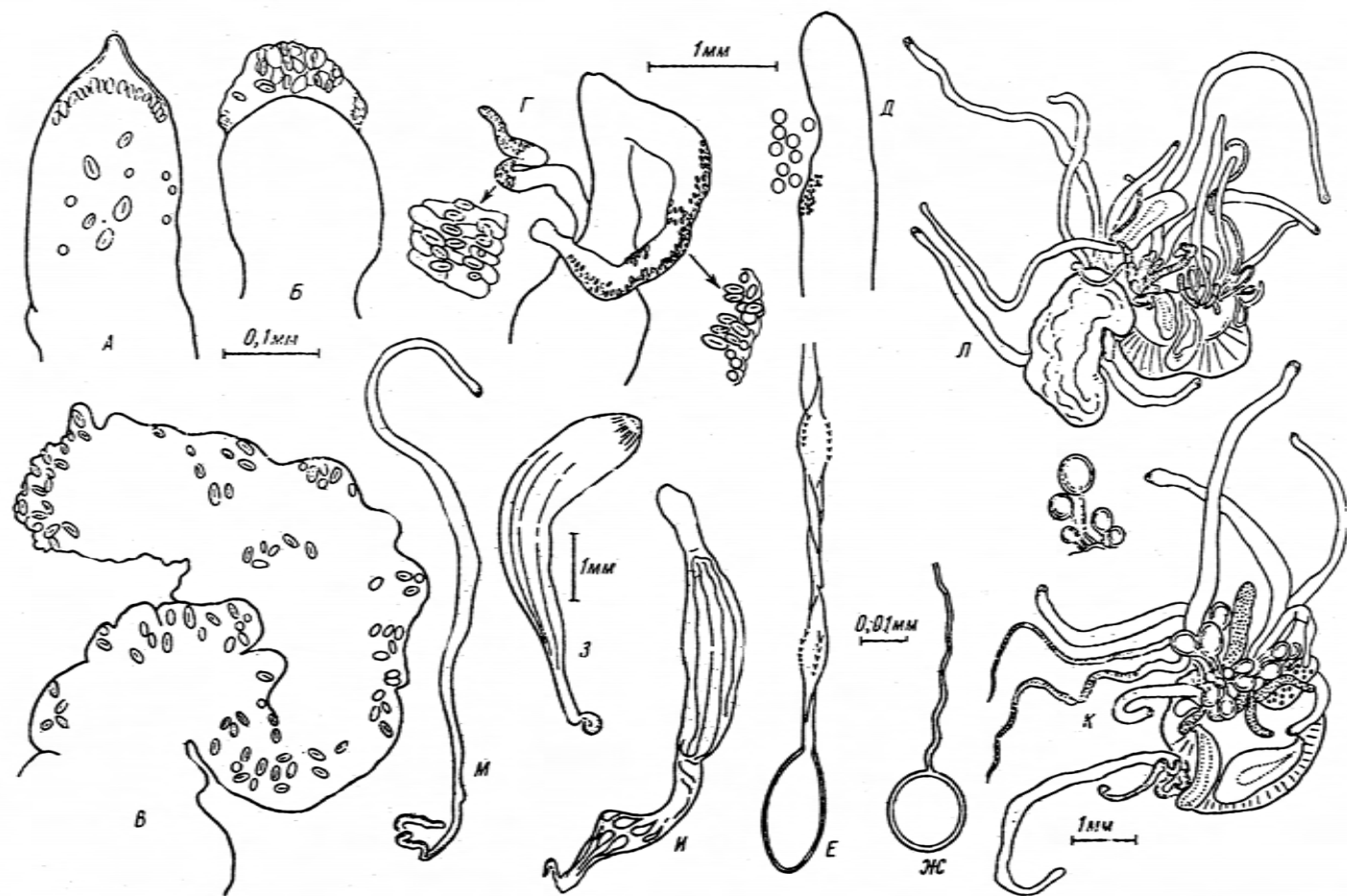


Рис. 2. Фрагменты колонии *Tottonia contorta* из пробы № 52: А, Б, В -- вершины пальпов, Г -- вершина жгутовидного пальпа, Д -- вершина пигментированного пальпа, Е, Ж -- стрекательные клетки, З, И -- гастрозойды сарканчиками, К -- фрагмент сифосома с различными пальпами, кроющими пластинками и женскими гонофорами, Л -- фрагмент сифосома с мужскими гонофорами, М -- пальп с пальпакулой

Теперь можно предложить следующий диагноз рода *Tottonia*: Apolemidae с овальными, вытянутыми в длину нектофорами, изогнутыми так, что отверстие нектосака смещено на дорсальную сторону. Ланцетовидные крылья направлены вверх. Клапан отсутствует. Латеральные радиальные каналы прямые. Между двумя соседними нектофорами сидят несколько цистозонидов (более одного, хотя бы на части нектоса), но они никогда не собраны в пучки. Кормидии характеризуются большим числом пальпонов различного строения.

