

# SUR LE GENRE *SULCULEOLARIA* BLAINVILLE, 1834 (*SIPHONOPHORA*, *CALYCOPHORAE*, *DIPHYIDAE*)

PAR

CLAUDE CARRÉ \*

MOTS CLÉS : Siphonophore.  
Renouvellement nectophores.  
Développement.  
Taxinomie.

KEY-WORDS : Siphonophore.  
Nectophores renewal.  
Development.  
Taxonomy.

## Résumé

Trois espèces méditerranéennes du genre *Sulculeolaria* ont été maintenues en élevage. Le renouvellement de leurs nectophores a montré des variations morphologiques inattendues, mais le plus souvent inéluctables et liées au rang de la cloche qui permettent d'expliquer les controverses et les incertitudes concernant la systématique du genre et de proposer une diagnose et des clefs de détermination des espèces retenues. Cette étude est complétée par la description du développement d'une espèce *S. chuni*, inconnue jusque-là, et par des données écologiques.

## Abstract

### On the genus *Sulculeolaria* Blainville, 1834 (*Siphonophora*, *Calycophorae*, *Diphyidae*)

Three Mediterranean species of the genus *Sulculeolaria* have been reared in the laboratory. After renewal the nectophores showed unexpected morphological variations which were, however, most often inevitable and related to the rank of the nectophore. These variations provide an explanation of the controversial and vague taxonomy of the genus and help identify the species retained. In addition, a description of the hitherto unknown development of *S. chuni*, and some ecological data, are given.

## INTRODUCTION

Après les premières descriptions originales, parfois très insuffisantes, la systématique des espèces du genre *Sulculeolaria* Blainville, 1834, a été revue, souvent à partir de l'étude de spécimens fixés incomplets, récoltés pendant des campagnes océanographiques. Elle a donné lieu à de nombreuses mises au point et controverses. Rappelons les principales :

LENS et VAN RIEMSDIJK, 1902, p. 56; BIGELOW, 1911, p. 233, 1918, p. 415, 1931, p. 558; MOSER, 1925, p. 132; BROWNE, 1926, p. 66; LELOUP, 1932, p. 5; TOTTON, 1932, p. 340, 1954, p. 100; BIGELOW et SEARS, 1937, p. 29; SEARS, 1950, p. 12; ALVARIÑO, 1968, p. 340; STEPANYANTS, 1967, p. 145, 1973, p. 649.

Nous avons repris l'étude du genre *Sulculeolaria*

\* Station Zoologique, F 06230 Villefranche-sur-Mer.

à partir de colonies entières récoltées directement au bocal, en pleine eau. Trois espèces méditerranéennes ont pu ainsi être mises en élevage au laboratoire : *S. quadrivalvis* Blainville, 1834, *S. chuni* (Lens et van Riemsdijk, 1908), *S. turgida* (Gegenbaur, 1853).

Pour ces trois espèces, nous avons précisé les principaux caractères des colonies adultes récoltées et suivi le renouvellement des cloches natatoires, jusque-là négligé par les auteurs. Nous avons également obtenu le cycle de développement d'une espèce *S. chuni* et mentionné quelques données écologiques.

*Rappel de la diagnose antérieure de la sous-famille des Sulculeolariinae et de son genre unique Sulculeolaria.*

*Diphyidae* avec un stolon généralement de grande taille (de 10 cm à 1 m) et deux cloches natatoires, une antérieure et une postérieure, de dimensions semblables. Cloche antérieure conoïde, sans hydroécie, avec apex arrondi et contours lisses, sans crêtes, avec lamelle basale divisée en deux lobes par une échancrure profonde atteignant le bord ombrellaire. Cloche postérieure subcylindrique avec canaux latéraux formant deux anses successives en S, contrairement aux canaux plus simples des *Diphyidae diphyinae*.

ABRÉVIATIONS UTILISÉES  
DANS LES PLANCHES ET LES FIGURES

Br.	: bractée
Com.	: commissures latérales
C.	: constriction
C.p.	: canal pédiculaire
D.b.	: dents basales
D.d.	: dents dorsales
D.l.	: dents latérales
Eb. NA <sub>2</sub>	: ébauche du 2 <sup>e</sup> nectophore antérieur
Eb. NP <sub>2</sub>	: ébauche du 2 <sup>e</sup> nectophore postérieur
F.	: filament pêcheur
Ga.	: gastrozoïde
Go.	: gonophore
H.	: hydroécie
I.	: indentation
L.b.	: lamelle basale
NA <sub>1</sub>	: 1 <sup>er</sup> nectophore antérieur
NP <sub>1</sub>	: 1 <sup>er</sup> nectophore postérieur
NA <sub>3</sub>	: 3 <sup>e</sup> nectophore antérieur
P.	: protubérance
S.	: somatocyste
St.	: stolon
T.	: tentille

ABBREVIATIONS USED  
IN THE PLATES AND FIGURES

Br.	: bract
Com.	: lateral commissures
C.	: constriction
C.p.	: pedicular canal
D.b.	: basal teeth
D.d.	: dorsal teeth
D.l.	: lateral teeth
Eb. NA <sub>2</sub>	: bud of the 2nd anterior nectophore
Eb. NP <sub>2</sub>	: bud of the 2nd posterior nectophore
F.	: fishing filament
Ga.	: gastrozoid
Go.	: gonophore
H.	: hydroecium
I.	: indentation
L.b.	: basal plate
NA <sub>1</sub>	: 1st anterior nectophore
NP <sub>1</sub>	: 1st posterior nectophore
NA <sub>3</sub>	: 3rd anterior nectophore
P.	: protuberance
S.	: somatocyst
St.	: stem
T.	: tentilla

## ÉTUDE DE TROIS ESPÈCES

*Sulculeolaria quadrivalvis* Blainville, 1834.

### HISTORIQUE

*Sulculeolaria quadrivalvis* Blainville et *Sulculeolaria quadridentata* Quoy et Gaimard sont deux formes qui diffèrent seulement par leurs cloches antérieures (bidentées ou quadridentées), leurs cloches postérieures étant identiques.

Pour BIGELOW (1911, 1918, 1931), BROWNE (1926), BIGELOW et SEARS (1937), SEARS (1950), STEPANYANTS (1967), il s'agit de deux espèces différentes : *Sulcu-*

*leolaria quadrivalvis* Blainville, pour la forme bidentée, et *Sulculeolaria quadridentata* Quoy et Gaimard, pour la forme quadridentée.

En revanche, MOSER (1925) ne reconnaît qu'une seule espèce, *Sulculeolaria quadrivalvis* (d'après les règles de la nomenclature), et elle réunit sous ce nom les formes bidentées à deux dents dorsales aussi bien que les formes quadridentées (avec dents dorsales et deux dents latérales). Après avoir vu des formes intermédiaires entre ces deux types, c'est-à-dire avec des dents latérales montrant une régression plus ou moins notable, d'autres auteurs ont suivi l'opinion de MOSER et admis l'existence d'une

seule espèce présentant plusieurs variétés : LELOUP (1932), PATRITI (1964), TOTTON (1932, 1954, 1965), ALVARIÑO (1968). Récemment, STEPANYANTS (1973) revient sur son opinion première et retient également un seul nom d'espèce : *Sulculeolaria quadrivalvis*.

## OBSERVATIONS PERSONNELLES

*Description des spécimens récoltés (pl. I, 1, fig. 1 et diagnose).* — Nous avons récolté, surtout au printemps et en automne, plusieurs colonies en bon état, avec un nectophore antérieur et un nectophore postérieur reliés à un stolon pouvant atteindre 1 m de longueur.

Tous les nectophores de ces spécimens correspondent, à quelques détails près, à la description donnée par TOTTON (1965) pour ceux de *Sulculeolaria quadrivalvis*. En particulier, les nectophores antérieur et postérieur possèdent deux dents dorsales, deux dents latérales et une lamelle basale divisée en deux lobes portant chacun une protubérance sur le bord interne.

Les cormidies ont la morphologie générale décrite par VOGT (1854). Nous la précisons par des caractères de la bractée : en forme de cône à deux dents basales dirigées l'une vers l'autre et qui limitent dans l'ouverture basale une sortie pour le gastrozoïde et son filament; bord latéral recouvrant avec une large indentation dans la région médiane (pl. I, 5; fig. 4 a). Au moment de la récolte, sur un même stolon toutes les cormidies étaient soit mâles, soit femelles. En élevage les colonies initialement mâles montrent une inversion progressive du sexe. Les gonophores mâles se détachent au fur et à mesure de leur maturité. Les nouveaux gonophores sont soit mâles, soit femelles et alternent de façon irrégulière. Dans une troisième phase, tous les gonophores qui se différencient sont femelles. *S. quadrivalvis* est donc une espèce monoïque protérandrique, contrairement à l'opinion de VOGT (1854), de TOTTON (1965) et de la plupart des auteurs, excepté NEPPI (1921).

Il est intéressant de remarquer que chez *Sulculeolaria quadrivalvis*, comme chez les autres *Sulculeolarinae*, les gonophores terminaux, arrivés à maturité sur le stolon, libèrent leurs gamètes et dégénèrent ainsi que la cormidie associée. Chaque cormidie ne produit qu'un seul gonophore. Rappelons que chez les *Diphyidae diphyinae*, les cormidies terminales se détachent du stolon, formant des stades eudoxies qui mènent une vie autonome et différencient plusieurs gonophores successifs. Il semble que chez les *Sulcu-*

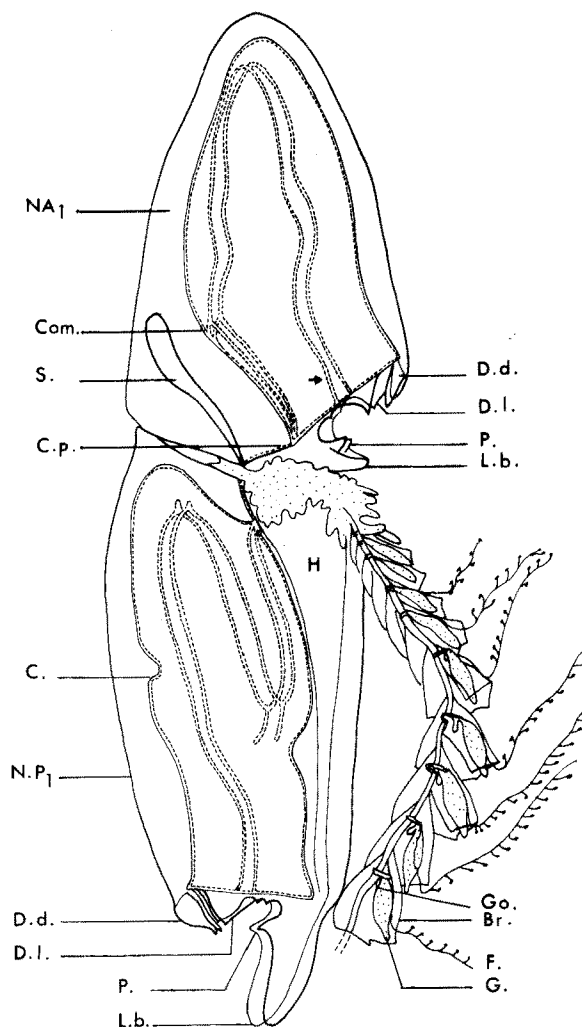


FIG. 1. — *S. quadrivalvis* : colonie polygastrique.

FIG. 1. — *S. quadrivalvis* : polygastric colony.

*leolaria*, la production d'un seul gonophore par cormidie soit compensée par une longueur plus importante du stolon.

## Renouvellement des nectophores (pl. I, 1, 2, 3, 4).

— Tous les spécimens mis en élevage étaient identiques, avec les mêmes nectophores antérieurs, désignés par NA<sub>1</sub>, et les mêmes nectophores postérieurs, désignés par NP<sub>1</sub><sup>1</sup>.

1. Tout au long de cet article, nous désignons par NA<sub>1</sub> et NP<sub>1</sub> les nectophores le plus souvent observés au moment de la capture et qui, par conséquent, ne sont pas obligatoirement les premiers nectophores antérieur et postérieur apparus chez les colonies après la chute de la cloche larvaire.

Dans l'intervalle de dix jours, nous avons observé la chute de  $NA_1$  et son remplacement par une  $NA_2$ , puis la chute de  $NP_1$  et son remplacement par une  $NP_2$ . La  $NA_2$  est elle-même remplacée par une  $NA_3$ , suivie d'une  $NA_4$ , tandis que la  $NP_2$  est remplacée par une  $NP_3$  suivie d'une  $NP_4$ , etc. Nous avons ainsi obtenu des cloches de rang 5, mais les ébauches de nectophore situées à leur base permettent de penser que le processus peut se poursuivre au-delà.

Au cours de ce renouvellement, les cloches successives présentent des variations morphologiques inattendues, surtout nettes chez les cloches antérieures mais qui s'observent aussi, de façon plus discrète, chez les cloches postérieures. Ces variations consistent en une atténuation progressive de certains caractères considérés comme spécifiques.

En particulier chez les cloches antérieures et postérieures, on voit une réduction relative de la taille des dents latérales, allant même jusqu'à leur disparition totale et, simultanément, une réduction des dents dorsales, une diminution de la longueur des lobes basaux et une atténuation de leurs protubérances jusqu'à disparition complète. Ces faits sont regroupés dans la diagnose des espèces et dans les tableaux comparatifs des caractères morphologiques des nectophores. Ils expliquent en grande partie les difficultés et les opinions contradictoires des auteurs concernant la systématique du genre *Sulculeolaria*.

Récemment, les élevages ont été repris en s'efforçant d'en améliorer les conditions : grands bacs, nourriture abondante et variée. L'atténuation des caractères spécifiques se manifeste alors plus lentement. En particulier la réduction nette des dents latérales apparaît seulement chez la  $NA_3$  et leur disparition n'est pas encore complète chez la  $NA_4$ . Il en est de même, par exemple, pour les protubérances des lobes basaux chez les cloches postérieures.

On voit donc que chaque type morphologique de cloche n'est pas lié de façon absolue à un rang d'apparition chez *S. quadrivalvis*.

#### CONCLUSION

Chez les colonies adultes recueillies en mer et maintenues en élevage, nous avons trouvé les caractères spécifiques de *S. quadrivalvis* chez la  $NA_1$ , ceux des formes dites « intermédiaires » (réduction des dents latérales) chez la  $NA_2$  ou la  $NA_3$ , ceux des formes bidentées de *S. quadridentata* (*sensu* BIGELOW) ou de *S. brintoni* chez la  $NA_3$  ou la  $NA_4$  (pas de dents latérales), et même enfin des formes sans dents, proches de  $NA_1$  de *S. chuni* chez la  $NA_4$  ou la  $NA_5$ .

Les différentes formes de cloches récoltées dans la nature par d'autres auteurs étant identiques à celles obtenues par élevage, nous pouvons admettre qu'elles ont une même origine : le bourgeonnement de cloches de remplacement au cours du cycle d'une même colonie. Un seul nom spécifique doit donc être retenu pour toutes ces formes : *S. quadrivalvis*, d'après les règles de la nomenclature (TOTTON, 1965).

### *Sulculeolaria chuni*

(Lens et van Riemsdijk, 1908)

#### HISTORIQUE

Dans leur description originale de *Sulculeolaria chuni*, LENS et VAN RIEMSDIJK (1908) distinguent la cloche antérieure par les caractères suivants : somatocyste très développée, se rétrécissant progressivement vers sa base, et dont la longueur dépasse la demi-hauteur du nectophore; lamelle basale petite, divisée en deux lobes courts; pas de commissures transverses entre les canaux latéraux et le canal ventral. Cependant, l'illustration de ces auteurs montre des commissures transverses.

Selon BROWNE (1926), suivi par TOTTON (1932) et SEARS (1950), les nectophores les plus jeunes n'ont pas de commissures transverses, mais les nectophores de plus grande taille en possèdent, les ayant acquises au cours de leur croissance.

