

УДК 593.721

© 1994 г. Р. Я. МАРГУЛИС

**РЕВИЗИЯ РОДА *ROSACEA* (Cnidaria, SIPHONOPHORA,
CALYCOPHORAE, PRAYIDAE, PRAYINAE)**

Проведена ревизия рода *Rosacea*. Род включает три вида: *R. plicata* Quoy et Gaimard, 1827; *R. villafrancae* C. Carre, 1968 и *R. haematogaster* (Pugh, 1992). Роду *Rosacea* sensu Bigelowi дано название *Neorosacea* и в его состав включены виды: *N. bigelowi* Margulies, 1994; *B. cymbiformis* (delle Chiaje, 1843); *N. flaccida* (Biggs, Pugh, Carre, 1978); *N. repanda* (Pugh, Youngbluth, 1988); *N. limbata* (Pugh, Youngbluth, 1988). Приведены ключи для определения видов по нектофорам и брактам, описания и рисунки *R. plicata*, *N. bigelowi* и *N. cymbiformis* и данные о географическом распространении этих видов.

Сложная номенклатура подсемейства *Prayinae* неоднократно рассматривалась систематиками с конца прошлого века и до нашего времени (Schneider, 1898; Chun, 1898; Bigelow, 1911a; Totton, 1964, 1965; Biggs et al., 1978; Pugh, Harbison, 1987; Pugh, Youngbluth, 1988). Однако не все утверждения авторов представляются достаточно убедительными, что заставляет еще раз обратиться к вопросам номенклатуры, в первую очередь рода *Rosacea* Quoy et Gaimard, 1827, поскольку она наиболее запутана.

Прежде чем перейти к обсуждению материала, следует остановиться на терминологии, которую принимают разные авторы при описании родов и видов *Prayinae*.

В дефинитивной колонии *Prayinae* имеются два нектофора (за исключением рода *Stephanophyes* с четырьмя нектофорами), которые неодинаково называются авторами в разных работах. Для удобства эти сведения приведены в таблице.

Я принимаю терминологию последнего автора и называю старший нектофор *N₁* и младший *N₂*.

Соматоцист у *Prayinae* имеет, как правило, форму узкой трубки, более или менее уплощенной. Весь соматоцист либо часть его лежит поверхностью вдоль дорсальной стенки гидроциума. Эта часть соматоциста может давать более или менее длинные латеральные или дорсальные ветви, внедряющиеся в мезоглею нектофора. От соматоциста отходит педикулярный канал, соединяющий его с каналами нектосака. Бигелоу и Сирс (Bigelow, Sears, 1937) педикулярным каналом называют канал, соединяющий соматоцист со стволов колонии. Вероятно, следует признать, что имеются два педикулярных канала — один между соматоцистом и каналами нектосака и другой — между соматоцистом и стволов колонии. Второй канал редко сохраняется у фиксированных особей, особенно в случае распадения колонии. Педикулярный канал, идущий к нектосаку, может соединяться с соматоцистом в его проксимальной части, так что имеется только восходящая часть соматоциста, идущая от места соединения к вершине нектофора. Если педикулярный канал соединяется с соматоцистом в его центральной части, то следует различать восходящую часть соматоциста, направленную к вершине нектофора, и его нисходящую часть, направленную к основанию нектофора. Я думаю, что следует принять терминологию Степаньянц (1967), которая называет части соматоциста восходящими и нисходящими стволами, а ветвями следует называть только отходящие от стволов образования, а не центральную часть стволов, как это делают многие авторы (Bigelow, 1911, 1911a; Totton, 1965 и др.). Пью и

Обозначения дефинитивных нектофоров у видов подсемейства

Автор	Старший нектофор	Младший нектофор
Bigelow, 1911a	<i>N. P</i>	<i>N. A</i>
Bigelow, Sears, 1937	Inferior (older)	Superior (younger)
Totton, 1965	<i>N₂</i>	<i>N₁</i>
Степаньянц, 1967	Дистальный	Апикальный
Moser, 1924	<i>N₁</i>	<i>N₂</i>

Харбисон (Pugh, Harbison, 1987) принимают за восходящую ветвь соматоциста только ту его часть, которая внедряется в мезоглею.