В диагноз вида *T. contorta*, приведенный ранее (Маргулис, 1976), следует внести следующие дополнения. Пневматофор двухкамерный. Цистозониды, сидящие между нектофорами, крупные, овальные, с очень длинным тонким дистальным выростом. Гастрозониды обычно не имеют арканчика, а если он есть, то очень маленький и неветвящийся. Пальпоны также часто лишены пальпакулы, либо она не достигает половины длины пальпона. Пальпоны вооружены стрекательными клетками. В кормидиях с развитыми половыми зооидами обязательно находятся пигментированные пальпоны, вооруженные круглыми нематоцистами (атрихами) по всей длине пальпона.

Составляющие семейство Apolemidae три монотипических рода *Apolemia* Eschscholtz, 1829 [*A. uvaria* (Lesueur, 1811)], *Ramosia* Stepanyants, 1967 (*R. vitiazi*) и *Tottonia* Margulis, 1976 (*T. contorta*) хорошо различаются между собой прежде всего по строению и расположению цистозонидов. У *A. uvaria* цистозониды тонкие, напоминают щупальца и сидят пучками по 2—6 позади каждого нектофора (Totton, 1965). У *R. vitiazi* цистозониды крупнее, более или менее расширены в средней части и сидят по одному между двумя нектофорами (Степаньянц, 1967). Цистозониды *T. contorta* напоминают по строению предыдущий вид, но имеют очень длинный тонкий конец. Они также явно не собраны в пучки, но сколько их находится между соседними нектофорами, пока неясно. По строению нектофоров два первых рода ближе друг к другу, чем к роду *Tottonia*, который отличается как более узкими и длинными нектофорами, так и отсутствием боковых выростов латеральных радиальных каналов гастроваскулярной системы. В строении кормидиев выявлены такие различия. У *A. uvaria* и гастрозониды и пальпоны имеют щупальца — соответственно арканчики и пальпакулы. Пальпоны двух типов — обычно длинные, с нематоцистами на вершине, и более короткие, плотные, пигментированные, с нематоцистами по всей длине. При описании пальпонов второго типа Тоттон приводит противоречивые данные о форме находящихся на них нематоцистов — на стр. 48 указано, что нематоцисты круглые, а на стр. 50 — в форме банана (Totton, 1965). У хранящегося в коллекциях Зоологического института АН СССР в Ленинграде экземпляра *A. uvaria* пигментированные пальпоны вооружены круглыми нематоцистами. Такое же вооружение они несут у *T. contorta*. Однако изменчивость пальпонов у последнего вида очень велика, пальпакулы обычно отсутствуют, как и арканчики у гастрозонидов, в отличие от *A. uvaria*. В колониях *R. vitiazi* (из уже упомянутых коллекций) хорошо выражена возрастная изменчивость зоонидов в кормидии. Молодые гастрозониды всегда имеют арканчик, а пальпоны — пальпакулу. У старых особей сохраняются обычно лишь маленькие выросты, либо они пропадают совсем. По-видимому, не случайно в одной из работ Степаньянц (1970) рисует гастрозонид *R. vitiazi* без арканчика. Пигментированные пальпоны также имеются в кормидиях этого вида, хотя в описании вида о них ничего не сказано. В отличие от двух других аполемид, у *R. vitiazi* они не плотные, а рыхлые, слабо спирально закрученные и вооружены овальными нематоцистами и лишь небольшим числом круглых. Присутствие стрекательных клеток типа микробазальных эврителей с двумя утолщениями в проксимальной части стрекательной нити, вероятно, характерно для аполемид. О таких же клетках пишет



Тоттон. Молодые кроющие пластинки похожи у всех аполемид, но у *T. contorta* они лишены стрекательных клеток.