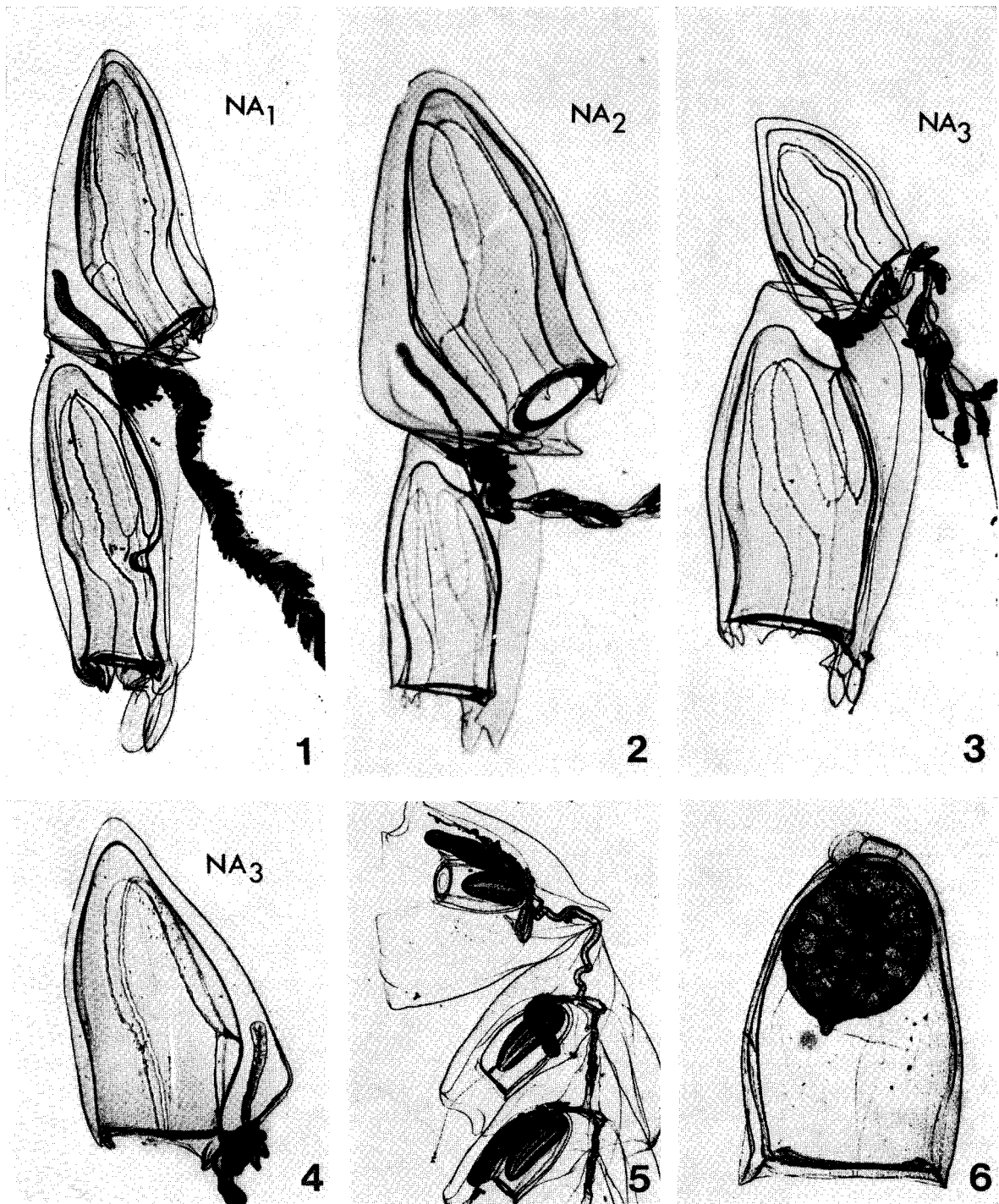
BIGELOW (1911) assimile *S. chuni* à un jeune stade de *S. australis*, mais BIGELOW et SEARS (1937) reviennent sur cette interprétation en précisant toutefois que de nouvelles observations sont nécessaires pour fixer le statut de *S. chuni*.

La plupart des auteurs ayant pu examiner de grandes séries de cloches antérieures (MOSER, 1925; TOTTON, 1964; ALVARIÑO, 1968) attribuent le nom de *S. chuni* aux formes sans commissures.

STEPANYANTS (1967) le réserve d'abord aux formes avec commissures, puis (1973) aux deux formes avec ou sans commissures.

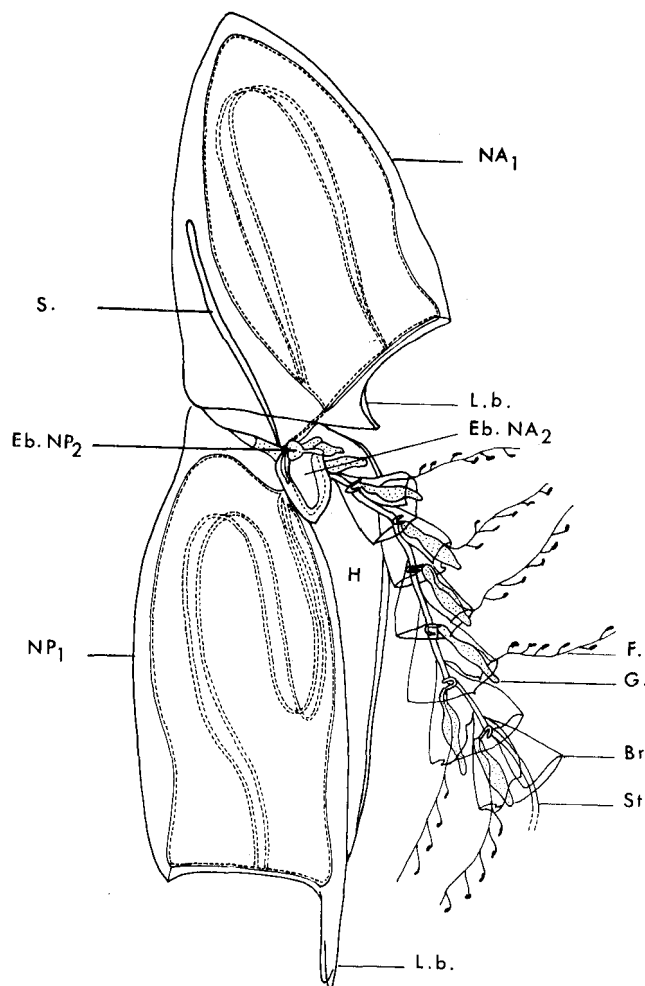
#### OBSERVATIONS

*Description des spécimens récoltés (pl. II, 1, 2; fig. 2 et diagnose).* — Les colonies mises en élevage étaient complètes, constituées d'un stolon d'une dizaine de centimètres, avec à la partie proximale, les deux nectophores antérieur et postérieur, et parfois, un bourgeon déjà différencié du nectophore antérieur de renouvellement. Les caractères des nectophores



PL. I. — *Sulculeolaria quadrivalvis*. 1. Colonie entière : aspect le plus fréquent lors de la récolte. 2. Colonie obtenue en élevage par remplacement des nectophores  $NA_1$  et  $NP_1$  par des nectophores  $NA_2$  et  $NP_2$ . 3. Colonie obtenue en élevage, constituée par des nectophores  $NA_3$  et  $NP_2$ . 4. Nectophores  $NA_3$  montrant la réduction importante des ailes basales, des dents dorsales et la disparition presque totale des dents latérales (type *quadridentata*). 5. Partie moyenne du stolon avec trois cormidies mâles. 6. Gonophore femelle mûr.

PL. I. — *Sulculeolaria quadrivalvis*. 1. A whole colony : most frequent aspect just after collection. 2. Colony obtained by breeding, after replacement of the nectophores  $NA_1$  and  $NP_1$  by the nectophores  $NA_2$  and  $NP_2$ . 3. Colony obtained by breeding, consisting of  $NA_3$  and  $NP_2$  nectophores. 4.  $NA_3$  nectophore showing the important reduction of the basal wings and the dorsal teeth, and the almost total disappearance of the lateral teeth (*quadridentata* type). 5. Middle part of the stem with three male cormidia. 6. Ripe female gonophore.

FIG. 2. — *S. chuni* : *idem*.FIG. 2. — *S. chuni* : *idem*.

apparaissent dans la diagnose en fin de chapitre ainsi que sur les illustrations. On peut retenir : nectophore antérieur conique à apex pointu, avec somatocyste rectiligne, fin et long (3/5 hauteur nectophore), sans dents ostiales, sans commissures transverses, à lamelle basale courte bilobée; necto-

phore postérieur sans dents ostiales, avec lamelle basale divisée en deux lobes arrondis par une échancrure atteignant le 1/3 de sa longueur.

Les cormidies (pl. II, 5 et fig. 4 b) ne diffèrent pas sensiblement de celles de *Sulculeolaria quadrivalvis*. En particulier, la bractée présente les mêmes indentations.

#### Renouvellement des nectophores (pl. II, 1, 2, 3, 4).

— Chez les spécimens adultes de *S. chuni* maintenus en élevage, les nectophores antérieur (NA<sub>1</sub>) et postérieur (NP<sub>1</sub>) se détachent l'un après l'autre et sont remplacés par de nouveaux nectophores, antérieur (NA<sub>2</sub>) et postérieur (NP<sub>2</sub>), nés de bourgeons situés à la base du stolon. Les colonies ne se maintenant pas en bon état, le renouvellement n'a pu être suivi au-delà des cloches de rang 3. Cependant, étant donné la présence de bourgeons de remplacement, il est vraisemblable que le processus peut se poursuivre comme chez *S. quadrivalvis*, avec apparition de nectophores NA<sub>4</sub> et NP<sub>4</sub>, etc.

L'alternance des deux types de cloches antérieure et postérieure n'est pas toujours régulière, deux cloches antérieures ou deux cloches postérieures pouvant se différencier successivement, mais cela semble occasionnel.

Nous avons observé des variations morphologiques de caractère systématique entre les cloches de rang successifs d'un même spécimen. Ces observations apparaissent dans la diagnose des espèces ainsi que dans les *tableaux comparatifs I et II*. Nous les résumons ici :

- NA<sub>1</sub> : absence de commissures transverses;
- NA<sub>2</sub> : présence de commissures transverses;
- NA<sub>3</sub> : absence de commissures transverses; sur le nectosac, des crêtes très nettes, deux dorsales et deux latérales, situées en face de sillons exombrellaires bien développés;
- NP<sub>1</sub> et NP<sub>2</sub> : pas de différence nette, excepté une échancrure moins marquée de la lamelle basale chez la NP<sub>2</sub>.

PL. II. — *Sulculeolaria chuni*. 1. Colonie en vue latérale avec NA<sub>1</sub> et NP<sub>1</sub>, ne montrant ici que la partie proximale du stolon. (N.B. : Sur la sous-ombrelle, des stades larvaires d'amphipodes hyperides [Pronoidae ? d'après Ph. Laval].) 2. Même colonie en vue de face. 3. Nectophore NA<sub>1</sub>. 4. Nectophore NA<sub>2</sub>. 5. Cormidies de la partie moyenne du stolon, avec jeunes gonophores en développement.

PL. II. — *Sulculeolaria chuni*. 1. Lateral view of colony with NA<sub>1</sub> and NP<sub>1</sub>, showing only the proximal part of the stem. (N.B. : Larval stages of parasitic hyperid amphipoda (Pronoidae ? according to Ph. Laval) on the subumbrella.) 2. The same colony in front view. 3. Nectophore NA<sub>1</sub>. 4. Nectophore NA<sub>2</sub>. 5. Cormidia of the middle part of the stem, with young developing gonophores.

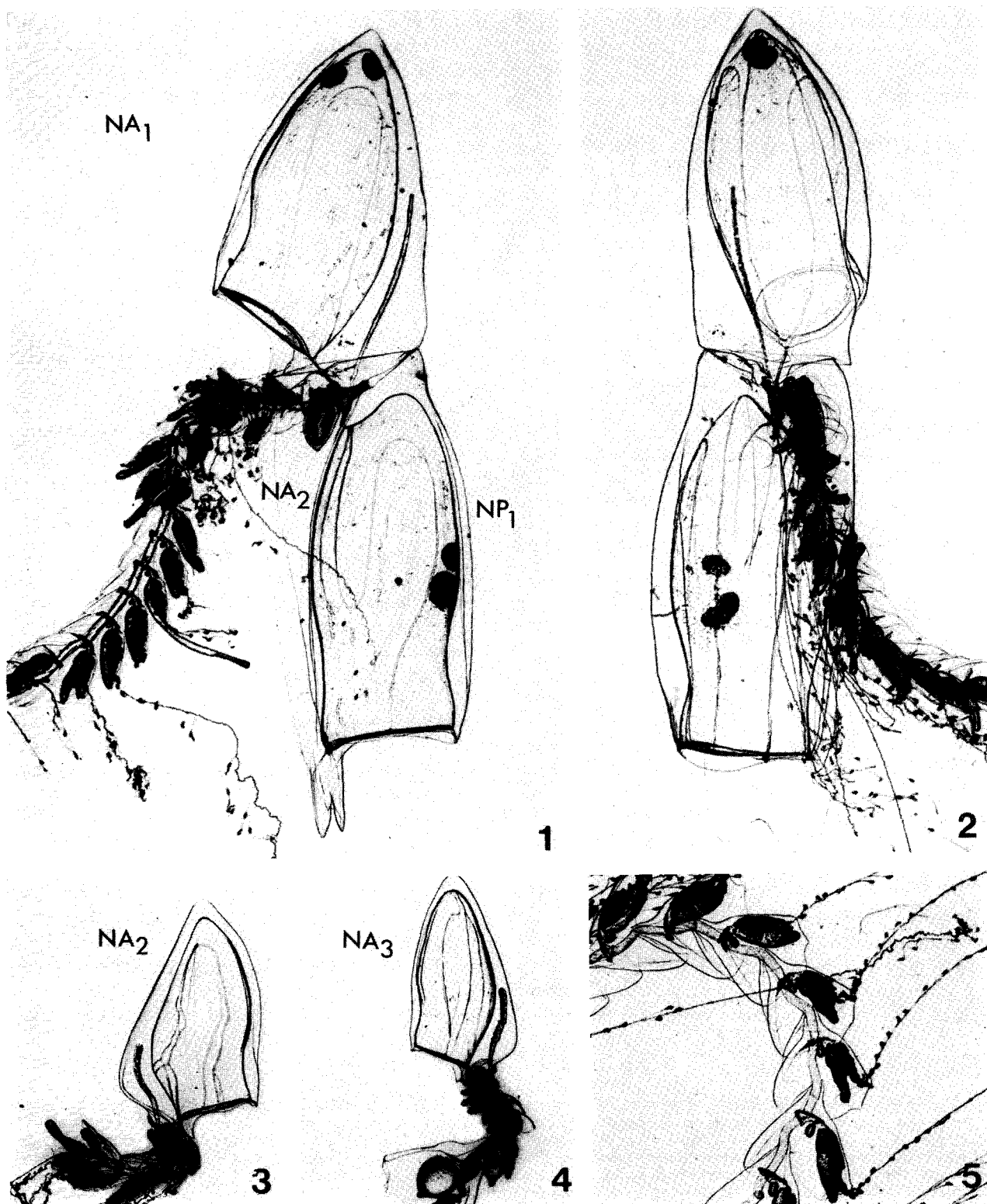


PLANCHE II

Les deux types de nectophores antérieurs avec et sans commissures transverses existent. Ils apparaissent de façon successive chez un même spécimen et définissent donc, sans controverse possible, une unique espèce : *S. chuni*.

*Développement de Sulculeolaria chuni (pl. III, 1-12).*

#### Historique

Lochmann (1914) a décrit le développement de *S. quadrivalvis*.

#### Matériel et élevage

Les gonophores mâles et femelles provenaient de colonies différentes. Toutefois cette espèce est monoïque avec, comme chez *S. quadrivalvis*, inversion progressive du sexe.

A maturité, les gonophores se détachent du stolon, tandis que les autres éléments de la cormidie (bractée et gastrozoïde) restent en place puis dégénèrent.

Les œufs de chaque gonophore (de 10 à 20) sont libérés simultanément. Leur développement a été obtenu par fécondation artificielle puis mise en élevage à 14°.

#### Segmentation

La segmentation, d'abord totale et égale jusqu'au stade 32, puis partielle et superficielle, aboutit, comme chez les autres siphonophores calycophores déjà étudiés (D. CARRÉ, 1975), à un stade pérblastula formé par une assise de cellules périphériques enveloppant la masse du vitellus anucléé.

#### Planula (pl. III, 1)

La gastrulation se fait par délamination primaire typique et conduit à une jeune larve planula d'abord sphérique puis ovoïde. Elle est constituée par un ectoderme cilié, un feuillet endodermique localisé sur une face de la larve (dénommée face ventrale par

convention) et le vitellus qui occupe encore toute la partie centrale et au sein duquel s'observent quelques cellules endodermiques. Ces cellules ont migré dans le vitellus comme à l'intérieur d'un bastocoele; elles seront intégrées ultérieurement au feuillet endodermique.

#### Calyconula (pl. III, 2 à 11)

Les premières ébauches typiques de la jeune larve *calyconula* (ébauches du nectophore larvaire, du gastrozoïde primaire et du filament pêcheur) apparaissent chez la planula âgée de 2 jours (pl. III, 2). Pendant les trois à quatre jours suivants, le nectophore larvaire se développe très rapidement, devient fonctionnel et acquiert sa forme presque définitive (pl. III, 3-7).

Simultanément la région antérieure de la larve régresse au fur et à mesure de l'utilisation des réserves vitellines, tandis qu'au pôle postérieur le gastrozoïde primaire se différencie et se creuse d'une cavité, première ébauche de la cavité gastrique (pl. III, 3-7). Lorsque toutes les réserves sont épuisées, le gastrozoïde, dont l'extrémité s'est percée d'une bouche, devient fonctionnel et la larve se nourrit alors en capturant des proies grâce au filament pêcheur qui s'est allongé et armé de boutons urticants (pl. III, 7). La cloche larvaire a alors presque atteint sa taille maximale.