В предлагаемой работе я принимаю следующую терминологию: соматоцист состоит из основного ствола, который может быть разделен на восходящую и нисходящую части по отношению к месту прикрепления педикулярного канала, соединяющего его с каналами нектосака. От основной части ствола соматоциста могут отходить ветви, простые или ветвящиеся в свою очередь.

Каналы филлоциста в брактах *Grayinae* я называю так же, как Пью (Pugh, 1992b): дорсальный, вентральный, продольные правый и левый и гидроциальные правый и левый. (Для определения правой и левой сторон бракты ее следует расположить так, чтобыентральный канал был направлен вперед от наблюдателя.) Следовательно, лопасти, обозначенные в работах Тоттона (Totton, 1954, 1965) как правые, следует считать левыми, а левые — правыми.

Род *Rosacea* с двумя видами *R. ceutensis* и *R. plicata* был описан (Quoy, Gaimard, 1827) из Средиземного моря по нектофорам. Диагноз рода: «Тело свободное, желатиновое, очень мягкое, прозрачное, почти округлое, с единственным отверстием на одном из полюсов, связанным с вдавлением, в которое погружены яичники и гастrozоиды». В описании *R. ceutensis* к этому добавлено, что «...имеется коническая полость, проникающая внутрь животного и связанная узким каналом с внешним углублением, в котором лежат гастrozоиды и яичники... Отверстия полости округлые, помещаются между четырьмя вздутиями, которые придают ему облик розы...». *R. plicata* имеет округлую почковидную форму и мягкую желатиновую консистенцию. «На одном из полюсов имеется большое неглубокое отверстие, складчатое по краям, от середины которого отходит узкий канал, идущий и оканчивающийся около противоположного полюса в окружной полости на нижней поверхности животного». Авторы сомневаются, что оба вида относятся к одному роду и после описания *R. plicata* отмечают: «В ожидании того, что далее будет лучше изучено животное, найденное пока в одном экземпляре, мы помещаем его в род *Rosacea*. Следует ожидать, что оно образует отдельный род». Однако они не называют признаки, по которым виды отличаются друг от друга.

Приведенный диагноз рода *Rosacea* не содержит признаков, которые позволили бы сравнить его с другими родами *Grayinae*. По описанию и рисунку *R. ceutensis* коническую полость можно рассматривать как нектосак, внешнее углубление, в котором лежат гастrozоиды и яичники, — как гидроциальную полость, а канал, соединяющий вершину нектосака и гидроциальную полость, — как педикулярный канал. Отсутствует описание соматоциста и радиальных каналов нектосака. Никогда более не находили и не изображали сифонофору с такими признаками, как у *R. ceutensis*, в частности с четырьмя мезоглеальными валиками вокруг стиального отверстия нектосака и с таким узким нектосаком. *R. ceutensis* некоторые авторы сводили в синоним *R. plicata* (Bigelow, 1911, 1991a; Степаньянц, 1967), с чем трудно согласиться, поскольку у первого вида отсутствует соматоцист, а у второго нет характерных мезоглеальных валиков, и, кроме того, сами авторы первоописания различали их не только как разные виды, но и как возможных представителей разных родов. Мозер (Moser, 1924) отрицает возможность существования такого вида, а Вигслу и Сирс (Bigelow, Sears, 1937) считают его сомнительным. Я согласна с этими авторами.

В описании другого вида, *R. plicata*, имеются два четких признака: небольшой нектосак, занимающий примерно 1/7 высоты нектофора (по рисунку авторов), и соматоцист, состоящий только из восходящего ствола и оканчивающийся округлым расширением на небольшом расстоянии от верхнего края нектофора. Описание и изображение гидроциальной полости и радиальных каналов нектосака отсутствуют.

Сифонофоры, нектофоры, которые имели соматоцист такого строения, как у *R. plicata* Quoy et Gaimard, относили позже к *Diphyes braiae* — Vogt, 1851; *Praya diphyses* — Kolliker, 1853; Vogt, 1854; Fewkes, 1880; *Praya filiformis* (Delle Chiaje) — Kefferstein, Ehlers, 1881; *Desmophyes annectens* — Haackel, 1988. Лишь в начале нашего века сначала Бигелоу (Bigelow, 1911), а затем Кавамура (Kawamura, 1915) называют колонии с нектофорами, имеющими такой соматоцист *R. plicata*.