С появлением в семействе Apolemidae третьего рода *Tottonia* в наиболее полный диагноз этого семейства, данный Степаньянц (1967), следует внести некоторые поправки.

В исправленном виде диагноз семейства Apolemidae выглядит следующим образом.

Physophorae с небольшим овальным пневматофором, лишенным пневматопоры. Нектосом хорошо развит и несет 2 продольных ряда нектофоров. Между нектофорами на нектосоме помещаются лишенные щупалец цистозоиды. Длинный сифосом несет кормидии, располагающиеся на значительном расстоянии друг от друга. Гастрозоиды могут не иметь арканчиков, а если они имеются, то не ветвятся. В составе кормидиев имеются пигментированные пальпы, вооруженные нематоцистами по всей длине.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Маргулис Р. Я., 1976. Новые сифонофоры подотряда Physophorae из Индийского океана. Зоол. ж., 55, 8: 1244—1246.
- Степаньянц С. Д., 1967. Сифонофоры морей СССР, и северной части Тихого океана: 4—216, Изд-во «Наука», Л.—1970. Сифонофоры южной части Курило-Камчатского желоба и прилежащих акваторий. Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 86: 222—235.
- Totton A. K., 1965. Synopsis of the Siphonophora. Transact. British Mus. Nat. Hist.: 1—230, London.

---

### REDESCRIPTION OF *TOTTONIA CONTORTA* AND COMPOSITION OF THE FAMILY APOLEMIDAE (SIPHONOPHORA, PHYSOPHORAE)

R. Ya. MARGULIS

Biological Faculty, State University of Moscow

#### Summary

A new and more complete description of *Tottonia contorta* Margulis is given by the materials collected in the Pacific. The structure of nectosome and cormidial groups is described for the first time. The great diversity of palpons, absence of tentacule in gastrozooids and of palpacle in palpons or their very weak development are typical of *T. contorta*. Due to structural peculiarities of *T. contorta*, some changes were made in the diagnosis of the family Apolemidae which comprises now 3 genera: *Apolemia*, *Ramosia*, *Tottonia*.

---

**Margulis, R.Ya. 1980**

**Redescription of *Tottonia contorta* and composition of  
the family Apolemidae (Siphonophora, Physophorae)**

*Zoologicheskii Zhurnal* **59**(3), 342-348.

In 1976 I erected the genus *Tottonia* to encompass a single species *T. contorta* (Margulis, 1976). The description was based on some nectophores and an extremely abbreviated nectosome from the Indian Ocean. The genus was mistakenly placed in the family Agalmidae, despite the fact that the nectophores differ in structure from those of several other agalmids. The lanceolate wings of the nectophores are extended upwards, and the ventral side is sharply curved, so that the opening of the nectosac is dorsal, which is typical of the family Apolemidae. In the apolemids, however, the canals of the gastrovascular system of the nectophore form small, blind-ending diverticula. *Tottonia* has no such diverticula, although careful examination has shown that in some places the canals are slightly bent.

After the description of *T. contorta*, I was asked to examine some colonies of siphonophores collected in the equatorial region of the Pacific Ocean (01°30.5'-01°01.4'S, 97°00'-97°02.7'W) by the RV 'Akademik Kurchatov' on 14 Jan 1974 using a plankton net at St. 1454. Fishing depth 180 m (series no. 50, 2055 hrs); a nectosome with a pneumatophore and one nectophore, plus two detached nectophores, and many siphosomal fragments. In another cast from 15 m depth (series no. 52, 2200 hrs) only fragments of a siphosome were found. The nectophores of the colony from series 50 were identical with one of the forms of the nectophores of *T. contorta* (Margulis, 1976, fig. 9). Differences between the nectosomes of *T. contorta* and of the colony from the Pacific Ocean may be due to differences in the condition of the colonies at the time of preservation. I, therefore, consider that *T. contorta* has been found in the Pacific Ocean.

The nectosome of the colony of *T. contorta* from series 50, besides having one attached nectophore, bears a row of cystozooids, which confirms that the genus *Tottonia* belongs in the family Apolemidae. The good state of preservation of the nectosome and the large number of siphosomal fragments, with numerous zooids, permits me to give a much fuller description of *T. contorta*.

**Material.** A colony from series 50 at St. 1454, depth 180 m, is deposited in the collections of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR (Leningrad) as no. 2/9228.