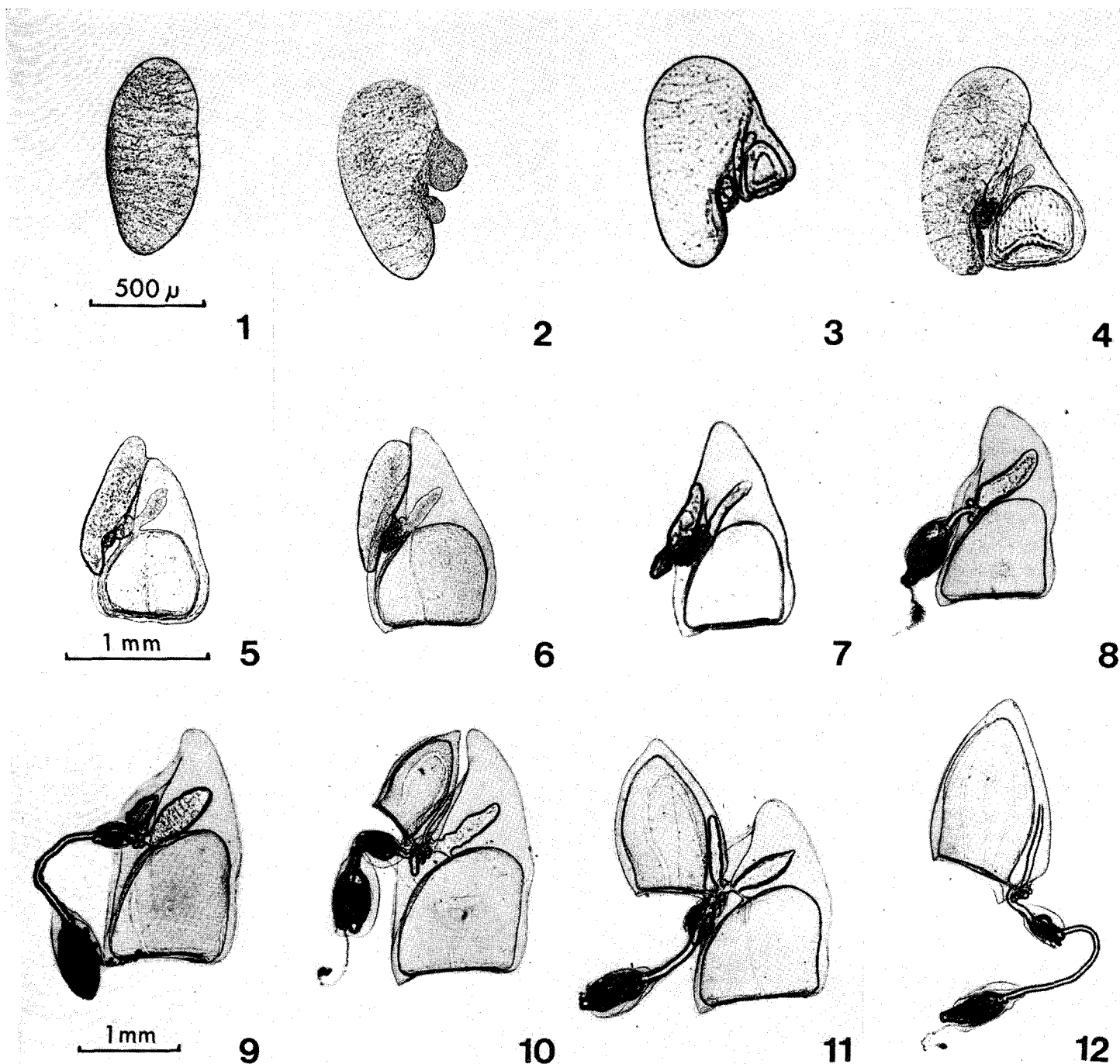
Le pédoncule reliant le gastrozoïde primaire à la cloche larvaire s'allonge beaucoup, formant le stolon sur lequel se différencient le bourgeon de la première cloche antérieure adulte ainsi qu'une seconde puis une troisième cormidie (pl. III, 9-10).

On note dans le développement de la première cloche adulte deux phases : d'abord la mise en place des différents feuillets (exombrelle, lame cathamnale, sous-ombrelle) qui se fait lentement, deux à trois jours (pl. III, 8-9), puis la phase de croissance proprement dite, relativement rapide, qui aboutit à un petit nectophore conique (pl. III, 9, 10, 11).

Chez la larve âgée de quatorze à quinze jours, on

Pl. III. — Différents stades du développement de *Sulculeolaria chuni*. 1. Larve planula âgée de 1,5 jour. 2. Jeune larve *calyconula* âgée de 2,5 jours avec ébauches de la cloche larvaire, du filament pêcheur, et début de cavité gastrique. 3, 4, 5, 6, 7. Larves *calyconula* âgées respectivement de 3, 3,5, 4, 5 et 6 jours, montrant la croissance rapide de la cloche larvaire et simultanément la mobilisation des réserves du corps embryonnaire avec différenciation de sa partie distale en ébauche de gastrozoïde. 8. Larve *calyconula* âgée de 9 jours montrant la 1<sup>re</sup> cormidie avec gastrozoïde et filament pêcheur bien différenciés, et le début de la formation du stolon avec bourgeon d'une 2<sup>e</sup> cloche (1<sup>re</sup> cloche antérieure). 9, 10. Stade à deux cloches montrant la croissance rapide de la cloche antérieure conique (la croissance de la cloche larvaire étant terminée) et l'allongement du stolon avec différenciation progressive de nouvelles (2<sup>e</sup> et 3<sup>e</sup>) cormidies. 11, 12. Jeune colonie à une cloche antérieure, juste après la chute de la cloche larvaire.





PL. III. — Different stages in the development of *Sulculeolaria chuni*. 1. Planula larva, 1.5 day old. 2. Young calyconula larva, 2.5 days old, showing budding of the larval bell, of the fishing filament, and the beginning of a gastric cavity. 3, 4, 5, 6, 7. Calyconula larvae, respectively 3, 3.5, 4, 5 and 6 days old, showing the rapid growth of the larval bell drawing simultaneously on the embryonic body reserves with the distal part differentiating and prefiguring a gastrozoid. 8. Calyconula larva, 9 days old, showing the first cormidium with the gastrozoid and the fishing filament fully differentiated and the elaborating stem bearing the bud of a second bell (= first anterior bell). 9, 10. Stage with two bells showing rapid growth of the anterior conical bell (posterior to the growth of the larval bell) and the elongation of the stem with progressive differentiation of new (2nd and 3rd) cormidia. 11, 12. Young colony with only one anterior bell, just after discarding of the larval bell.

observe un transit des réserves de l'oléocyste larvaire dans celui de la cloche définitive, aussitôt suivi de la chute du nectophore larvaire. On a alors une jeune colonie formée d'une cloche antérieure de 2 mm dont la croissance se poursuit, et d'un stolon portant 5 cormidies chez les spécimens âgés de trois semaines.

### *Sulculeolaria turgida* (Gegenbaur, 1853)

#### HISTORIQUE

Deux espèces, *S. australis* et *S. turgida*, ont été décrites respectivement par QUOY et GAIMARD (1833) et par GEGENBAUR (1853).

BIGELOW (1911), BROWNE (1926), BIGELOW et SEARS (1937) et STEPANYANTS (1967, 1973) mettent ces deux espèces en synonymie et retiennent, pour des raisons d'antériorité, le nom spécifique *S. australis*.

TOTTON (1954) considère que la description de QUOY et GAIMARD est trop vague et reconnaît une seule espèce : *S. turgida* (Gegenbaur). Toutefois, il réserve le nom de *S. turgida* à des cloches antérieures avec commissures transverses (caractère non signalé par GEGENBAUR) et il attribue des cloches antérieures en tout point identiques à la description de GEGENBAUR, c'est-à-dire sans commissures transverses, à une nouvelle espèce *S. angusta*.

Nous nous proposons de discuter de la validité de ces trois espèces à partir de l'observation de colonies entières et de l'étude du renouvellement de leurs nectophores.

#### OBSERVATIONS PERSONNELLES

##### 1. Description des spécimens récoltés (pl. IV, 1 et fig. 3).

Les colonies récoltées avaient un stolon de 10 à 20 cm avec des gonophores mâles et femelles alternant de façon irrégulière. Les nectophores antérieurs sans commissures transverses, dépourvus de dents ostiales, possédaient toujours un somatocyste rudimentaire et une grande lamelle basale divisée en deux lobes par une échancrure profonde atteignant le bord ombrellaire. Au nectophore postérieur la lamelle basale, également très développée, était arrondie et entière.

Les cormidies peuvent être distinguées de celles de *S. quadrivalvis* et de *S. chuni* par la présence, sur le bord de la bractée, de deux dents supplémentaires (fig. 4 C) comme chez *S. biloba* (Sars, 1846).

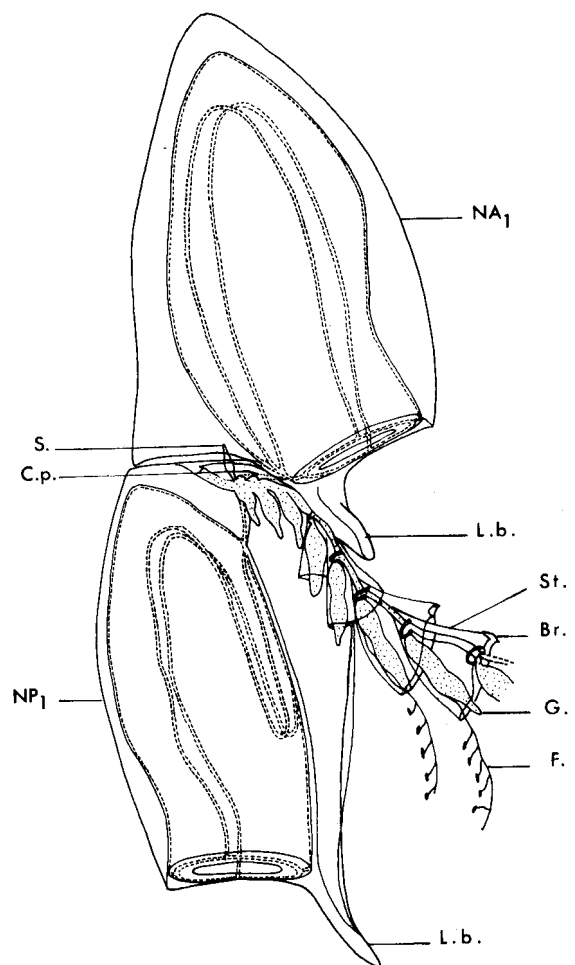


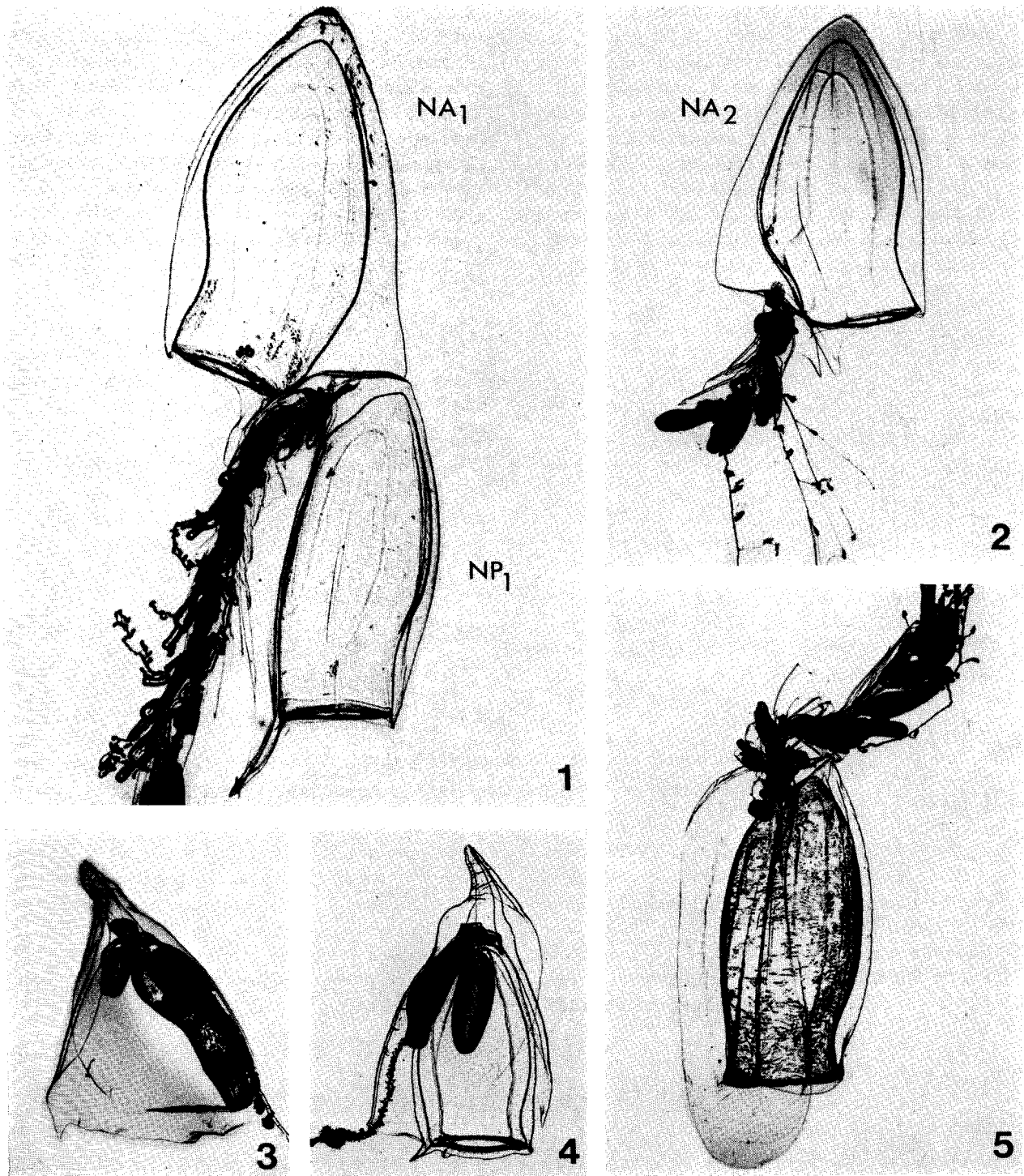
FIG. 3. — *S. turgida* : *idem*.

FIG. 3. — *S. turgida* : *idem*.

##### 2. Renouvellement des nectophores (pl. IV, 1-2).

Chez les colonies maintenues en élevage, les nectophores antérieur NA<sub>1</sub> et postérieur NP<sub>1</sub> tombent l'un après l'autre et sont remplacés par des NA<sub>2</sub> et NP<sub>2</sub>. On note, chez ces cloches de renouvellement, l'apparition de caractères nouveaux détaillés dans la diagnose des espèces et les tableaux comparatifs. En particulier, on observe chez la NA<sub>2</sub> la présence de commissures transverses qui étaient absentes chez la NA<sub>1</sub>.

Les colonies n'ont pas pu être maintenues en élevage jusqu'au développement des cloches de rang 3. Dans la nature, les colonies récoltées présentaient toutes l'association NA<sub>1</sub>-NP<sub>1</sub> sauf une correspondant à l'association NA<sub>2</sub>-NP<sub>1</sub>.



PL. IV. — *Sulculeolaria turgida*. 1. Colonie en vue latérale avec  $NA_1$  et  $NP_1$ . 2. Colonie obtenue en élevage avec  $NA_2$ , après la chute de  $NA_1$  et  $NP_1$ . 3. Jeune cormidie. 4. Cormidie âgée avec gonophore mâle presque mûr. 5. Nectophore  $NP_1$  en vue de face, avec lame basale arrondie.

PL. IV. — *Sulculeolaria turgida*. 1. Lateral view of the colony with  $NA_1$  and  $NP_1$ . 2. Colony with  $NA_2$ , obtained by breeding, after discarding of  $NA_1$  and  $NP_1$ . 3. Young Cormidium. 4. Old Cormidium with nearly ripe male gonophore. 5.  $NP_1$  Nectophore in front view, with a rounded basal plate.

## DISCUSSION ET CONCLUSION

GEGENBAUR a figuré *Sulculeolaria turgida* sans dents ostiales et avec une grande lamelle arrondie au nectophore postérieur. Nous pensons que ces deux caractères suffisent pour empêcher toute confusion et il ne fait aucun doute que le spécimen décrit par cet auteur, ceux observés par TOTTON (1954, 1965) puis par nous-même, appartiennent à une même espèce. On doit simplement souligner deux omissions dans la description de GEGENBAUR :

par QUOY et GAIMARD. Ces auteurs n'ont pas pris en considération le nectophore postérieur et leur dessin du nectophore antérieur représente simplement une cloche sans dent ostiale et à lamelle basale partagée, caractères retrouvés chez *S. turgida*, mais également présents, bien qu'atténués, chez d'autres espèces de *Sulculeolariinae* (*S. chuni*), et même chez d'autres genres de *Siphonophores calycophores*.