Фогт (Vogt, 1851) опубликовал рисунок колонии с двумя супротивно расположеннымми нектофорами и участком ствола с почками и четырьмя кормидиями и рисунок кормидия. По рисунку можно сделать описание: нектофоры овальной формы, высота в 2,5 раза больше ширины, нектосак занимает немного более 1/3 высоты, соматоцист представлен восходящим стволом с округлым расширением на верхнем конце, расположенным в мезоглее. Кормидий состоит из шлемовидной кроющей пластинки и одного колокола, внутри которого нет гонад. Из каналов филлоциста изображен лишь один в виде пузырька. Описание колонии очень схематично, никакие детали по сравнению с рисунками не добавлены. Отмечено только, что «половые клетки предположительно сидят напротив гастrozоида». Нет указания на то, что под названием *Diphyes braiae* описывается новый вид либо вид, описаный другим автором.

Кёлликер (Kolliker, 1853) приводит описание колонии под названием *Praya diphyses* Less. (без указания года), считая, что эта колония соответствует *D. braiae* Vogt, 1851. Бигелоу (Bigelow, 1911) в синонимии *Rosacea plicata* Quoy et Gaimard указывает, что описание Кёлликера не соответствует описанию Лессо (Lesson, 1843 по: Bigelow, 1911). По описанию и рисункам Кёлликера строение нектофора и бракты *P. diphyses* сходно с таковым *D. braiae*. Радиальные каналы нектосака не изображены, но сказано, что имеются четыре крестообразно расположенных канала. Указано, что филлоцист состоит из четырех каналов: двух средних, двух боковых и одного пузыревидного, но на рисунке изображено шесть каналов, кроме названных — еще канал, который следует рассматривать какentralный. В каждом кормидии есть специальный колокол. Гонофоры не описаны.

В работе 1854 г. Фогт (Vogt, 1854) подобную колонию описывает так же, как Кёлликер, под названием *Praya diphyses*, но автором вида считает Бляйнвилля (Blainville, 1834). В этой работе Фогт дает более полное описание колонии, чем в 1851 г. Строение нектофора идентично предыдущему описанию и рисункам. Отмечается наличие плавательного колокола с четырьмя прямыми каналами, полость которого не занята субстанцией. У филлоциста обозначены только пять каналов, каждый из которых оканчивается расширением. Пятый канал начинается большим грушевидным пространством. Подробно описаны строение и развитие мужских и женских гонад, но не гонофоров. Лишь сказано, что позже они (гонады) принимают «медузарную» форму.

Кефферстейн и Элерс (Kefferstein, Ehlers, 1861) относят подобный вид к *Praya filiformis* delle Chiaje, 1829. Это сомнительно, поскольку *P. filiformis* невозможно идентифицировать с известными *Prayaiae* из-за отсутствия описания и изображения соматоциста и радиальных каналов нектосака у делле Чайе. По строению нектофора, соматоциста и специального колокола *P. filiformis* Kefferstein, Ehlers похожа на *P. diphyses* в смысле Кёлликера и Фогта.

Позже Шнейдер (Schneider, 1898) свел *P. diphyses* из рассмотренных выше работ Фогта и Кёлликера в синонимы *Rosacea plicata* Quoy, Gaimard. Затем Бигелоу (Bigelow, 1911) дополнил синонимию этого вида, введя в него *Diphyes braiae* Vogt, 1851 и *Praya filiformis* (delle Chiaje) Kefferstein, Ehlers, 1861.

В 1988 г. были описаны род *Desmophyes* и вид *D. annectens* (Haeckel, 1888), который от *R. plicata* отличается наличием шести нектофоров в колонии. Строение других зооидов колонии сходно с описанными и изображенными в работах Фогта, Келлика, Кавамуры. Тоттон (Totton, 1965) считает, что *P. diphyses* и *P. filiformis* из рассмотренных выше работ — синонимы *D. annectens*, но не включает в эту синонимию *R. plicata* Quoy, Gaimard. Бигс с соавторами (Biggs et al., 1978) высказывает предположение, что два последних вида: *R. plicata* и *D. annectens* — синонимы.