**Description.** A two chambered pneumatophore, size 3.5 x 1.5 mm (Fig. 1 **A, B**). The upper chamber is almost round and slightly larger than the lower one, which has a cylindrical shape. The walls of the chambers are semi-transparent; the inner lining silvery, and that of the lower chamber yellowish and cellular. Between the chambers is a dense, opaque partition, with an oval protuberance at its centre pointing toward the lower chamber.

The nectosome is slightly more than 6 mm in length, and bears tentacles and a single nectophore (Fig. 1 **A, B**). Directly below the pneumatophore there are three buds, probably cystozooids, and one young digitate cystozooid. Further down, along one edge of the ventral side (the right edge if the pneumatophore is directed upwards and the ventral side toward the observer) are six cystozooids arranged in a single row.



They have an irregular oval shape proximally, while the distal end extends into a thin protuberance that is 3-4 times longer than the thicker proximal part. In this row, after the last cystozooid, there is a triangular muscular flap that resembles the flap which attaches the nectophore in the preserved the colony. There are no traces of zooids being attached to this flap. Parallel with the row of six cystozooids traces of the attachment of other zooids (cystozooids or nectophores) are to be found. The nectophore that remained attached to the nectosome is attached at the level of the sixth cystozooid, but on the left edge of the ventral side. It is joined to the stem by a large muscular triangular flap. From this flap, a thin muscular ridge, about 3 mm long, runs along the stem (distal to the pneumatophore). At the opposite end of the nectophore this ridge also forms a triangular protuberance, to which a nectophore might have been attached. Next to it is another cystozooid which is narrower and more extended, with thin branches that are shorter than the cystozooids previously described. Around the cystozooid there are many traces of zooid attachments.

From the cystozooids remaining on the nectosome, the nectophore and the traces of zooid attachments, it is difficult to reconstruct the organisation of the living colony. It may be thought that the nectophores were attached in two rows, since the attached nectophore and the muscular flap to which a nectophore almost certainly was attached lie on the right and left sides of the ventral surface. The number of cystozooids on the nectosome, and their arrangement in relation to the nectophores also is unknown.

The section of the siphosome that had not been detached from the nectosome bears only buds of zooids. Fully developed cormidia are found on the numerous siphosomal fragments. It is apparent that the stem of the colony disintegrated into fragments that were of almost identical shape and size. They are discoid in shape (Fig. 1 Г, Д, Е). Most of the fragment consists of muscular strands, while the mature zooids occupy about 1/3 to 1/4 of it, on the ventral side. The number and composition of the zooids on these fragments are not identical. Only a few bear gastrozooids. Usually these form long, sac-like structures that narrow proximally and are borne on thin pedicles. There is no sharp boundary between the wider part of the gastrozooid and its pedicle (Fig. 1 Г). Occasionally the mouth of the gastrozooid is wide open, and part of it twisted outward (Fig. 1 Ж). The majority of the gastrozooids are yellowish in colour, but some are red-brown, as is typical for deep water coelenterates. On one fragment of the stem, beside a typical gastrozooid, there was a zooid with a similar structure but without a mouth (Fig. 1 Г). Another such zooid was found in the sample, but not attached to the stem. The gastrozooids do not have tentacles.

On all fragments of the siphosome there were many long thin zooids of various sizes and structure. They are mainly in the form of tubules no wider than 0.4 mm. Their distal ends may be slightly pointed, rounded or twisted into a spiral (Fig. 1 Г, Д, Е). The pointed tip is covered by a cap (visible under x160 magnification), which is slightly raised above the main part and bears large cells, among which are oval and rounded nematocysts. The tips of those protuberances with rounded ends do not have a cap and have no sharp boundaries: some cells with numerous nematocysts if squeezed out. In the third case the mass of large cells and nematocysts is even larger and is slightly spiralled (Fig. 2 А-Г). Probably these different zooids represent a single type of zooid at various stages in its development. They are evidently palpons, though the majority of them have no palpacles. Very rarely at the base of

some palpons is found a small protuberance with nematocysts along its entire length (Fig. 1, 3, И), which is a short palpacle.