Nous pensons, comme la plupart des auteurs, qu'il y a très certainement synonymie entre *S. australis* et *S. turgida*. Toutefois, la description de QUOY et

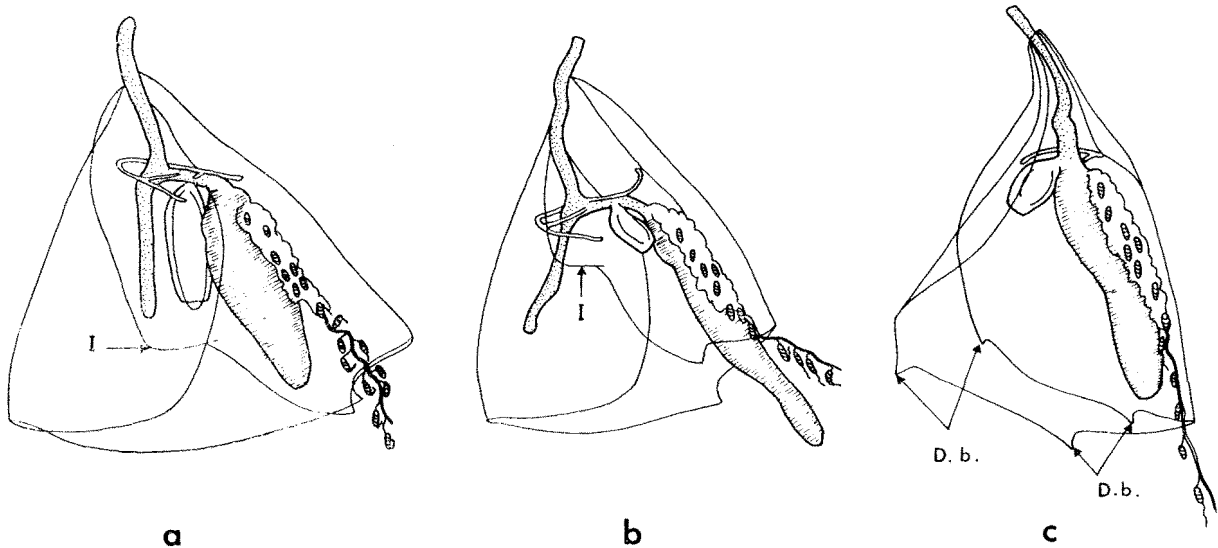


FIG. 4. — Cormidie a. : *S. quadrivalvis*; b. : *S. chuni*; c. : *S. turgida*.

FIG. 4. — Cormidium a. : *S. quadrivalvis*; b. : *S. chuni*; c. : *S. turgida*.

il ne figure pas de somatocyste (celui-ci, rudimentaire, a très bien pu échapper à son observation), ni l'échancrure qui partage la lamelle basale du nectophore antérieur.

Si on confronte nos résultats avec la description de QUOY et GAIMARD, aucun caractère ne contredit l'identité des spécimens observés avec celui dessiné

GAIMARD étant beaucoup trop vague, nous proposons de conserver comme nom d'espèce *S. turgida*.

Par ailleurs, les cloches antérieures attribuées à l'espèce *S. angusta* créée par TOTTON (1954) sont identiques à la cloche antérieure NA<sub>1</sub> de *S. turgida*. Ceci nous amènera à discuter, plus loin, du problème de la validité de l'espèce *S. angusta*.

## DIAGNOSE DES NECTOPHORES DES TROIS ESPÈCES ÉTUDIÉES

Nous établissons la diagnose des différents types de cloches NA<sub>1</sub>, NA<sub>2</sub>, NA<sub>3</sub>... et NP<sub>1</sub>, NP<sub>2</sub>, NP<sub>3</sub>... observées en élevage chez les trois espèces étudiées. Les indices 1, 2, 3... semblent avoir une signification absolue chez *S. chuni* et *S. turgida*. En revanche, chez *S. quadrivalvis*, nous avons montré que les variations morphologiques des nectophores sont liées

à leur rang d'apparition mais également aux conditions d'élevage.

Diagnose de *S. quadrivalvis*

Nectophores de grande taille (NA<sub>1</sub> : 25 mm, NP<sub>1</sub> : 30 mm) à parois rigides.

*Nectophores antérieurs*NA<sub>1</sub>

- bord ombrellaire avec deux dents latérales et deux dents dorsales, toutes bien développées;
- commissures transverses présentes reliant les canaux latéraux au canal dorsal au niveau du tiers inférieur du nectosac;
- somatocyste nettement sinueux, de longueur moyenne, atteignant environ les 2/5 de la hauteur du nectophore et disposé obliquement par rapport à l'axe de la cloche;
- deux lobes basaux, grands, arrondis, portant chacun sur leur bord interne une protubérance aplatie, chaque lobe ayant ainsi l'aspect d'une moufle; bords internes des lobes et des protubérances contigus.

NA<sub>2</sub>

- bord ombrellaire avec deux dents latérales réduites, nettement plus petites que les deux dents dorsales dont la taille relative reste inchangée;
- commissures transverses présentes;
- somatocyste un peu sinueux (2/5 hauteur nectophore, relativement moins fin que chez la NA<sub>1</sub>);
- deux lobes basaux moins développés, avec protubérances réduites et bords internes des lobes et des protubérances non contigus.

NA<sub>3</sub>

- bord ombrellaire sans dents latérales, avec deux dents dorsales très réduites parfois même totalement absentes;
- commissures transverses présentes mais avec une tendance à la réduction, parfois incomplètes, n'atteignant plus le canal dorsal;
- somatocyste légèrement sinueux (2/5 hauteur nectophore);
- lobes basaux courts, sans protubérances, aux bords internes écartés.

*Nectophores postérieurs*NP<sub>1</sub>

- nectosac avec une constriction annulaire oblique, à mi-hauteur;

- bord ombrellaire avec deux dents latérales et deux dents dorsales;
- lamelle basale divisée en deux grands lobes arrondis par une échancrure profonde (3/4 longueur de la lamelle); ces lobes portent à la partie basale interne une protubérance très proéminente, et sont un peu recouvrants sur leur bord interne.

NP<sub>2</sub>

- nectosac sans constriction annulaire;
- bord ombrellaire avec deux dents latérales normales et deux dorsales relativement moins développées que chez la NP<sub>1</sub>;
- lamelle basale divisée en deux lobes arrondis par une échancrure moyenne (demi-longueur de la lamelle); ces deux lobes sont écartés, non recouvrants sur leur bord interne et portent chacun une protubérance moins développée que chez la NP<sub>1</sub>.

NP<sub>3</sub>

Mêmes caractères que la NP<sub>2</sub> avec cependant les dents latérales et dorsales ainsi que les protubérances des lobes relativement moins développées.

**Diagnose de *S. chuni***

Nectophores de taille moyenne (NA<sub>1</sub> = 7 mm, NP<sub>1</sub> = 10 mm) à parois peu épaisses et peu rigides leur donnant une consistance assez molle, contrairement aux nectophores de *S. quadrivalvis* et *S. turgida* qui ont des parois rigides.

*Nectophores antérieurs*

Forme générale conoïdale comme dans toutes les espèces du genre, mais assez aplatie et à facette basale légèrement convexe.

NA<sub>1</sub>

- pas de dents sur le bord ombrellaire;
- somatocyste rectiligne, fusiforme, s'effilant vers la base et dépassant les 3/5 de la hauteur du nectophore;
- pas de commissures transverses;
- lamelle basale peu développée, divisée en deux lobes courts sans protubérances et non recouvrants sur leur bord interne, par une échancrure atteignant le bord ombrellaire.

NA<sub>2</sub>

Semblable à NA<sub>1</sub>, sauf :

- présence de commissures transverses;
- somatocyste plus court, moins fin, un peu sinueux, atteignant les 2/3 de la hauteur du nectophore;
- deux lobes basaux très courts.

NA<sub>3</sub>

Semblable à NA<sub>2</sub>, mais sans commissures transverses.

*Nectophores postérieurs*

NP<sub>1</sub> et NP<sub>2</sub> sont semblables.

- forme générale subcylindrique;
- pas de dents ostiales;
- lamelle basale divisée en deux lobes par une échancrure de taille moyenne, 1/3 de la longueur environ (1/3 chez NP<sub>2</sub>).

**Diagnose de *S. turgida***

Nectophores de taille moyenne (NA<sub>1</sub> : 12 mm; NP<sub>1</sub> : 10 mm) à parois assez rigides.

*Nectophores antérieurs*

Forme générale conoïdale, à facette basale légèrement concave.

NA<sub>1</sub>

- ouverture ombrellaire sans dents;
- commissures transverses absentes;
- somatocyste très petit, plus ou moins renflé (1/20 de la hauteur du nectophore);
- lamelle basale divisée en deux lobes par une échancrure atteignant le bord ombrellaire; lobes basaux, grands arrondis, sans protubérances et se recouvrant sur leur bord interne.

NA<sub>2</sub>

Mêmes caractères que NA<sub>1</sub>, sauf :

- commissures transverses présentes, quittant les canaux latéraux, environ au 1/3 inférieur de leur hauteur et rejoignant le canal dorsal près du canal pédiculaire;
- deux lobes basaux de taille moyenne, ne se recouvrant pas sur leur bord interne.

*Nectophores postérieurs*NP<sub>1</sub>

- nectophore de forme régulière subcylindrique, plus étroit à la partie basale qu'à mi-hauteur;
- ouverture ombrellaire sans dents;
- lamelle basale non divisée, formant un seul lobe arrondi bien développé, et sans protubérances.

NP<sub>2</sub>

Mêmes caractères que NP<sub>1</sub>, sauf lamelle basale légèrement émarginée.

## DISCUSSION SUR LES AUTRES ESPÈCES DU GENRE *SULCULEOLARIA* (SENSU TOTTON, 1965)

Nous avons établi la diagnose de trois espèces méditerranéennes : *S. chuni*, *S. turgida* et *S. quadrivalvis*. Outre ces trois espèces, nous retenons également *S. monoica* (Chun, 1888) et *S. pacifica* (STEPANYANTS, 1973), dont les caractères spécifiques ont été bien définis.

Nous mettons deux espèces en synonymie : *S. australis* avec *S. turgida*, et *S. quadridentata* avec *S. quadrivalvis*.

Nous discutons du cas des autres espèces dont la diagnose, selon nous, n'est pas suffisamment discriminante.

***S. angusta* Totton, 1954**

Cette espèce a été créée pour des nectophores postérieurs caractérisés par une lamelle basale légèrement échancrée et par la présence d'une petite proéminence de taille variable située sur le lobe gauche de cette lamelle. Par association, TOTTON attribue à *S. angusta* des nectophores antérieurs qu'il a parfois trouvés dans les mêmes pêches que les nectophores postérieurs. Nous avons déjà vu que les nectophores antérieurs sont en tout point identiques aux NA<sub>1</sub> de *S. turgida* (canaux latéraux

TABLEAU I. — *Espèces retenues dans les récents travaux sur le genre Sulculeolaria (sensu Totton, 1965).*

TOTTON (1965)	ALVARIÑO (1968)	STEPANYANTS (1967)	STEPANYANTS (1973)
<i>S. chuni</i> (Lens et van Riemsdijk)	<i>S. chuni</i>	<i>S. chuni</i>	<i>S. chuni</i>
<i>S. turgida</i> (Gegenbaur)	<i>S. turgida</i>		
<i>S. quadrivalvis</i> Blainville	<i>S. quadrivalvis</i>	<i>S. quadrivalvis</i>	<i>S. quadrivalvis</i>
<i>S. monoica</i> (Chun)	<i>S. monoica</i>	<i>S. monoica</i>	<i>S. monoica</i>
		<i>S. australis</i> (Quoy et Gaimard)	<i>S. pacifica</i> (Stepanyants, 1973)
		<i>S. quadridentata</i>	<i>S. australis</i>
<i>S. angusta</i> Totton	<i>S. angusta</i>	<i>S. angusta</i>	<i>S. angusta</i>
<i>S. biloba</i> (Sars)	<i>S. biloba</i>	<i>S. biloba</i>	<i>S. biloba</i>
<i>S. bigelowi</i> (Sears)	<i>S. bigelowi</i>		<i>S. bigelowi</i>
	<i>S. brintoni</i> Alvariño, 1968		<i>S. brintoni</i>

sans commissures), et nous les attribuons à cette espèce. Le fait que l'on trouve *S. turgida* dans les mêmes régions que *S. angusta* vient à l'appui de notre interprétation.

En ce qui concerne les nectophores postérieurs, ils sont assez semblables à ceux de *S. chuni*, en dehors des deux caractères déjà mentionnés (échancre et proéminence de la lamelle basale). Il serait intéressant selon nous d'étudier sur diverses collections de spécimens l'amplitude de la variation de ces deux caractères avant de retenir l'espèce *S. angusta* de façon sûre.

### ***S. biloba* (= *Diphyes biloba* Sars, 1846)**

La description originale de Sars (1846) est insuffisante pour définir convenablement cette espèce.

Les descriptions qui ont suivi ne donnent guère de diagnose plus précise et font souvent appel à des caractères morphologiques mal définis : aspect de la lamelle basale de la cloche postérieure, petite cavité à l'apex du nectophore postérieur ou à la base du nectophore antérieur. Cette petite cavité correspondant à l'emplacement du stolon proximal nous semble commune à toutes les espèces du genre. PUGH (1974) affirme : « *S. biloba* is probably the most

widely known and most confused species of this genus<sup>2</sup>. »

Cependant, les figures données par Sars (1846, fig. 16), par BIGELOW (1911 b, pl. 5, fig. 8), par CANDEIAS (1929, fig. 3) sous le nom de *S. australis* (= *S. biloba*), par TOTTON (1965, fig. 84, 85) et enfin les indications de STEPANYANTS (1973) montrent que la taille du somatocyste par rapport à la hauteur du nectophore se maintient aux environs de 1/6. La grandeur de ce caractère biométrique négligé par les auteurs est très distincte de celle obtenue chez les autres espèces de *Sulculeolaria*.

Des mesures sur des échantillons représentatifs des divers océans permettraient sans doute d'établir la valeur spécifique de ce caractère et d'ajouter à la diagnose trop vague de cette espèce un caractère précis et convaincant.

### ***S. bigelowi* (Sears, 1950)**

Cette espèce décrite d'après trois petits nectophores antérieurs (3 à 4 mm) en mauvais état aurait été par la suite récoltée en un petit nombre d'exemplaires (ALVARIÑO, 1969, 1971).

2. « *S. biloba* est probablement l'espèce de ce genre la plus largement connue et la plus confuse. »

TABLEAU II. — Caractères morphologiques différentiels chez les nectophores antérieurs des espèces du genre *Sulculolaria*.

Espèces	Caractères descripteurs			
	Dents ostiales	Commissures transverses	Somatocyste (forme et longueur) par rapport au nectophore	Plaque basale : lobes et protubérances
<i>S. chuni</i> NA <sub>1</sub>	Absentes	Absentes	Long et fin (3/5)	2 lobes courts arrondis, non recouvrants, pas de protubérances
<i>S. chuni</i> NA <sub>2</sub>	Absentes	Présentes	De longueur moyenne, moins fin, un peu sinueux (2/5)	2 lobes courts plus pointus, pas de protubérances
<i>S. chuni</i> NA <sub>3</sub>	Absentes	Absentes	<i>Id.</i> NA <sub>2</sub>	<i>Id.</i> NA <sub>2</sub>
<i>S. turgida</i> NA <sub>1</sub>	Absentes	Absentes	Très court, ovoïde ou filiforme (1/20)	2 lobes grands, arrondis, se recouvrant au bord interne, pas de protubérances
<i>S. turgida</i> NA <sub>2</sub>	Absentes	Présentes	Très court, ovoïde ou filiforme (1/20)	2 lobes moyens arrondis, pas de protubérances
<i>S. quadrivalvis</i> NA <sub>1</sub>	2 dents dorsales, 2 dents latérales, toutes développées	Présentes	De longueur moyenne, sinueux (1/3)	2 lobes grands arrondis, 2 protubérances bien développées
<i>S. quadrivalvis</i> NA <sub>2</sub>	2 dents dorsales, 2 dents latérales, réduites	Présentes	De longueur moyenne, un peu sinueux (2/5)	2 lobes moyens arrondis, 2 protubérances atténuées
<i>S. quadrivalvis</i> NA <sub>3</sub>	2 dents dorsales réduites, dents latérales absentes (ou très réduites parfois)	Présentes	De longueur moyenne, un peu sinueux (2/5)	2 lobes courts, les 2 protubérances disparues
<i>S. quadrivalvis</i> NA <sub>4</sub>	Dents dorsales absentes (ou très réduites)	Présentes	Rectiligne (2/5)	2 lobes courts, pas de protubérances
<i>S. bigelowi</i> NA	Absentes	Absentes	Très petit (1/2)	2 lobes grands, pas de protubérances
<i>S. biloba</i> NA	Absentes	Présentes	Ovoïde, court (1/6)	2 lobes grands, pas de protubérances
<i>S. brintoni</i> NA	2 dents dorsales	Présentes	Moyen (2/5)	2 lobes moyens, 2 protubérances
<i>S. monoica</i> NA	3 dents dorsales, 2 dents latérales	Présentes	Très petit (1/20)	2 lobes moyens
<i>S. pacifica</i> NA	Absentes	Présentes	Très petit, en forme de T (1/30)	2 lobes moyens, 1 protubérance ou valvule mésogléale sur lobe gauche

CLEF DE DÉTERMINATION DES NECTOPHORES ANTÉRIEURS DES ESPÈCES DU GENRE *Sulculolaria*.