Пью и Харбисон (Pugh, Harbison, 1987) обследовали колонии синофор, собранные с погружающихся аппаратов в Атлантическом океане, и определили их как *D. annectens* Haeckel. При этом они не нашли ни одной колонии, у которой было бы более двух нектофоров одновременно, и не нашли ни в одном кормидии специального нектофора (асексуального). На этом основании они считают, что Геккель ошибся при описании, указав для *D. annectens* шесть нектофоров в колонии и специальный нектофор в кормидии.

Благодаря любезности Филиппа Пью я имела возможность ознакомиться со строением зооидов двух колоний из сборов в Атлантическом океане, определенных как *D. annectens* в вышеназванной статье. Хотя нектофоры не идеальной сохранности, но видно, что некtosак занимает не более 1/3 высоты нектофора, каналы некtosaka прямые, соматоцист, состоящий только из восходящего ствола, имеет на апикальном конце шаровидное расширение в мезоглее, размеры которого варьируют у разных нектофоров. Филлоцист состоит из шести каналов, основание одного из которых пузыревидное. Тентиллы сходны с изображенными Кёлликером. Основные признаки этой колонии те же, что у *R. plicata* из других описаний, приведенных ранее. Главное отличие состоит в отсутствии специального нектофора. Пью и Харбисон предполагают, что Геккель видел у *Desmophyes* не специальный нектофор, а старый гонофор с утраченным спадиком. Как пример возможности такой ошибки авторы приводят случай, когда Бигелоу описывал наличие специального нектофора у *Praya cymbiformis*, а затем оказалось, что это были старые гонофоры без спадикса (Bigelow, 1911a; Bigelow, Sears, 1937). Однако этот нектофор у *Desmophyes* имеет короткие щупальца и глазки по описанию Геккеля, чего нет у гонофоров. Также, вероятно, нет причины сомневаться, что у *R. plicata* есть специальный нектофор, как это показывают Фогт, Кёлликер и Кавамура. В одной из работ Фогт (Vogt, 1854) описывает строение такого нектофора в колонии с несформировавшимися гонофорами и указывает, что сокращения такого нектофора приводят в движение кормидии колонии.

Сравнение всех зооидов *D. annectens* с зооидами *R. plicata* показывает их полное сходство, кроме специального нектофора, даже строение тентилл практически идентично. Остиальный край у *D. annectens* по описанию Геккеля несет глазки и щупальца. Остиальный край *R. plicata*, по описанию Фогта, не имеет ни глазков, ни щупалец, по описанию Кавамуры, на этом крае есть четыре глазка. Возможно, эти отличия в описаниях связаны с тем, что глазки и щупальца видны только на живых зооидах и при тщательном исследовании, поскольку край нектофора часто бывает ввернут внутрь некtosaka. Главным отличием *D. annectens* от *R. plicata* остается наличие шести нектофоров у первого вида, однако в описании Геккель не указывает, что им была выловлена одна колония с шестью нектофорами. Можно предположить, что в материале находились разрозненные нектофоры, которые автор считал принадлежащими одной колонии. Принимая это допущение, я считаю возможным согласиться с Бигсом и соавторами, что *Desmophyes annectens* Haeckel является конспецифичным *Rosacea plicata* Quoy, Gaimard. Имея в виду, что известно значительное число колоний, лишенных специального нектофора (Pugh, Harbison, 1987), можно предположить, что существуют два подвида *R. plicata*, однако у меня недостаточно материала для описания подвидов.

В уже упомянутой работе Пью и Харбисон помещают *Rosacea villafrancae* C. Carte, 1969 в род *Desmophyes*, поскольку нектофор этого вида имеет лишь

восходящий ствол соматоциста, апикальный конец которого входит в мезоглосю и прямые радиальные каналы нектофака. Колония имеет два нектофора. Эти признаки соответствуют роду *Rosacea* Quoy et Gaimard, где и следует оставить этот вид. Позже Пью описал вид *Desmophyes haematogaster* Pugh, 1992 (Pugh, 1992). Как уже было сказано выше, я думаю, что *Desmophyes* в понимании Пью и Харбисона соответствует *Rosacea* Quoy et Gaimard, следовательно, Пью описал вид *Rosacea haematogaster* (Pugh, 1992).