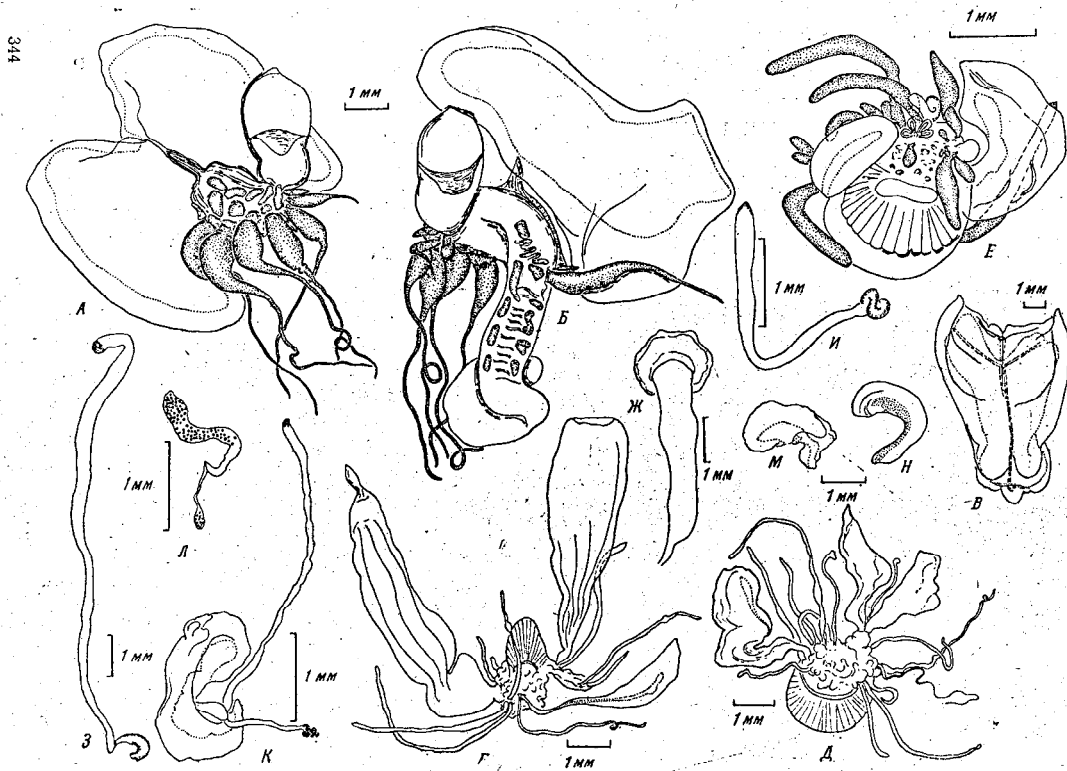


Figure 1. Fragments of the colony of *Tottonia contorta* from probe 50.

**A, Б** – section of the nectosome with pneumatophore and nectophore; **Б** – nectophore; **Г** – fragment of siphosome with gastrozooids, palpons, and tentacles. **Д** – fragment of siphosome with palpons and bracts; **Е** – fragment of siphosome with young zooids; **Ж** – gastrozooid; **3, И** – palpons with palpacles; **К**, bracts with palpons; **Л** – pigmented palpon with rounded nematocysts; **М, Н** – bract.

Besides the palpons, there are thinner flagelliform zooids bearing large numbers of nematocysts along almost their entire length (Fig. 1 **Л**; Fig. 2 **Г**).

Zooids of yet another kind, usually dark yellow or light brown (depending on the granulation of the pigmentation) are smaller than those described above and are digitate or clavate in shape. These zooids bear a number of rounded nematocysts that form a dense cover (Fig. 1 **Л**; Fig. 2 **Д, К, Л**).

In the zooids described above two types of nematocysts have been found: rounded atrichs and microbasic euryteles (Fig. 2 **Е, Ж**). The latter have two swellings in the proximal part of the threads, which has 3-4 rows of spinules.

The size and shape of the bracts is extremely variable (Fig. 1 **Г, Д, Е, М, Н**). The young ones may be oval, more or less elongate, with rounded or pointed ends. They are attached to the stem by a very narrow part, like a pedicle. As the bract grows the mesogloea forms numerous folds, and the shape of the bract becomes very bizarre. The canal of the young bracts often approaches the surface on the ventral side, and in these regions a palpon may be attached directly to the bract (Fig. 1 **К**).

Nematocysts were not found on the bracts. Well developed gonophores were not found.