- |  |   |
|--|---|
| 1. Dents ostiales présentes .....  | 2   |
| Dents ostiales absentes .....  | 3   |
| 2. 5 dents ostiales (3 dorsales et 2 latérales) .....                    | <i>S. monoica</i>                         |
| 4 dents ostiales égales (2 dorsales et 2 latérales) .....                | <i>S. quadrivalvis</i> (NA <sub>1</sub> ) |
| 4 dents ostiales inégales (2 dorsales et 2 latérales réduites) .....     | <i>S. quadrivalvis</i> (NA <sub>2</sub> ) |
| 2 dents ostiales (2 dorsales seulement) .....                            | <i>S. quadrivalvis</i> (NA <sub>3</sub> ) |
| 3. Commissures transverses absentes .....                                | 4   |
| Commissures transverses présentes .....                                  | 5   |
| 4. Somatocyste long (= 3/5 hauteur du nectophore) .....                  | <i>S. chuni</i> (NA <sub>1</sub> )        |
| Somatocyste minuscule (= 1/20 hauteur du nectophore) .....               | <i>S. turgida</i> (NA <sub>1</sub> )      |
| Somatocyste minuscule et canal ventral bifide (?) .....                  | <i>S. bigelowi</i> ?                      |
| 5. Une protubérance ou valvule mésogléale sur le lobe basal gauche ..... | <i>S. pacifica</i>                        |
| Protubérance absente sur les lobes basaux .....                          | 6   |
| 6. Somatocyste allongé (= 2/5 hauteur du nectophore) .....               | <i>S. chuni</i> (NA <sub>2</sub> )        |
| Somatocyste court ovoïde (1/6 hauteur du nectophore) .....               | <i>S. biloba</i>                          |
| Somatocyste minuscule ovoïde ou fin (1/20 hauteur du nectophore) .....   | <i>S. turgida</i> (NA <sub>2</sub> )      |



TABLEAU III. — Caractères morphologiques différentiels chez les nectophores postérieurs des espèces du genre *Sulculeolaria*.

Espèces et rang de la cloche	Descripteurs			
	Dents ostiales	Plaque basale, divisée ou non	Profondeur échancrure basale	Protubérances sur lames basales
<i>S. chuni</i> (NP <sub>1</sub> et NP <sub>2</sub> )	Absentes	Oui	Peu profonde (1/3 de la hauteur lame basale)	Absentes
<i>S. turgida</i> (NP <sub>1</sub> et NP <sub>2</sub> )	Absentes	Non, entière (bord arrondi)	Nulle	Absentes
<i>S. quadrivalvis</i> (NP <sub>1</sub> )	2 dents dorsales, 2 dents latérales, toutes bien développées	Oui	Profonde (3/4)	2
<i>S. quadrivalvis</i> (NP <sub>2</sub> )	2 dents dorsales, 2 dents latérales réduites	Oui	Moyenne (1/2)	2, réduites
<i>S. quadrivalvis</i> (NP <sub>3</sub> )	2 dents dorsales réduites, 2 dents latérales absentes ou très réduites	Oui	Moyenne (1/2)	Absentes (ou très réduites)
<i>S. biloba</i> (NP)	Absentes	Oui	Moyenne (1/2)	Absentes
<i>S. monoica</i> (NP)	3 dents dorsales, 2 dents latérales	Non, entière (bord presque droit)	Légère émargination	2
<i>S. pacifica</i> (NP)	Absentes	Oui	Peu profonde (1/3)	Une valvule mésogléale sur le lobe gauche
<i>S. bigelowi</i>				
<i>S. brintoni</i>		Nectophores postérieurs inconnus		

CLEF DE DÉTERMINATION DES NECTOPHORES POSTÉRIEURS DES ESPÈCES DU GENRE *Sulculeolaria*.

1. Dents ostiales présentes (avec protubérances sur les lobes basaux) ..... 2  
Dents ostiales absentes ..... 3
2. 4 dents ostiales égales (2 dorsales et 2 latérales bien développées) ..... *S. quadrivalvis* (NP<sub>1</sub>)  
4 dents ostiales inégales (2 dorsales normales et 2 latérales un peu réduites) ..... *S. quadrivalvis* (NP<sub>2</sub>)  
5 dents ostiales (3 dorsales et 2 latérales) ..... *S. monoica*
3. Lame basale entière, arrondie ..... *S. turgida* (NP<sub>1</sub>, NP<sub>2</sub>)  
Lame basale divisée par une échancrure ..... 4
4. Protubérance ou valvule mésogléale sur le lobe basal gauche ..... *S. pacifica*  
Protubérance absente ..... 5
5. Echancrure = 1/3 hauteur de la lame basale ..... *S. chuni* (NP<sub>1</sub>, NP<sub>2</sub>)  
Echancrure = 1/2 hauteur de la lame basale ..... *S. biloba*

La taille relativement grande de la face basale et de la lamelle basale et leur position très oblique par rapport à l'ouverture ombrellaire, caractères retenus comme spécifiques par SEARS, peuvent être, selon nous, des caractères juvéniles de cloches antérieures (et plus particulièrement de la NA<sub>1</sub> après son détachement de la cloche larvaire contre laquelle elle était accolée par la base).

D'autre part, le trajet des canaux tels qu'ils sont figurés, en particulier du canal marginal, des canaux

latéraux à leur extrémité, et du canal ventral bifide, nous paraît très aberrant et discutable étant donné nos connaissances sur les autres espèces du genre *Sulculeolaria* et de *Diphyidae*.

Nous pensons que les nectophores antérieurs décrits par SEARS comme appartenant à *S. bigelowi* sont très proches des jeunes cloches NA<sub>1</sub> de *S. turgida* (sans commissures).

De nouvelles observations précises, sur des spécimens en bon état, devraient permettre soit d'éta-

blir définitivement le statut de cette espèce, soit de la mettre en synonymie avec *S. turgida* si les particularités mentionnées par l'auteur se révèlent inconstantes.

### *S. brintoni* Alvares, 1968

Cette espèce a été décrite uniquement d'après des nectophores antérieurs, récoltés dans 30 stations différentes, ce qui implique l'existence d'un nombre assez important d'exemplaires connus. Il est alors surprenant que l'auteur ne mentionne pas dans les mêmes coups de filet la récolte de nectophores postérieurs dans la mesure où toutes les autres espèces connues du genre *Sulculeolaria* ont deux cloches. Peut-être ces nectophores postérieurs ont-ils été attribués à une autre espèce présente. Etant donné

la taille des nectophores (14 mm), il est peu vraisemblable qu'il s'agisse de jeunes colonies n'ayant pas encore développé leur cloche postérieure.

Les caractères systématiques donnés par ALVARES pour la cloche antérieure de *S. brintoni* nous paraissent insuffisants pour la distinguer des cloches sans dents latérales, de *S. quadrivalvis* (cloches de renouvellement  $NA_3$  bidentées avec seulement deux dents dorsales, et des lamelles basales en forme de mouffles).

La connaissance de la cloche postérieure associée aux cloches décrites par ALVARES, si elle existe, et une comparaison détaillée des cloches antérieures avec des  $NA_3$  de *S. quadrivalvis* devraient nous permettre soit d'établir définitivement le statut de *S. brintoni*, soit de la mettre en synonymie avec *S. quadrivalvis*.

## NOUVELLE DIAGNOSE DU GENRE *SULCULEOLARIA* BLAINVILLE

Les colonies sont d'assez grande taille, le stolon pouvant dépasser 1 m en extension. Deux cloches, l'une antérieure, l'autre postérieure, de dimensions à peu près semblables (1/2 à 2 cm), caduques et renouvelables. Espèces monoïques, parfois protérandriques, avec libération directe des gonophores sans passage par le stade eudoxie.

### CLOCHE ANTÉRIEURE

Différenciée avant la chute de la cloche larvaire comme chez la plupart des *Diphyidae*.

Conique avec apex arrondi, de section ovale, sans crêtes longitudinales nettes.

Lame basale divisée en deux lobes plus ou moins allongés par une échancrure atteignant le bord ombrelaire.

Facette basale large oblique (à 45° par rapport à l'ouverture ombrelaire), sans cavité hydroeciale.

Nectosac plus étroit dans la partie inférieure, avec crête longitudinale.

Canaux soit sans commissures transverses du type habituel chez les *diphyidae*, soit avec commissures

transverses, selon les espèces ou selon le rang de la cloche pour certaines espèces.

Ouverture ostiale avec ou sans dents selon les espèces.

### CLOCHE POSTÉRIEURE

- partie proximale tronquée obliquement;
- lame basale plus ou moins longue, divisée ou non en lobes par une échancrure plus ou moins profonde n'atteignant pas le bord ombrelaire.
- hydroecie en gouttière plus ou moins profonde, jamais fermée;
- canaux latéraux formant un S très prononcé avant d'atteindre l'apex;
- ouverture ostiale avec ou sans dents selon les espèces.

### CORMIDIES

- bractée foliacée enroulée en cône avec au moins deux dents marginales;
- phyllocyste très fin, en arc de cercle et situé au tiers apical de la bractée.

## DONNÉES ÉCOLOGIQUES

*S. quadrivalvis*, *S. chuni* et *S. turgida* sont signalées dans les trois grands océans, Atlantique, Pacifique, Indien, et en mer Méditerranée. Cependant le nombre de spécimens capturés est toujours très faible, parfois un, rarement plusieurs exemplaires. Il est difficile, dans de telles conditions, de dégager les traits essentiels de leur répartition horizontale, verticale ou saisonnière et de préciser leurs affinités écologiques.

En Méditerranée, BIGELOW et SEARS (1937) trouvent *S. quadrivalvis* et *S. turgida* (= *G. australis*) surtout en surface à moins de 50 m de profondeur. La répartition de *S. turgida* est assez homogène dans les deux bassins, tandis que celle de *S. quadrivalvis*, plus constante dans le bassin ouest, suggère à ces auteurs une immigration possible de l'Atlantique.

Dans le golfe de Marseille, PATRITI (1964) récolte en surface *S. chuni* toute l'année, avec un maximum d'abondance de septembre à début décembre, et *S. quadrivalvis* seulement d'octobre à décembre.

Dans le Pacifique, ALVARIÑO (1971) trouve la distribution de *S. quadrivalvis* limitée par l'isotherme 8 °C à 200 m dans l'hémisphère Nord et par l'isotherme 10 °C dans l'hémisphère Sud, celle de *S. turgida* et de *S. chuni* limitée par l'isotherme 9 °C à 200 m au large de la Californie.

En Atlantique, d'après PUGH (1974), les trois espèces apparaissent en général comme des formes épipélagiques.

CASANOVA (1972, 1977) donne un schéma de la distribution verticale des *Siphonophores* dans la province atlanto-méditerranéenne et range aussi les trois espèces parmi les espèces essentiellement superficielles ne se rencontrant qu'accidentellement à des niveaux inférieurs à 300 m, *S. quadrivalvis* et *S. turgida* étant beaucoup plus rares dans ses pêches que *S. chuni*.

A Villefranche-sur-Mer, les grandes colonies mûres, utilisées pour les élevages, ont été recueillies en surface dans la rade, principalement en avril-mai et en novembre.

*S. quadrivalvis* et *S. chuni* ont été trouvées en petit nombre entre 50 m et la surface, dans des pêches régulières pratiquées à différentes profon-

deurs en deux points côtiers, A (pêches horizontales en divers paliers entre 0 et 600 m) et B (pêches verticales de 0 à 75 m), depuis mars jusqu'en fin novembre avec 2 maximums en avril-mai et octobre-novembre, correspondant aux 2 maximums de la biomasse zooplanctonique et dans des eaux dont la température n'est jamais inférieure à 14 °C (BOUGIS et CARRÉ, 1960). Aux mêmes endroits, *S. turgida*, espèce beaucoup plus rare, a été récoltée de mai à juillet.

Sur la radiale Nice-Calvi, en mer Ligure, dans des pêches horizontales prospectant jusqu'à 400 m, nous avons trouvé les trois espèces de juin à septembre et comme pour les stations plus côtières, dans les 50 premiers mètres avec cependant quelques prises exceptionnelles jusqu'à 100 ou 200 m.

Il est intéressant de noter ici la présence de ces trois espèces dans les prélèvements planctoniques de la 3<sup>e</sup> campagne du navire « Ct-Robert Giraud » dans le nord-ouest de l'océan Indien, région très peu connue en ce qui concerne les *Siphonophores*. Parmi les 29 espèces de *Siphonophores* recueillis, *S. chuni*, *S. turgida* et *S. quadrivalvis* ne sont pas les plus rares et elles se situent respectivement au 17<sup>e</sup>, 20<sup>e</sup> et 21<sup>e</sup> rang pour la fréquence des récoltes (CARRÉ, en préparation). *S. quadrivalvis*, la moins fréquente, est localisée uniquement dans le nord-ouest de la mer d'Arabie et dans le golfe d'Oman. *S. chuni* et *S. turgida*, plus largement distribuées, sont présentes à la fois dans le nord-est et le sud-ouest de la mer d'Arabie, dans le golfe d'Aden et plus rarement dans le golfe d'Oman.

Il faut noter que nous n'avons pas trouvé les trois espèces de *Sulculeolaria* dans le golfe Persique ainsi que la plupart des autres espèces de *Siphonophores* qui ne semblent pas pouvoir supporter les eaux plus froides et sursalées (39 à 41 ‰) du golfe (LEVEAU et SZEKIELDA, 1968).

On doit donc conclure, en accord avec les données antérieures, que *S. quadrivalvis*, *S. chuni* et *S. turgida* sont des espèces épipélagiques, largement répandues dans les zones tropicales et subtropicales et se développent de préférence pour une région donnée, dans les eaux les plus chaudes.

## CONCLUSION

Ce travail, outre une mise au point systématique sur laquelle il est inutile de revenir, montre que les nectophores des *Sulculeolariidae* peuvent se renouveler et que les cloches successives possèdent des caractères morphologiques différents.

La possibilité de renouvellement des cloches nataires chez les *Siphonophores* semble directement liée à la biologie des espèces et nos observations sur les *Sulculeolariinae* appuient l'hypothèse selon laquelle les formes à stolon de grande taille et à cycle long peuvent toujours bourgeonner de nouveaux nectophores (CARRÉ C., *en préparation*).

Il semble que les transformations morphologiques observées chez les cloches de rang successif soient de nature différente chez *Sulculeolaria chuni* et *turgida*, et chez *Sulculeolaria quadrivalvis*.

Chez *Sulculeolaria chuni* et *turgida*, les commissures transverses qui apparaissent chez les  $NA_2$  sont un caractère de rang spécifique. Nous avons montré, chez ces deux espèces, que les cloches  $NA_1$ ,  $NA_2$ ...

et  $NP_1$ ,  $NP_2$  appartiennent bien à un même individu; ce ne sont donc ni des formes aberrantes occasionnelles, ni des formes jeunes, ni des nectophores d'espèces différentes, ni des variétés géographiques. Nous considérons que les variations des caractères morphologiques de ces nectophores sont de nature génétique, les conditions écologiques pouvant, peut-être, accélérer ou retarder leur apparition, sans affecter leur nature ou leur amplitude.

Chez *Sulculeolaria quadrivalvis*, les modifications observées en élevage ont été aussi retrouvées *in situ*. Toutefois, il ne s'agit plus d'apparition de caractères vraiment nouveaux, mais plutôt de la régression de caractères existants, avec tous les stades intermédiaires possibles, comme nous l'avons montré pour les dents ostiales. En laboratoire, l'amplitude de ces variations est directement liée aux conditions d'élevage. En mer, il est vraisemblable qu'elle est induite par le vieillissement ou des conditions écologiques défavorables.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALVARIÑO A., 1968. — Two new Calycophorae, Siphonophorae. *Pacific Science*, **22** (3) : 340-346.
- BIGELOW H. B., 1911. — The Siphonophorae (Reports of the scientific results of the expedition to the Eastern tropical Pacific... Albatross...). XXIII. *Med. Mus. Comp. Zool. Harv.*, **38** (2) : 173-402, 32 pl.
- BIGELOW H. B., 1931. — Siphonophorae of the « Areturus » Oceanographic Expedition. *Zoologica*, N.Y., **8** (11) : 525-592, 35 fig.
- BIGELOW H. B., SEARS M., 1937. — Siphonophorae. *Rep. Danish Oceanogr. Exped. Medit.*, II. Biology, **2** : 1-44, 83 fig.
- BLAINVILLE H. M. DE, 1830. — Zoophytes. *Dict. Sci. Nat.*, Paris, **40** : 1-546, 68 pl.
- BLAINVILLE H. M. DE, 1834. — Manuel d'actinologie ou de zoophytologie, **1** : 1-694, Paris, 100 pl.
- BROWNE A., 1926. — Siphonophorae from the Indian Ocean. *Trans. Linn. Soc. Lond. (Zool.)*, **19** : 55-86.
- CANDEIAS A., 1929. — Note sur quelques Siphonophores Calycophores de Madère. *Bull. Soc. Portugaise des Sci. Nat.*, **10** : 269-284.
- CARRÉ D., 1975. — Contribution à l'étude des Siphonophores : Embryologie, Cnidogenèse. Supports morphologiques de l'intégration. *Thèse, Univ. P. et M. Curie*.
- CASANOVA G. P., 1972. — Distribution verticale des Siphonophores sur une station proche de Grand Banc Météor. *Cons. Int. Explor. Mer, C.M.*, 1972, L : 9.
- CASANOVA J. P., 1977. — La faune pélagique profonde (zooplancton et micronecton). *Thèse Univ. de Provence (Aix-Marseille I)*.
- GEGENBAUER C., 1854. — Ueber Diphyes turgida n. sp. nebst Bemerkungen über Schwimmpolypen. *Zeit. wiss. Zool.*, **5** : 442-484, 1 pl.
- LENS A. D., RIEMSDIJK T. VAN., 1908. — The siphonophora of the « Siboga » Expedition. *Siboga Exped.*, **33** : 1-130, 24 pl., 52 fig.
- LEVEAU M., SZERIELDA K. H., 1968. — Situation hydrologique et distribution du zooplancton dans le nord-ouest de la mer d'Arabie. *Sarsia*, **34** : 285-298.
- LOCHMANN L., 1914. — Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. *Zeit. wiss. Zool.*, **108** : 258-289, 1 pl.
- MOSER F., 1925. — Die Siphonophoren der Deutschen Südpolar Expedition 1901-03. *Dtsch. Südpol. Exped.* **17** : *Zool.*, **9** : 1-541, 36 pl., 61 fig.
- PUGH P. R., 1974. — The vertical distribution of the Siphonophores collected during the SONO Cruise, 1965. *J. mar. biol. Ass., U.K.*, **54** : 25-90.
- QUOY J. R. C., GAIMARD J. P., 1833-1834. — Voyage de découvertes de « l'Astrolabe » de M. J. Dumont d'Urville. *Zool.* **IV** : 1-390. Atlas Zoophytes, 1-26, Paris.