Вслед за работой о сифонофорах Бискайского залива, в которой Бигелоу (Bigelow, 1911) упоминает *R. plicata*, было опубликовано его исследование сифонофор Пацифики, в котором он также называет колонии *R. plicata* из восточной Пацифики, хотя отмечает, что они отличаются от ранее выловленных им в Бискайском заливе отсутствием терминального расширения восходящего ствола соматоциста. Тем не менее автор рассматривает это отличие как внутривидовую вариацию. Однако различия между *R. plicata* Quoy et Gaimard и видом из Пацифики не ограничены отсутствием указанного расширения на апикальном конце соматоциста. Вид из Пацифики имеет нисходящий ствол соматоциста, идущий от педикулярного канала к базальной части нектофора, которого нет у *R. plicata*. Кроме того, у вида из Пацифики радиальные латеральные каналы нектофака пестлевидные, а у *R. plicata* они прямые. Это достаточно серьезные различия, позволяющие думать, что вид из Пацифики принадлежит к другому роду, а не к *Rosacea*.

По-видимому, Тоттон (Totton, 1965) первым обратил внимание на то, что вид Бигелоу из Пацифики не идентичен *R. plicata* Quoy, Gaimard из Средиземного моря, но поскольку название *R. plicata* употреблялось исследователями для обозначения вида в понимании Бигелоу более 50 лет, Тоттон предложил оставить его именно для этого рода и вида: *Rosacea sensu* Bigelow, 1911 и *R. plicata sensu* Bigelow 1911. С Тоттоном согласились и другие исследователи (Biggs et al., 1978; Pugh, Harbison, 1987), не обсуждая при этом вопрос о положении в системе рода *Rosacea* Quoy, Gaimard. Следует также иметь в виду, что некоторые авторы, употребляя название *R. plicata sensu* Bigelow, во-первых, не указывают «*sensu* Bigelow», а во-вторых, приводят синонимию, относящуюся к *R. plicata* Quoy, Gaimard (Bigelow, Sears, 1937; Totton, 1965; Степаньянц, 1967).

Таким образом, роду, описанному Бигелоу из Пацифики, следует дать другое название. Я предлагаю назвать этот род *Neorosacea* gen. n.

В настоящее время род *Rosacea* Quoy, Gaimard включает три вида: *R. plicata* Quoy, Gaimard, *R. villafrancae* C. Carré и *R. haematogaster* (Pugh).

Rosacea Quoy et Gaimard, 1827

Синонимия: Vogt, 1851 : 140 (*Diphyes*); Kölliker, 1853 : 33 (*Praya*); Vogt, 1854 : 99 (*Praya*); Kesselerstein, Ehlers, 1861 : 20 (*Praya*). Non *Rosacea* Bigelow, 1911a : 201; nec Bigelow, Sears, 1937 : 11; Totton, 1965 : 89; Степаньянц 1965 : 145.

Prayidae с двумя супротивно сидящими нектофорами. Нектофор цилиндрический, без ребер и углов. Нектофак занимает не более 1/3 высоты нектофора. Радиальные каналы нектофака прямые. Соматоцист представлен восходящим стволом, лежащим вдоль дорсальной стенки гидроциума, апикальный конец его внедряется в мезоглосю. Филлоцист состоит из шести каналов.

Типовой вид: *Rosacea plicata* Quoy et Gaimard.

Ключ для определения видов рода *Rosacea* по нектофорам

- 1(4) Оба нектофора одинаковых или почти одинаковых размеров и овальной формы.
 - 2(3) Апикальный конец соматоциста внедряется в мезоглосю более чем на 1 мм и оканчивается шаровидным или каплевидным расширением *plicata*
 - 3(2) Апикальный конец соматоциста внедряется в мезоглосю не более чем на 1 мм и не имеет расширения на конце *haematogaster*
- 4(1) N_2 значительно меньше, чем N_1 , и почти шаровидной формы . *villafrancae*