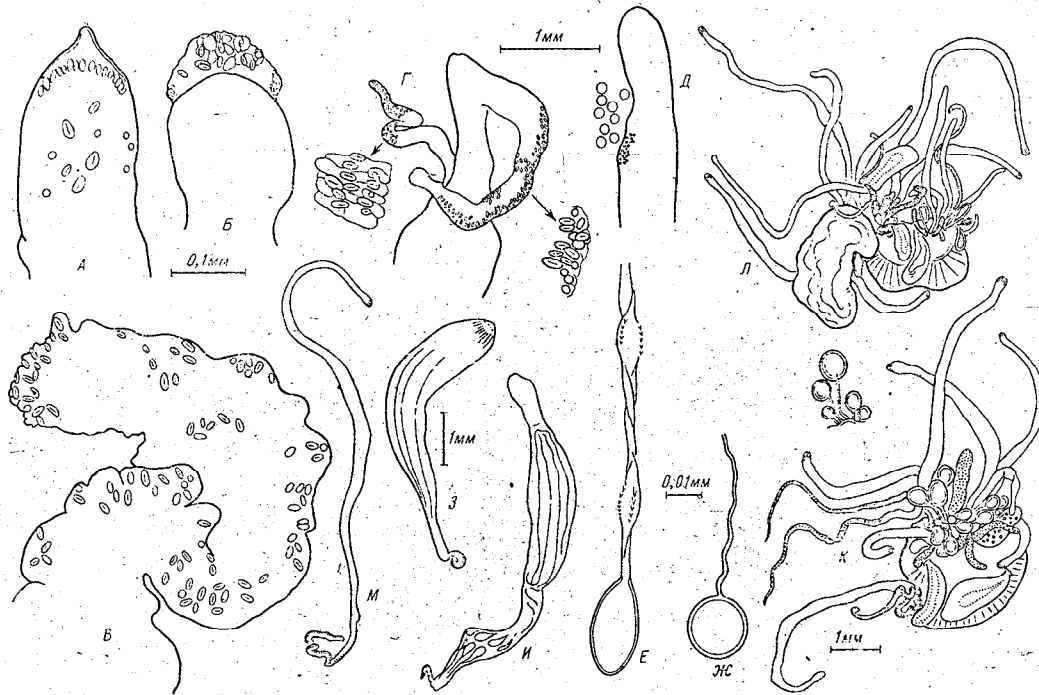


Figure 2. Fragments of the colony of *Tottonia contorta* from probe 52.  
**A, Б, В** – tips of palpons; **Г** – tip of flagelliform palpon; **Д** – tip of pigmented palpon;  
**Е, Ж** – cnidoblasts; **З, И** – gastrozooids with tentacles; **К** – fragment of siphosome  
 with various palpons, bracts and female gonophores; **Л** – a fragment of siphosome  
 with male gonophores; **М** – palpon with palpacle.

The fragments of colony found in the net fished at 15 m depth allow us to complete this description. Here gastrozooids, with a very small digitiform protuberance, were found together on the same pedicle. These protuberances bear nematocysts and evidently are tentacles (Fig. 2 **З, И**). The variation in the shape of the palpons in these fragments is even greater (Fig. 2, **К, Л, М**). The flagelliform zooids are longer, and there are many more of them. Some palpons have a palpacle that extends to about half their length. A large number of pigmented zooids are arranged around the sexual zooids.

Female and male gonophores are found on different parts of the siphosome. They are round or oval, borne on pedicles of variable length. The length of the pedicle increase as the female gonophore matures (Fig. 2 **К**). Oval, drop shaped male gonophores are borne on shorter pedicles than the female ones (Fig. 2 **Л**). Sexual zooids are fixed directly and separately to the stem of the colony, but sitting side by side to each other. Close to them are long palpons and shorter pigmented palpons. From the fragments available one cannot establish the arrangement of the cormidia on the stem.

We may now propose the following diagnosis for the genus *Tottonia*: Apolemidae with oval nectophores, extended lengthways so that the opening of the nectosac is displaced onto the dorsal side. The lanceolate wings are directed upwards. There is no valve. The lateral radial canals are straight. Between neighbouring

nectophores some cystozooids are attached (more than one, at least on part of the nectosome), but never in bundles. The cormidia are characterised by a large number of palpons of variable construction.