- SARS M., 1846. — Fauna Littoralis Norvegiae. *Christiania* : 1 : 1-94, 10 pl.
- SEARS M., 1950. — Notes on Siphonophores. I. Siphonophores from the Marshall Islands. *J. Mar. Res.*, **9** (1) : 1-16, 2 fig.
- STECHOW E., 1921. — Neue Genera und Species von Hydrozoen und andere Evertebraten. *Arch. Naturgesch.*, A. **87** (3) : 248-265.
- STEPANYANTS S. D., 1969. — Siphonophores des mers d'U.R.S.S. et de la partie septentrionale de l'océan Pacifique. Sur la faune d'U.R.S.S. *Ouvrage de l'Inst. zool. de l'Acad. Sc.*, U.R.S.S. n° 96 (1-216).
- STEPANYANTS S. D., 1973. — Révision de la sous-famille des Galettinae (Diphyidae Siphonophora). *Journ. Zool.*, LII, **5** (en russe) : 649-658.
- TORTON A. K., 1932. — Siphonophora. Sci. Rep. Gr. Barrier Reef Exped., **4** : 317-374, 36 fig.
- TORTON A. K., 1954. — Siphonophora of the Indian Ocean together with systematic and biological notes on related species from other oceans. *Disc. Rep.*, **27** : 1-161, 12 pl., 83 fig.
- TORTON A. K., 1965. — A synopsis of the Siphonophora. *Trust. Brit. Mus. Nat. Hist. London*, 1-230, 153 fig., 40 pl.
- VOGT D., 1851. — *Zoologische Briefe, etc.*, **1** : 138-141, 4 fig., Frankfurt.
- VOGT D., 1854. — Recherches sur les animaux inférieurs de la Méditerranée. *Mém. Inst. Nat. Genev.*, **1** : 1-164, 21 pl.

(Manuscrit déposé le 5 octobre 1978,  
accepté le 4 novembre 1978.)

ON THE GENUS *SULCULEOLARIA* BLAINVILLE, 1834  
(*SIPHONOPHORA, CALYCOPHORAE, DIPHYIDAE*)

Claude Carré

(*Ann. Inst. océanogr., Paris*, 1979, **55**(1), 27-48)

**Abstract**

Three Mediterranean species of the genus *Sulculeolaria* have been reared in the laboratory. After renewal the nectophores showed unexpected morphological variations where were, however, most often inevitable and related to the rank of the nectophore. These variations provide an explanation of the controversial and vague taxonomy of the genus and help identify the species retained. In addition, a description of the hitherto unknown development of *S. chuni*, and some ecological data, are given.

**INTRODUCTION**

Since the original descriptions, sometimes very inadequate, the systematics of the species of the genus *Sulculeolaria* Blainville, 1834 has been reviewed, often as part of a study on incomplete, preserved specimens, collected during oceanographic cruises. This has given rise to various revisions and controversies. Recapping on the principal ones: Lens & van Riemsdijk, 1908, p. 56; Bigelow, 1911, p. 233; 1918, p. 415; 1931, p. 558; Moser, 1925, p. 132; Browne, 1926, p. 66; Leloup, 1932, p. 5; Totton, 1932, p. 340; 1954, p. 100; Bigelow & Sears, 1937, p. 29; Sears, 1950, p. 12; Alvarino, 1968, p. 340; Stepanjants, 1967, p. 145; 1973, p. 649.

We have resumed the study of the genus *Sulculeolaria* based on entire colonies collected directly into bottles from open seawater. Three Mediterranean species could then be cultured in the laboratory: *S. quadrivalvis* Blainville, 1835; *S. chuni* (Lens & van Riemsdijk, 1908); *S. turgida* (Gegenbaur, 1853). For these three species we have precisely determined the principal characters of the adult colonies, which have been collected, and followed the renewal of the nectophores previously ignored by other authors. We have, likewise, followed the developmental cycle of one species, *S. chuni*, and obtained some ecological data.

**Recap of the previous diagnosis of the sub-family Sulculeolariinae and its only genus *Sulculeolaria*.**

Diphyidae with a stolon generally of great length (from 10 cm to 1 m) and two nectophores, anterior and posterior, of similar dimensions. Anterior nectophore conical, without hydroecium, rounded apex and smooth contours, without ridges, basal lamella divided into two lobes by a deep groove that reaches to the ostial level. The posterior nectophore is subcylindrical with lateral canals forming two successive S-shaped loops, in contrast to the simpler arrangement of the canals in the sub-family Diphyinae.

---

**Abbreviations used in the plates and figures.**

**Br.:** bract; **Com.:** lateral commissures; **C.:** constriction; **C.p.:** pedicular canal; **D.B.:** basal teeth; **D.d.:** dorsal teeth; **D.l.:** lateral teeth; **Eb.NA<sub>2</sub>.:** bud of the 2<sup>nd</sup> anterior nectophore; **Eb.NP<sub>2</sub>.:** bud of the 2<sup>nd</sup> posterior nectophore; **F.:** tentacle; **Ga.:** gastrozoid; **H.:** hydroecium; **I.:** indentation; **L.b.:** basal plate; **NA<sub>1</sub>.:** 1<sup>st</sup> anterior nectophore; **NP<sub>1</sub>.:** first posterior nectophore; **NA<sub>3</sub>.:** 3<sup>rd</sup> anterior nectophore; **P.:** protuberance; **S.:** somatocyst; **St.:** stem; **T.:** tentilla.

## STUDY OF THREE SPECIES

### *Sulculeolaria quadrivalvis* Blainville, 1834.

#### History:

*Sulculeolaria quadrivalvis* Blainville and *S. quadridentata* Quoy and Gaimard are two forms that differ only in the anterior nectophores (bidentate or quadridentate), their posterior nectophores being identical. Bigelow (1911, 1918, 1931), Browne (1926), Bigelow and Sears (1937), Sears (1950) and Stepanjants (1967) suggested that they are two different species: *S. quadrivalvis* Blainville, for the bidentate form, and *S. quadridentata* Quoy and Gaimard for the quadridentate form.

By contrast, Moser (1925) recognised only a single species, *Sulculeolaria quadrivalvis* (after the rules of nomenclature) and she united under this name the bidentate form, with two dorsal teeth, and the quadridentate form (with dorsal teeth and two lateral teeth). After having seen the intermediary types between these two forms, that is with the lateral teeth showing a more or less notable regression, some authors have followed the opinion of Moser and recognised the existence of only a single species, showing several varieties: Leloup (1932), Patrity (1964), Totton (1932, 1954, 1965), Alvarino (1968). Recently, Stepanjants (1973) revised her former opinion and likewise returned to a single species name: *Sulculeolaria quadrivalvis*.

#### *Personal observations.*

##### *Description of species collected* (pl. I, 1; fig. 1 and diagnosis).

We have collected, particularly in Spring and Autumn, several colonies in good condition, with the anterior and posterior nectophore attached to a stolon that can attain a length of 1 m. All the nectophores of these specimens correspond, except for a few minor details, with the description given by Totton (1965) for *Sulculeolaria quadrivalvis*. In particular, the anterior and posterior nectophores possessed two dorsal teeth, two lateral teeth and a basal lamella divided into two lobes, each bearing a protuberance on its inner border.

The cormidia have the general morphology described by Vogt (1854). We define it by the characters of the bract: in the form of a cone with two basal teeth directed toward each other and which delimit, basally, an opening for the gastrozoid and its tentacle; lateral border recurved with a large indentation in the mid region (pl. I, 5; fig. 4a). At the time of collection, all the cormidia on the same stolon are either male or female. In culture, the initially male colonies undergo a progressive inversion of sex. The male gonophores are detached in proportion to their maturity. The new gonophores are either male or female and alternate in an irregular fashion. In a third stage, all the differentiated gonophores are female. *S. quadrivalvis* is thus a protandrous monoecious species, contrary to the opinions of Vogt (1854), Totton (1965) and the majority of other authors, except Neppi (1921).

It is interesting to note that in *Sulculeolaria quadrivalvis*, as in other Sulculeolariinae, the terminal gonophores reach maturity on the stolon, and release their gametes and degenerate along with the remainder of the cormidium. Each cormidium produces only one gonophore. With regard to the Diphyinae, the terminal cormidia are detached from the stolon, forming an eudoxid stage, which leads an autonomous life and differentiates several, successive gonophores. It seems that in *Sulculeolaria* the production of a single gonophore by each cormidium is compensated for by the longer length of the stolon.

*Replacement of nectophores* (pl. I, 1,2,3,4).

All specimens grown in culture have been identical, with the same anterior nectophores, designated NA<sub>1</sub>, and the same posterior nectophores, designated NP<sub>1</sub>\*

During a 10 day period, we observed the loss of NA<sub>1</sub> and its replacement by NA<sub>2</sub>; then the detachment of NP<sub>1</sub> and its replacement by NP<sub>2</sub>. The NA<sub>2</sub> itself was then replaced by NA<sub>3</sub>, followed by NA<sub>4</sub>, while the NP<sub>2</sub> was replaced by NP<sub>3</sub>, followed by NP<sub>4</sub>, etc. We have also obtained some nectophores of the fifth order, and the buds of nectophores situated at their bases suggest to us that the process can continue further.

In the course of their replacement, the successive nectophores show some unexpected morphological variations, especially notable in the anterior nectophore, but also seen to a lesser degree in the posterior one. These variations consist of a progressive attenuation of certain characters considered to be specific.

In particular in the anterior and posterior nectophores one sees a relative reduction in the size of the lateral teeth, going even as far as their total disappearance; and, simultaneously, a reduction in the dorsal teeth, a diminution in the length of the basal lobes and an attenuation of their protuberances, as far as their complete disappearance. These facts are grouped together in the diagnosis of the species, and the tables comparing the morphological characters of the nectophores. They explain, for the most part, the difficulties and the contradictory opinions of other authors with regard to the systematics of the genus *Sulculeolaria*.

Recently the culturing has been repeated in order to improve the conditions: larger flasks, abundant and varied food. In this case the attenuations of the specific characters were manifested in a slower way. In particular the clear reduction in the lateral teeth appears only in the NA<sub>3</sub>, and their final disappearance does not occur until the NA<sub>4</sub>. This is also seen, for example, in the protuberances of the basal lobes of the posterior nectophores.

One sees that each type of nectophore is not tied to an absolute appearance for any one stage in *S. quadrivalvis*.

### *Conclusion.*

In the adult colonies collected from the sea and maintained in culture, we have found the specific characters of *S. quadrivalvis* in the NA<sub>1</sub>, those of a so-called "intermediate" form (reduction of the lateral teeth) in the NA<sub>2</sub> or NA<sub>3</sub>, those of the bidentate form of *S. quadridentata* (*sensu* Bigelow) or of *S. brintoni* in the NA<sub>3</sub> or NA<sub>4</sub> (without lateral teeth), and finally some forms without teeth, resembling the NA<sub>1</sub> of *S. chuni*, in the NA<sub>4</sub> or NA<sub>5</sub>.

The different types of nectophores collected in nature by other authors were identical to those obtained by culture, so that we can accept that they are of the same origin: the budding of replacement bells during the life cycle of the same colony. A single specific name must, therefore, be retained for all of these forms: *S. quadrivalvis*, based on the rules of nomenclature (Totton, 1965).

---

\* Throughout this article we designate NA<sub>1</sub> and NP<sub>1</sub> the nectophores most often observed at the moment of capture and which, by consequence, are not necessarily the first anterior and posterior nectophores to appear on the colony after the detachment of the larval nectophore.



***Sulculeolaria chuni* (Lens & van Riemsdijk, 1908).**

*History.*

In their original description of *Sulculeolaria chuni*, Lens & van Riemsdijk (1908) distinguished the anterior nectophores by the following characters: well developed somatocyst, narrowing progressively toward its base, and whose length exceeded half the height of the nectophore; basal lamella small, divided into two short lobes; no transverse commissures between the lateral and ventral canals. However, the illustration given by these authors shows transverse commissures.

According to Browne (1926), followed by Totton (1932) and Sears (1950), the youngest nectophores do not have transverse commissures, but the nectophores of the largest do, having acquired them during the growth of the nectophore.

Bigelow (1911) compared *S. chuni* to a young stage of *S. australis*, but Bigelow and Sears (1937) retracted this interpretation, but nevertheless stated that new observations were needed to establish the status of *S. chuni*.

The majority of authors have been able to examine a large number of anterior nectophores (Moser, 1925; Totton, 1965; Alvarino, 1968) and have attributed the name *S. chuni* to those forms without commissures. Stepanjants (1967) at first reserved this name for those forms with commissures, then (1973) to two forms, with or without commissures.

*Observations.*

*Description of specimens collected* (pl. II, 1,2; fig. 2 and diagnosis).

The colonies kept in culture have been complete, consisting of a stolon about a dozen centimetres in length with, at the proximal end, an anterior and posterior nectophore and, occasionally, a bud already differentiating a replacement for the anterior nectophore. The characteristics of these nectophores appear in the diagnosis at the end of the chapter, and also in the figures. One can see: a conical anterior nectophore with pointed apex, with rectilinear somatocyst, long and fine ( $\frac{3}{5}$  the height of the nectophore), without ostial teeth, without transverse commissures, with a short bilobed basal lamella: posterior nectophore without ostial teeth, with the basal lamella divided into two rounded lobes by an indentation that reached to  $\frac{1}{3}$  its length.

The cormidia (pl. II, 5; fig. 4b) cannot obviously be differentiated from those of *Sulculeolaria quadrivalvis*. In particular, the bracts show the same indentations.

*Replacement of nectophores* (pl. II, 1-4).

In the adult specimens of *S. chuni* maintained in culture, the anterior (NA<sub>1</sub>) and posterior (NP<sub>1</sub>) nectophores detach themselves successively and are replaced by new nectophores, anterior (NA<sub>2</sub>) and posterior (NP<sub>2</sub>), arising from buds situated at the base of the stolon. The colonies could not be maintained in a healthy state, and so replacement could not be followed beyond those of the third stage. However, having noted the presence of replacement buds, it is likely that the process would follow that seen in *S. quadrivalvis*, with the appearance of nectophores NA<sub>4</sub> and NP<sub>4</sub>, etc. The alternation of the two types of nectophore, anterior and posterior, is not always regular, and two anterior or two posterior nectophores can be differentiated successively; but this happens only occasionally.

We observed the morphological variations of the systematic characters between the bells of successive stages on the same specimen. These observations appear in the diagnosis of the species and also in the comparative Tables I and II. We summarise them here:

NA<sub>1</sub>: absence of transverse commissures;

NA<sub>2</sub>: presence of transverse commissures;

NA<sub>3</sub>: absence of transverse commissures; on the nectosac are some distinctive ridges, two dorsal and two lateral, situated opposite to some well developed exumbrella grooves.

NP<sub>1</sub> and NP<sub>2</sub>: no clear differences except for a less marked groove in the basal lamella of the NP<sub>2</sub>.

Thus two types of anterior nectophore, with or without transverse commissures, exist. They appear in a successive manner in each specimen and thus define, without possible controversy, a single species: *S. chuni*.

#### *Development of Sulculeolaria chuni* (pl. III, 1-12).

##### *History.*

Lochmann (1914) described the development of *S. quadrivalvis*.

##### *Material and culture.*

The male and female gonophores arise from different colonies. Always the species is monoecious with, as in *S. quadrivalvis*, progressive inversion of the sexes. At maturity the gonophores detach from the stolon, while the other elements of the cormidium (bract and gastrozoid) remain in place, then degenerate. The eggs of each gonophore (from 10 to 20) are liberated simultaneously. Their development has been studied by artificial fertilisation, then culture at 14°C.

##### *Segmentation.*

Segmentation, total and equal as far as the 32 cell stage, then partial and superficial, resulting in, as in others calycophoran siphonophores already studied (D. Carré, 1975), a periblastula stage made up a layer of peripheral cells enveloping a mass of enucleate vitellus.

##### *Planula* (pl. III, 1)

Gastrulation occurs by a typical primary delamination and results in a young planula larva, at first spherical then ovoid. It consists of a ciliated ectoderm, and an endodermal layer confined to one face of the larva (defined by convention as ventral), and the vitellus that occupies almost all of the central part, and in the midst of which one can observe some endodermal cells. These cells have migrated into the vitellus as in the interior of a blastocoel; and will ultimately be integrated into the endodermal layer.