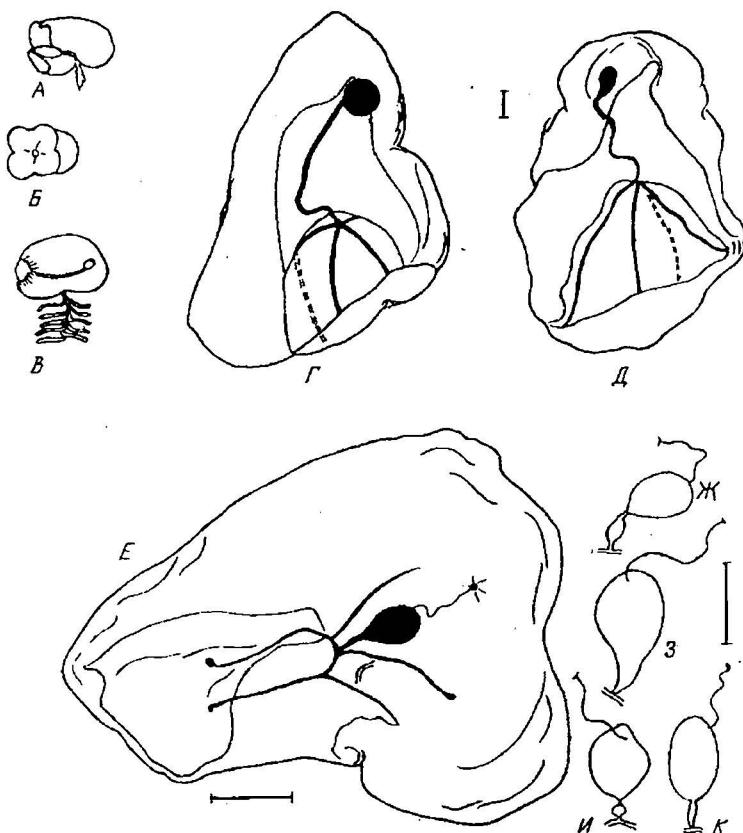


Рис. 1. Зооиды *Rosacea cestensis* (A, Б) и *R. plicata* (В — К): А — Д — нектофоры, Е — бракта, Ж — К — вариации строения дорсального канала филлоциста [А — В из Quoy et Gaimard, 1827, Г — К из южной части Тихого океана (ориг.)]. Масштаб 1 мм.

Ключ для определения видов рода *Rosacea* по кроющим пластинкам (брактам)

- 1(4) Бракта шлемовидная, сжата с боков, гидроциальная полость обычно глубокая.
- 2(3) Дорсальный канал филлоциста состоит из двух частей: базальной, образующей большое расширение овальной или каплевидной формы, и дистальной, имеющей вид очень тонкого канала *plicata*
- 3(2) Дорсальный канал филлоциста не состоит из двух частей, трубковидный по всей длине *haematogaster*
- 4(1) Бракта имеет форму толстого щита, вогнутого снизу и не сжатого с боков. Гидроциальная полость неглубокая *villafrancae*

Rosacea plicata Quoy et Gaimard, 1827

(рис. 1, В — К; 2)

Синонимия: *Rosacea plicata* Quoy, Gaimard, 1827 : 177, pl. 4b, fig. 4; Kawamura, 1915 : 319, pl. 7, fig. 6—8; *Diphyes Brajae* Vogt, 1851 : 140, fig. 130, 131; *Praya diphyes* Vogt, 1854 : 99, pl. 16, 17; Kolliker, 1853 : 33, Taf. 9; Kefferstein et Ehlers, 1861 : 20. Non *Rosacea plicata* Bigelow, 1911a : 201, pl. 2, figs. 7—9; nec Bigelow, Sears, 1937 : 11, fig. 9—14; Totton, 1965 : 116, figs. 65—67; Степаньянц, 1967 : 145, рис. 91—93.

Предварительное замечание. Поскольку не представляется возможным ознакомиться с голотипом вида, а в нашей коллекции отсутствует достаточно полная колония, нет также подробного описания всех зооидов в какой-либо одной работе поименованных выше авторов, при описании вида