We should make the following additions to our earlier diagnosis of *T. contorta* (Margulis, 1976). The pneumatophore is two chambered. The cystozooids between the nectophores are large, oval, and have very long thin distal extensions. The gastrozooids do not normally have a tentacle, but if they do it is very small and unbranched. The palpons often have no palpacle, or else it extends to less than half their length. Palpons bear nematocysts. Pigmented palpons, with round nematocysts (atrichs) along their entire length, are always found on cormidia with mature sexual zooids.

The three monotypic genera *Apolemia* Eschscholtz, 1829 (*A. uvaria* Lesueur, 1811), *Ramosia* Stepanjants, 1967 (*R. vitiazi*) and *Tottonia* Margulis, 1976 (*T. contorta*) that form the family Apolemiidae are clearly distinguishable, mainly by the structure and arrangement of the cystozooids. In *A. uvaria* the cystozooids are thin and are arranged in bundles of six to eight behind each nectophore (Totton, 1965). In *R. vitiazi* the cystozooids are longer, more or less broadened in their middles, and arranged singly between two nectophores (Stepanjants, 1967). The cystozooids of *T. contorta* resemble that species in their structure, but have a very long, thin end. They are clearly not in bundles, but it remains unknown as to how many are found between neighbouring nectophores. The structure of the nectophore is much more similar in the first two species than for the genus *Tottonia*, which is distinguished by having narrower and longer nectophores, and also by the absence of diverticula on the lateral radial canals. In the cormidia the following differences clearly are seen. In *A. uvaria* the gastrozooids have tentacles and the palpons have palpacles. The palpons are of two kinds: normally long with nematocysts at their tips, or shorter dense and pigmented, with nematocysts along the entire length. In describing the second type of palpons Totton gives contradictory information about the form of the nematocyst on them; on p. 48 it is stated that the nematocysts are round, while on p. 50 they are said to be banana-shaped (Totton, 1965). In the specimen of *A. uvaria* kept in the collections of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR in Leningrad the pigmented palpons have rounded nematocysts. Those of *T. contorta* bear the same. However, the variability of the palpons in the latter species is very great, and palpacles normally are absent, just as tentacles are absent from the gastrozooids, as distinct from *A. uvaria*. On the colonies of *R. vitiazi* (from the aforementioned collections) the growth variability of the cormidial zooids is well expressed. The young gastrozooids always have a tentacle, and the palpons a palpacle. The old ones usually have only a small protuberance, and sometimes even this has disappeared. It is evidently not pure chance that Stepanjants (1970), in one of her works, draws the gastrozooid of *R. vitiazi* without a tentacle. There are always pigmented palpons in the cormidia of this group, although nothing is said about them in the description. In contrast to the other two apolemiids, in *R. vitiazi* they are not dense, but crumbly (porous), slightly twisted into a spiral and equipped with oval nematocysts and only a few round ones. The presence of microbasic euryteles with two swellings on the proximal part of the thread is probably typical of apolemiids. Totton mentions this kind of cell. The young bracts are similar in all apolemiids, but in *T. contorta* they have no nematocysts.

With the appearance of the third genus, *Tottonia*, in the family Apolemidae, some alterations must be made to the fullest diagnosis of this family that was given by Stepanjants (1967).

In its corrected form the diagnosis of the family Apolemidae is as follows;

Physophorae with a small oval pneumatophore, which has no apical pore. The nectosome is well developed and bears two longitudinal rows of nectophores. The long siphosome bears cormidia that are positioned at a considerable distance from each other. The gastrozoid may not have tentacles, or if they are present they are unbranched. Pigmented palpons, bearing nematocysts along their entire length, are present as part of the cormidia.

#### References

- Margulis, R.Ya. 1976. New genera of the sub-order Physophorae from the Indian Ocean. *Zoologicheskii Zhurnal*, **55**, 1244-1246. (In Russian).
- Stepanjants, S.D. 1967. Siphonophores of the seas of the USSR and the north western part of the Pacific Ocean. *Opredeliteli po Faune SSSR* **96**, 1-216.
- Stepanjants, S.D. 1970. Siphonophora of the southern part of the Kurile-Kamchatka Trench and adjacent marine areas. *Trudy Instituta Okeanologii* **86**, 222-236 (translation of Russian text, 234-249).
- Totton, A.K. 1965. *A Synopsis of the Siphonophora*. London: British Museum (Natural History).