##### *Calyconula* (pl. II, 2-11).

The first typical buds of the young larval calyconula (buds of the larval nectophore, of the primary gastrozoid, and of the tentacle) appear in the 2-day old planula (pl. III, 2). During the next three or four days the larval nectophore develops very rapidly, becomes functional and almost acquires its final shape (pl. III, 3-7).

Simultaneously, the anterior region of the larva regresses in proportion to the utilisation of the vitelline reserves, while at the posterior pole the primary gastrozoid is differentiated and develops a cavity within, the first sign of the gastric cavity (pl. III, 3-7). When all the reserves have been exhausted, the gastrozoid, whose extremity is pierced by a mouth, becomes functional and the larva is nourished by the capture of prey thanks to the tentacle, which is elongated and armed with nematocysts (pl. III, 7). The larval nectophore by now has attained its maximum size.

The peduncle connecting the primary gastrozoid to the larval nectophore elongates to form the stolon on which will differentiate the buds of the first adult anterior nectophore, and also the second and then the third cormidium. (pl. III, 9-10).

One notes two phases in the development of the first adult nectophore: at first the organisation of the different layers (exumbrella, mesogloea, subumbrella) that occurs slowly over a period of 2 to 10 days; then the growth phase proper, which is relatively rapid, and results in a small conical nectophore (pl. III, 9-11).

In the 14-15 day old larva, one notes a transfer of reserves from the larval oleocyst into that of the definitive nectophore; soon followed by the detachment of the larval nectophore. One then has a young colony comprised of an anterior nectophore of 2 mm in height, whose growth is continuing, and a stolon bearing 5 cormidia in the three week old specimens.

### ***Sulculeolaria turgida* (Gegenbaur, 1853).**

#### *History.*

Two species, *S. australis* and *S. turgida*, have been described, respectively, by Quoy and Gaimard (1933) and Gegenbaur (1853). Bigelow (1911), Browne (1926), Bigelow and Sears (1937), and Stepanjants (1967, 1973) considered these species as synonyms and retained, for reasons of priority, the specific name *australis*. Totton (1954) considered that the description given by Quoy and Gaimard was too vague and recognised a single species: *S. turgida* (Gegenbaur). Nevertheless he reserved the name *S. turgida* for those anterior nectophores with transverse commissures (a character not noted by Gegenbaur) and he attributed some anterior nectophores that in all ways are identical to the description of Gegenbaur, that is without transverse commissures, to a new species *S. angusta*. We propose to discuss the validity of these three species as part of some observations on entire colonies and a study of nectophore replacement by them.

#### *Personal observations.*

##### 1. *Description of specimens collected* (pl. IV, 1; fig. 3).

The colonies collected have a stolon of 10 to 20 cm in length, with male and female gonophores alternating in an irregular fashion. The anterior nectophores are without transverse commissures, deprived of ostial teeth, always possessing a rudimentary somatocyst, and have a large basal lamella divided into two lobes by a deep indentation reaching to the ostial level. On the posterior nectophore, the basal lamella, equally well developed, is rounded and entire.

The cormidia can be distinguished from those of *S. quadrivalvis* and *S. chuni* by the presence, on the side of the bract, of two supplementary teeth (fig. 4 c) as in *S. biloba* (Sars, 1846).

##### 2. *Replacement of nectophores* (pl. IV, 1-2).

In the colonies maintained in culture, the anterior nectophores NA<sub>1</sub> and posterior NP<sub>1</sub> fall off one after another, and are replaced by the NA<sub>2</sub> and NP<sub>2</sub>. One notes in these replacement nectophores the appearance of new characters, which are detailed in the diagnosis of the species and in the comparative tables. In particular, one observes in the NA<sub>2</sub> the presence of transverse commissures, which are absent in the NA<sub>1</sub>.

The colonies could not be maintained in culture as far as the development of the third stage nectophores. In nature all the colonies collected showed the association of NA<sub>1</sub> to NP<sub>1</sub>, or correspondingly the association NA<sub>2</sub> to NP<sub>1</sub>.

#### *Discussion and conclusion.*

Gegenbaur has figured *Sulculeolaria turgida* without ostial teeth and with a large rounded lamella in the posterior nectophore. We think that these two characters are

sufficient to prevent any confusion and one can say, without doubt, that those specimens, and those observed by Totton (1954, 1965) and by ourselves, all belong to the same species. One must simply emphasise two omissions in the description of Gegenbaur: He does not figure the somatocyst (but as it is rudimentary it could easily have escaped his attention), or the groove that divides the basal lamella of the anterior nectophore.

If one compares our results with the description of Quoy and Gaimard, no character contradicts the identity of the specimens observed with those figured by Quoy and Gaimard. These authors did not take into consideration the posterior nectophore and their drawing of the anterior nectophore represents simply a nectophore without teeth and with a divided basal lamella, characters also found in *S. turgida*, but equally present, although attenuated, in other species of Sulculeolariinae (*S. chuni*), and even in other genera of calycophoran siphonophore.

We think, as do the majority of authors, that there is a very certain synonymy between *S. australis* and *S. turgida*. However, the description of Quoy and Gaimard is far too vague, and so we propose to conserve the species name *S. turgida*. In addition the anterior nectophores attributed to the species *S. angusta*, created by Totton (1954) are identical to the NA<sub>1</sub> nectophores of *S. turgida*. We will discuss the problems regarding the validity of the species *S. angusta* later on.

## DIAGNOSES OF THE NECTOPHORES OF THE THREE SPECIES STUDIED.

We will list the diagnoses of the different types of nectophore NA<sub>1</sub>, NA<sub>2</sub>, NA<sub>3</sub> ... and NP<sub>1</sub>, NP<sub>2</sub>, NP<sub>3</sub> ..., observed in the culture of the three species studied. The indices 1, 2, 3 seem to have an absolute significance in *S. chuni* and *S. turgida*. On the other hand, in *S. quadrivalvis* we have shown that the morphological variations in the nectophores are tied to their stage of appearance and equally to the conditions of culture.

### Diagnosis of *Sulculeolaria quadrivalvis*.

Nectophores of large size (NA<sub>1</sub>: 25 MM; NP<sub>1</sub>: 30 mm) with rigid walls.

#### *Anterior nectophore.*

NA<sub>1</sub> - ostium with two lateral and two dorsal teeth, all well developed.

- transverse commissures present joining the lateral canals to the dorsal canal at about 1/3 the height of the nectosac.
- somatocyst clearly sinuous, of medium length, reaching to about 2/3 the height of the nectophore and obliquely inclined in relation to the axis of the nectophore.
- two large, rounded basal lobes, each bearing on the inner border a flattened protuberance. Each lobe has a mitten-like appearance; internal border of the lobe and of the protuberance contiguous.

NA<sub>2</sub> - ostium with two reduced lateral teeth, clearly smaller than the dorsal ones, whose relative size remains unchanged.

- transverse commissures present.
- somatocyst slightly sinuous (2/5 the height of the nectophore, relatively less fine than in the NA<sub>1</sub>).
- two basal lobes less developed, with reduced protuberances and internal borders of the lobes and protuberances not contiguous.

NA<sub>3</sub> - ostium without lateral teeth, with two very reduced dorsal teeth, occasionally even totally absent.

- transverse commissures present but with a tendency for reduction, sometimes incomplete, not reaching to the dorsal canal.

- somatocyst slightly sinuous (2/5 height of nectophore).
- basal lobes short, without protuberances, whose internal borders are distinct.

*Posterior nectophore*

NP<sub>1</sub> - nectosac with an oblique annular constriction, at mid height.

- ostium with two lateral and two dorsal teeth.
- basal lamella divided into two large, rounded lobes by a deep groove (3/4 the length of the lamella); these lobes bear, on the inner basal face, a very pronounced protuberance, and are slightly recurved on the inner sides.

NP<sub>2</sub> - nectosac without annular constriction.

- ostium with two normal lateral teeth, and two dorsal teeth relatively less well developed than those of the NP<sub>1</sub>.
- basal lamella divided into two rounded lobes by a median groove (half the height of the lamella); the lobes are distinct, not recurved on their inner borders and each bears a protuberance, which is less well developed than on the NP<sub>1</sub>.

NP<sub>3</sub> - Same characters as NP<sub>2</sub>, but with the lateral and dorsal teeth, and the protuberances on the lobes, less well developed.

**Diagnosis of *Sulculeolaria chuni*.**

Nectophores of medium size (NA<sub>1</sub> = 7 mm, NP<sub>1</sub> = 10 mm) whose less thick and less rigid walls given them a slightly flaccid constituency, in contrast to the nectophores of *S. quadrivalvis* and *S. turgida* which have rigid walls.

*Anterior nectophores.*

NA<sub>1</sub> - no ostial teeth.

- rectilinear somatocyst, fusiform, tapering toward the base and reaching to 3/5 the height of the nectophore.
- no transverse commissures.
- basal lamella little developed, divided into two short lobes without protuberances and not recurved on their internal borders, no groove reaching to the ostium.

NA<sub>2</sub> Resembles NA<sub>1</sub>, except:

- presence of transverse commissures.
- somatocyst shorter, less fine, slightly sinuous, reaching to 2/3 the height of the nectophore.
- two basal lobes very short.

NA<sub>3</sub> Resembles NA<sub>2</sub>, but without transverse commissures.

*Posterior nectophores.*

NP<sub>1</sub> and NP<sub>2</sub> similar.

- general subcylindrical shape.
- no ostial teeth.
- basal lamella divided into two lobes by a groove of median height about 1/3 of the length (<1/3 in NP<sub>2</sub>).

**Diagnosis of *Sulculeolaria turgida*.**

Nectophores of medium size (NA<sub>1</sub>: 12 mm; NP<sub>1</sub>: 10 mm) with fairly rigid walls.

*Anterior nectophores.*

Generally conical in shape, basal facets slightly concave.

NA<sub>1</sub> - ostium without teeth.

- transverse commissures absent.
- somatocyst very small, more or less swollen (1/20 the height of the nectophore).
- basal lamella divided into two lobes by a groove that reaches to the ostium; lobes greatly rounded, without protuberances and recurved on their inner borders.

NA<sub>2</sub> Same characters as NA<sub>1</sub>, except:

- transverse commissures present, leaving the laterals at about 1/3 the height of the nectophore, and rejoining the dorsal canal close to the pedicular canal.
- two basal lobes of average size, not recurved on their inner borders.

#### *Posterior nectophores*

NP<sub>1</sub> - nectophores have a regular subcylindrical shape, narrower at their bases than at mid height..

- ostium without teeth.
- basal lamella not divided, forming a single, well-developed rounded lobe.

NP<sub>2</sub> Same characters as NP<sub>1</sub>, except that the basal lamella is slightly emarginated.

### **DISCUSSION REGARDING THE OTHER SPECIES OF THE GENUS SULCULEOLARIA (SENSU TOTTON, 1965).**

We have established the diagnoses for the three Mediterranean species: *Sulculeolaria chuni*, *S. turgida* and *S. quadrivalvis*. In addition to these three species we retain equally *S. monoica* (Chun, 1888) and *S. pacifica* (Stepanjants, 1973), whose specific characters have been well defined. We place two species as synonyms: *S. australis* with *S. turgida*, and *S. quadridentata* with *S. quadrivalvis*. We will discuss the case of the other species whose diagnoses, in our opinion, are not sufficiently distinct.

#### *Sulculeolaria angusta* (Totton, 1954)

This species was created for the posterior nectophores characterised by a slightly emarginated basal process and by the presence of a small protuberance, of variable size, on the left lobe of this lamella. By association, Totton attributed to *S. angusta* some anterior nectophores that he occasionally found in the same catches as these posterior nectophores. We have seen already that the anterior nectophores are in all ways identical to the NA<sub>1</sub> of *S. turgida* (lateral canals without commissures), and we attribute them to that species. The fact that *S. turgida* has been found in the same region as *S. angusta* lends support to our interpretation.

As for the posterior nectophores, they are fairly similar to those of *S. chuni*, apart from the two characters already mentioned (notch and protuberance on the basal lamella). It would be of interest for us to study specimens from diverse collections to see what the amplitude of the variation of these two characters is before positively retaining the species *S. angusta*.

#### *Sulculeolaria biloba* (= *Diphyes biloba* Sars, 1846).

Sars's (1846) original description is insufficient to properly define this species. The descriptions that have followed have hardly been more precise and often call upon Table I. – Species retained in recent works on the genus *Sulculeolaria* (sensu Totton, 1965).

TOTTON (1965)	ALVARIÑO (1968)	STEPANYANTS (1967)	STEPANYANTS (1973)
<i>S. chuni</i> (Lens et van Riemsdijk)	<i>S. chuni</i>	<i>S. chuni</i>	<i>S. chuni</i>
<i>S. turgida</i> (Gegenbaur)	<i>S. turgida</i>		
<i>S. quadrivalvis</i> Blainville	<i>S. quadrivalvis</i>	<i>S. quadrivalvis</i>	<i>S. quadrivalvis</i>
<i>S. monoica</i> (Chun)	<i>S. monoica</i>	<i>S. monoica</i>	<i>S. monoica</i>
		<i>S. australis</i> (Quoy et Gaimard)	<i>S. pacifica</i> (Stepanyants, 1973)
		<i>S. quadridentata</i>	<i>S. australis</i>
<i>S. angusta</i> Totton	<i>S. angusta</i>	<i>S. angusta</i>	<i>S. angusta</i>
<i>S. biloba</i> (Sars)	<i>S. biloba</i>	<i>S. biloba</i>	<i>S. biloba</i>
<i>S. bigelowi</i> (Sears)	<i>S. bigelowi</i>		<i>S. bigelowi</i>
	<i>S. brintoni</i> Alvariño, 1968		<i>S. brintoni</i>

some ill-defined morphological characters: appearance of the basal lamella of the posterior nectophore; small cavity at the apex of the posterior nectophore or base of the anterior nectophore. This small cavity corresponds to the attachment point of the proximal part of the stolon, which seems to us common to all species of this genus. Pugh (1974) affirms: "*S. biloba* is probably the most widely known and most confused species of this genus".

Meanwhile the figures given by Sars (1846, fig. 16), by Bigelow (1911b, pl. 5, fig. 8), by Candeias (1929, fig. 3) under the name of *S. australis* (= *S. biloba*), by Totton (1965, fig. 84, 85), and finally the remarks of Stepanjants (1973) show that the height of the somatocyst with regard to the height of the nectophore is maintained in the region of 1/6. The magnitude of this biometric character, neglected by these authors, is very distinct from that for the other *Sulculeolaria* species. Some measurements on representative samples from various oceans without doubt will permit the establishment of the specific value of this character and add to the vague diagnosis of this species a more precise and convincing character.

#### *Sulculeolaria bigelowi* (Sears, 1950).

This species was described for three small anterior nectophores (3-4 mm) in a poor state, although a small number of specimens were later collected (Alvariño, 1969, 1971). The relative size of the basal facet and the basal lamella, and of their oblique position with regard to the opening of the umbrella, were the characters retained by Sears as specific. However, they can be, according to us, the juvenile characters of the anterior nectophore {of *S. turgida* ?} (and more particularly of the NA<sub>1</sub> after the detachment of the larval nectophore, against which it had been united at its base).

On the other hand, the course of the canals as they are figured, in particular the marginal canal, the lateral canals and their extremities, and of the bifid ventral canal, appear to us to be aberrant and debatable, given our knowledge of the other species of the genus *Sulculeolaria* and other Diphyidae. We think that the anterior nectophores described by Sears as belonging to *S. bigelowi* are very close to the young NA<sub>1</sub> nectophores of *S. turgida* (without commissures). Some further precise observations on some well-preserved specimens would permit either the definite establishment of the

**Table II.**  
*Differential morphological characters of the anterior nectophores of species of the genus Sulculeolaria.*

Character descriptors				
Species	Ostial Teeth	Transverse Commissures	Somatocyst (shape and length) in relation to nectophore.	Basal Plate: lobes and protuberances
<i>S. chuni</i> – NA <sub>1</sub>	Absent	Absent	Long 7 thin; 3/5	2 short, rounded lobes; non-overlapping; no protuberances.
<i>S. chuni</i> – NA <sub>2</sub>	Absent	Present	Average length; less thin; a little sinuous; 2/5	2 short lobe; more pointed; no protuberances.
<i>S. chuni</i> – NA <sub>3</sub>	Absent	Absent	<i>Id.</i> NA2	<i>Id.</i> NA2
<i>S. turgida</i> – NA <sub>1</sub>	Absent	Absent	Very short; ovoid or filiform; 1/20	2 large, rounded lobes, overlapping along their inner margins; no protuberances.
<i>S. turgida</i> – NA <sub>2</sub>	Absent	Present	Very short; ovoid or filiform; 1/20	2 average, rounded lobes; no protuberances.
<i>S. quadrivalvis</i> – NA <sub>1</sub>	2 dorsal; 2 lateral; all developed	Present	Average length; sinuous, 1/3	2 large, rounded lobes; 2 well-developed protuberances.
<i>S. quadrivalvis</i> – NA <sub>2</sub>	2 dorsal; 2 lateral reduced	Present	Average length; a little sinuous; 2/5	2 average rounded lobes; 2 attenuated protuberances.
<i>S. quadrivalvis</i> – NA <sub>3</sub>	2 dorsal reduced; lateral absent (or much reduced)	Present	Average length; a little sinuous; 2/5	2 short lobes; protuberances have disappeared.
<i>S. quadrivalvis</i> – NA <sub>4</sub>	Dorsal absent (or very reduced)	Present	Rectilinear; 2/5	2 short lobes; no protuberances.
<i>S. bigelowi</i> - NA	Absent	Absent	Very small; ½	2 large lobes; no protuberances
<i>S. biloba</i> NA	Absent	Present	Ovoid, short; 1/6	2 large lobes; no protuberances
<i>S. brintoni</i> - NA	2 dorsal	Present	Average; 2/5	2 average lobes; 2 protuberances
<i>S. monoica</i> – NA	3 dorsal; 2 lateral	Present	Very small; 1/20	2 average lobes.
<i>S. pacifica</i> – NA	Absent	Present	Very small, T-shaped; 1/30	2 average lobes; 1 protuberance or mesogloal valve on left lobe.



status of this species or enable it to be placed as a synonym of *S. turgida* , if the peculiarities noted by the author are shown to be inconsistent.

*Sulculeolaria brintoni* Alvariño, 1969.

This species has been described solely from some anterior nectophores collected at 30 different stations, which would imply knowledge of a sufficiently important number of specimens. It is, therefore, surprising that the author does not mention the collection of posterior nectophores in the same hauls, since all the other known species of *Sulculeolaria* have two nectophores. Perhaps these posterior nectophores have been attributed to another species present. Given the size of the nectophore (14 mm), there is little likelihood that it belongs to a young colony that has not yet developed its posterior nectophore. The systematic characters given by Alvariño for the anterior nectophore of *S. brintoni* appear to us to be insufficient to distinguish these nectophores, without lateral teeth, from *S. quadrivalvis* (bidentate replacement bell NA<sub>3</sub> with only two dorsal teeth, and the basal lamella mitten-shaped).

A knowledge of the posterior nectophores associated with the nectophore described by Alvariño, if they exist, and a detailed comparison of the anterior nectophores with the NA<sub>3</sub> of *S. quadrivalvis* would enable us to establish the status of *S. brintoni*, or place it as a synonym of *S. quadrivalvis*.

**Table III**

*Differential morphological characters of the posterior nectophores of species of the genus Sulculeolaria*

Descriptive characters				
Species	Ostial teeth	Basal plate, divided or not	Depth of basal groove	Protuberances on basal lamella
<i>S. chuni</i> – NP1 and NP2	Absent	Yes	Slightly deep (1/3 height of basal plate)	Absent
<i>S. turgida</i> – NP1 and NP2	Absent	No. Entire edge rounded	None	Absent
<i>S. quadrivalvis</i> – NP1	2 dorsal, 2 lateral; all well developed	Yes	Deep; $\frac{3}{4}$	2
<i>S. quadrivalvis</i> – NP2	2 dorsal; 2 reduced lateral	Yes	Average; $\frac{1}{2}$	2, reduced.
<i>S. quadrivalvis</i> – NP3	2 reduced dorsal; 2 lateral absent or very reduced	Yes	Average; $\frac{1}{2}$	Absent (or very reduced)
<i>S. biloba</i> – NP	Absent	Yes	Average, $\frac{1}{2}$	Absent
<i>S. monoica</i> – NP	3 dorsal; 2 lateral	No; complete (edge almost straight)	Slightly emarginated	2
<i>S. pacifica</i> – NP	Absent	Yes	Slightly deep; $\frac{1}{3}$	1 mesogloal valve on left lobe
<i>S. bigelowi</i> <i>S. brintoni</i>	Posterior Nectophore Unknown.			

**Key for the determination of the anterior nectophores  
of species of the genus *Sulculeolaria*.**

- |  |   |
|--|---|
| 1. Ostial teeth present  | 2   |
| Ostial teeth absent  | 3   |
| 2. 5 ostial teeth (3 dorsal, 2 lateral)                        | <i>S. monoica</i>                         |
| 4 equal ostial teeth (2 dorsal, 2 lateral)                     | <i>S. quadrivalvis</i> (NA <sub>1</sub> ) |
| 4 unequal ostial teeth (2 dorsal and 2 reduced lateral)        | <i>S. quadrivalvis</i> (NA <sub>2</sub> ) |
| 2 ostial teeth ( 2 dorsal only)                                | <i>S. quadrivalvis</i> (NA <sub>3</sub> ) |
| 3. Transverse commissures absent                               | 4   |
| Transverse commissures present                                 | 5   |
| 4. Somatocyst long (= 3/5 height of nectophore)                | <i>S. chuni</i> (NA <sub>1</sub> )        |
| Somatocyst miniscule (= 1/20 height of nectophore)             | <i>S. turgida</i> (NA <sub>1</sub> )      |
| Somatocyst miniscule and ventral canal bifid (?)               | <i>S. bigelowi</i> ?                      |
| 5. A protuberance or mesogloeal valve on the left basal lobe   | <i>S. pacifica</i>                        |
| Protuberances absent on basal lobes                            | 6   |
| 6. Somatocyst (= 2/5 height of nectophore)                     | <i>S. chuni</i> (NA <sub>2</sub> )        |
| Somatocyst short and ovoid (1/6 height of nectophore)          | <i>S. biloba</i>                          |
| Somatocyst miniscule ovoid or fine (1/20 height of nectophore) | <i>S. turgida</i> (NA <sub>2</sub> )      |

**Key for the determination of the posterior nectophores  
of species of the genus *Sulculeolaria*.**

- |  |  |
|--|--|
| 1. Ostial teeth present (with protuberances on the basal lobes)          | 2  |
| Ostial teeth absent  | 3  |
| 2. 4 equal ostial teeth (2 dorsal and 2 lateral well developed)          | <i>S. quadrivalvis</i> (NP <sub>1</sub> )              |
| 4 unequal ostial teeth (2 normal dorsal and 2 laterals slightly reduced) | <i>S. quadrivalvis</i> (NP <sub>2</sub> )              |
| 5 ostial teeth ( 3 dorsal and 2 lateral)                                 | <i>S. monoica</i>                                      |
| 3. Basal lamella entire, rounded   | <i>S. turgida</i> (NP <sub>1</sub> , NP <sub>2</sub> ) |
| Basal lamella divided by a groove  | 4  |
| 4. Protuberance or mesogloeal valve on left basal lobe                   | <i>S. pacifica</i>                                     |
| Protuberance absent  | 5  |
| 5. Groove = 1/3 height of basal lamella                                  | <i>S. chuni</i> (NP <sub>1</sub> , NP <sub>2</sub> )   |
| Groove = 1/2 height of basal lamella                                     | <i>S. biloba</i>                                       |

**NEW DIAGNOSIS OF THE GENUS *SULCULEOLARIA* BLAINVILLE.**

The colonies are of a fairly large size, with the stolon extending up to 1 m. Two nectophores, anterior and posterior, of almost equal size (1/2 to 2 cm), are caducous and replaceable. The species are monoecious, sometimes protandrous, with direct liberation of the gonophores, without passing through a eudoxid stage.

*Anterior Nectophore.*

Differentiated before the detachment of the larval nectophore, as in most diphyids. Conical with rounded apex, oval in cross section, without distinctive longitudinal ridges. Basal lamella divided into two, more or less elongated, lobes by an indentation that reaches to the ostial level. Basal facet oblique (at 45° with respect to the umbrella opening), without hydroecial cavity. Nectosac narrower in the lower part, with longitudinal ridges. Canals either without transverse commissures, as typical amongst the diphyids, or with them, according to the species or to the stage of the nectophore of a particular species. Ostial opening with or without teeth, according to the species.

*Posterior nectophore.*

Proximal part obliquely truncated. Basal lamella more or less elongated, divided or not into two lobes by a more or less deep indentation that does not reach the umbrella border. Hydroecium a more or less deep gutter, never enclosed. Lateral canals forming a very pronounced S before reaching the apex. Ostial opening with or without teeth according to the species.

*Cormidia.*

Foliaceous bracts, rolled into a cone with at least two marginal teeth. Phyllocyst very fine, arched and situated in the apical third of the bract.

*ECOLOGICAL DATA.*

*S. quadrivalvis*, *S. chuni* and *S. turgida* have been found in the three great oceans, Atlantic, Pacific and Indian, and in the Mediterranean Sea. Nonetheless the number of specimens caught is always very small, sometimes only one and rarely several. It is difficult in these conditions to work out the essential facts about their horizontal, vertical and seasonal distributions, and to determine their ecological affinities.

In the Mediterranean, Bigelow and Sears (1937) found *S. quadrivalvis* and *S. turgida* (= *G. australis*) frequently at near-surface depths of less than 50 m. The distribution of *S. turgida* in the two basins is quite homogeneous, while *S. quadrivalvis* is more often found in the western basin, which suggested to these authors that it resulted from a possible immigration from the Atlantic. In the Gulf of Marseille, Patrì (1964) collected *S. chuni* at the surface throughout the year, with a maximum abundance from September to the beginning of December, while *S. quadrivalvis* was present only from October to December.

In the Pacific, Alvarino (1971) found that the distribution of *S. quadrivalvis* was limited by the 8°C isotherm at 200 m, in the northern hemisphere, and by the 10°C isotherm in the southern one; while *S. turgida* and *S. chuni* were limited by the 9°C isotherm at 200 m in the region off California.

In the Atlantic, according to Pugh (1974), the three species generally appear as epipelagic forms.

Casanova (1972, 1977) gave a schematic for the vertical distribution of siphonophores in the Atlanto-Mediterranean province, and also considered these three species to be essentially superficial ones, not collected, except by accident, at depths greater than 300 m. *S. quadrivalvis* and *S. turgida* were much rarer in the catches than *S. chuni*.

At Villefranche-sur-Mer, the large mature colonies that have been used for culture were collected at the surface in the Rade, principally in April-May and in November.

*S. quadrivalvis* and *S. chuni* have been found in small numbers between 50 m and the surface, in irregular catches carried out at different depths at two coastal positions. A. (horizontal hauls at various depths between 0 and 600 m); and B. (vertical hauls between 0 and 75 m), from March to the end of November. There were two maxima, in April-May and October-November, corresponding to the two maxima in zooplankton biomass, and to waters whose temperature is never less than 14°C (Bougis and Carré, 1960). At these places, *S. turgida* is rare and was collected between May and July.

In the Nice to Calvi region of the Ligurian Sea, in some horizontal hauls to depths as deep as 400 m., we have found the three species from June to September in the top 50 m for the coastal stations, and exceptionally as deep as 100 or 200 m.

It is interesting to note here, the presence of these three species in the collections of the 3rd cruise of the "Ct-Robert Giraud" to the north-west Indian Ocean; a little known regions with regard to siphonophores. Amongst the 29 species of siphonophores

collected, *S. chuni*, *S. turgida* and *S. quadrivalvis* were not the rarest but ranked 17th, 20th and 21st in order of frequency of collection (Carré, in preparation). *S. quadrivalvis*, the rarest of the three, is found only in the north-west Arabian Sea and in the Gulf of Oman. *S. chuni* and *S. turgida* are more widely distributed, and present at all times in the north-east and south-west Arabian Sea, in the Gulf of Aden, but more rarely in the Gulf of Oman. It should be noted that we have not found the three *Sulculeolaria* species in the Persian Gulf as, together with the majority of siphonophore species, they seem unable to live in the colder, more saline (39-41 psu) waters found there (Leveau and Szekiolda, 1968).

One must then conclude, in accord with earlier data, that *S. quadrivalvis*, *S. chuni* and *S. turgida* are epipelagic species, widely distributed throughout the tropical and subtropical zones, and showing a preference, in certain areas, for warmer waters.

### CONCLUSIONS

The work, as well as being a systematic revision to which it is unnecessary to return, shows that the nectophores of the Sulculeolariinae can be replaced and that the successive nectophores possess different morphological characters. The possibility for the replacement of nectophores in the siphonophores seems to lie directly with the biology of the species, and we have observed that the Sulculeolariinae support the hypothesis by which the species with stolons of a great length and a long reproductive cycle always can bud off new nectophores (C. Carré, in preparation).

It seems that the morphological transformations observed in the bracts of successive stages may be of a different nature in *Sulculeolaria chuni* and *S. turgida*, than in *S. quadrivalvis*. In *S. chuni* and *S. turgida* the transverse commissures that appear in the NA<sub>2</sub> are a character specific to that stage. We have shown that, in these two species, the nectophores NA<sub>1</sub>, NA<sub>2</sub> ... and NP<sub>1</sub>, NP<sub>2</sub> belong correctly to these two species, and are not aberrant or juvenile nectophores of different species, or geographical varieties. We consider that the variations in the morphological characters of these nectophores have a genetic nature, and that ecological conditions might, perhaps, accelerate or retard their appearance, without affecting their nature or their amplitude.

In *Sulculeolaria quadrivalvis* the modifications found in culture have also been observed *in situ*. Nevertheless, it does not suggest the appearance of truly new characters, but rather the regression of the existing characters, with all possible intermediate stages, as we have found for the ostial teeth. In the laboratory, the amplitude of these changes is directly related to the culture conditions. In the sea, it is probable that they are induced by age or by unfavourable ecological conditions.

### REFERENCES

- Alvariño, A. 1968. Two new Calycophorae, Siphonophorae. *Pacific Science*, **22**, 340-346.
- Bigelow, H.B. 1911b. The Siphonophorae. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology, at Harvard College* **38**, 173-402.
- Bigelow, H.B. 1931. Siphonophorae of the 'Arcturus' Oceanographic Expedition. *Zoologica, New York* **8**, 525-592.
- Bigelow, H.B. & Sears, M. 1937. Siphonophorae. *Report on the Danish Oceanographic Expeditions 1908-1910 to the Mediterranean and adjacent Seas* **11** (Biology), H. 2, 1-144.
- Blainville, H.M.D. de 1830. Zoophytes. *Dictionnaire des Sciences Naturelles*, **60**, 1-548, 68 pls.
- Blainville, H.M. de 1835. Manuel d'actinologie ou de zoophytologie, **1**, 1-694. Paris, 100 pl.

- Browne, E.T. 1926. Siphonophorae from the Indian Ocean. *Transactions of the Linnaean Society of London*, **19**, 55-86.
- Candeias, A. 1929. Note sur quelques Siphonophores Calycophores de Madère. *Bull. Soc. Portuguese des Sci. Nat.* **10**, 269-284.
- Carré, D. 1975. Contribution à l'étude des Siphonophores: Embryologie, Cnidogenèse. Supports morphologiques de l'intégration. *Thèse, Univ. P. et M. Curie*
- Casanova, J-P. 1972. Distribution verticale des siphonophores sur une station proche du Grand Banc Meteor. *Conseil international pour l'Exploration de la Mer. Comité du Plancton* **CM1972/L: 9**, 5pp.
- Casanova, J.-P. 1977. La faune pélagique profonde (zooplankton et micronekton) de la Province Atlanto-Méditerranée. Aspects taxonomique, biologique et zoogéographique. Thesis.
- Gegenbaur, C. 1854. Ueber *Diphyes turgida* n. sp., nebst Bemerkungen über Schwimmpolypen. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie*, **5**, 442-454 + 1 pl.
- Lens, A.D. & van Riemsdijk, T. 1908. The Siphonophora of the Siboga Expedition. *Siboga-Expeditie (Siboga Expedition)* **9**, 1-130.
- Leveau, M. & Szekiela, K.H. 1968. Situation hydrologique et distribution du zooplankton dans le nord-ouest de la mer l'Arabie. *Sarsia* **34**, 285-298.
- Lochmann, L. 1914. Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie* **108**, 258-289, 1 pl.
- Moser, F. 1925. Die Siphonophoren der Deutschen Südpolar-Expedition, 1901-03. *Deutsche Südpolar-Expedition* **17** (zool 9), 1-541.
- Pugh, P.R. 1974. The vertical distribution of the siphonophores collected during the SOND Cruise, 1965. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **54**, 25-90.
- Quoy, J.R.C. & Gaimard, J.P. (1833) 1834. *Voyage de découvertes de l'Astrolabe exécuté par order du Roi, pendant les années 1826-1827-1828-1829, sous le commandement de M.J. Dumont D'Urville*. *Zoologie* **IV**, 1-390. *Atlas Zoologie*, **II**, Zoophytes, 26 pls.
- Sars, M. 1846. *Fauna Littoralis Norvegiae*, **1**, 94 pp. + 10 pls.
- Sears, M. 1950. Notes on siphonophores. 1. Siphonophores from the Marshall Islands. *Journal of Marine Research* **9**, 1-16.
- Stechow, E. 1921. Neue Genera und Species von Hydrozoen und andere Evertebraten. *Arch. Naturgesch.* **A 87**(3), 248-265.
- 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. 1973. Revision of the subfamily Galettinae (Diphyidae, Siphonophora). *Zoologicheskii Zhurnal* **52**, 649-658.
- Totton, A.K. 1932. Siphonophora. *Scientific Reports. Great Barrier Reef Expedition 1928-1929* **4**, 317-374.
- Totton, A.K. 1954. Siphonophora of the Indian Ocean together with systematic and biological notes on related specimens from other oceans. *Discovery Reports* **27**, 1-162.
- Totton, A.K. 1965. *A Synopsis of the Siphonophora*. London: British Museum (Natural History).
- Vogt, C. 1851. Klasse de Röhrenquallen (Siphonophora). *Zoologische Briefe* **1**, 188-141.
- Vogt, C. 1854. Recherches sur les animaux inférieurs de la méditerranée. I. Mémoire sur les Siphonophores de la Mer de Nice. *Mémoires de l'Institut National Genevois* **1**, 1-165 + 21 plates.