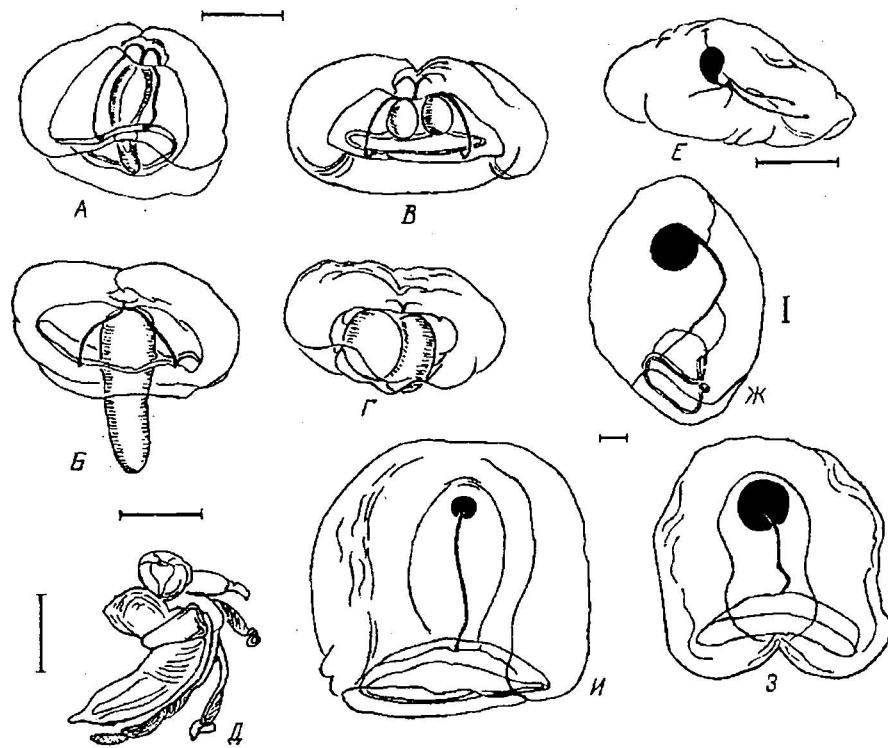


Рис. 2. Зоиды *Rosacea plicata* из Северной Атлантики: А, Б — мужские гонофоры; В, Г — женские гонофоры; Д — участок ствола с гастроцидом, тентицами и молодым гонофором; Е — бракта, Ж — И — нектофоры (Ж — вид сбоку, З, И — вид с вентральной стороны). Масштаб 1 мм

учитываются данные о строении зоидов из работ Quoy, Gaimard, 1827; Vogt, 1851, 1854; Kolliker, 1853; Kawamura, 1915.

Описание. Нектофор овальный или цилиндрический. Мезоглея слабая, кислолепидобная. Остиальное отверстие немного сдвинуто на дорсальную сторону. Гидроциум глубокий, занимает всю или почти всю вентральную сторону. Восходящий ствол соматоциста идет вдоль дорсальной стенки гидроциума и оканчивается шаровидным или яйцевидным расширением в мезогле на некотором расстоянии от вершины нектофора. Апикальный конец соматоциста может входить в мезоглею на глубину от $1/3$ до $1/2$ толщины нектофора. Нектосак сравнительно небольшой, занимает от $1/7$ до $1/3$ высоты нектофора. Радиальные каналы нектосака прямые. В месте соединения их с кольцевым каналом находятся красные глазки. Кормидий состоит из бракты (кроющей пластинки), гастроцида с арканчиком, специального нектофора и гонофоров. Бракта овальная, шлемовидная, обычно разделена на три лопасти: вентральную и две гидроциальные, но иногда между лопастями нет четких границ. Филлоцист состоит из шести каналов: двух гидроциальных, двух продольных, вентрального и дорсального. Базальная часть дорсального канала образует расширение каплевидной, овальной или круглой формы. Размеры расширения также значительно варьируют. От вершины расширения берет начало очень тонкий канал, который, изгибаясь, доходит до дорсальной поверхности бракты. Вентральный и дорсальный каналы соединяются с продольным каналом в его центральной части. Свободные концы всех каналов могут быть более или менее расширены. Специальный нектофор имеет коническую форму и большой нектосак с четырьмя прямыми радиальными каналами, оканчивающимися красными глазками. Гонофоры с довольно толстой мезоглеей. Субумбрелла с четырьмя прямыми радиальными каналами. Педику-

лярный (мантильный) канал разделяется на вершине на две ветви, разные или немного отличающиеся по длине. У зрелых мужских гонофоров спадик далеко выступает за пределы отверстия гонофора. У гастровида хорошо видны границы между хоботком (сравнительно коротким), желудочной и поджелудочной частями. Тентилла состоит из сравнительно длинной и широкой ножки, почти равного ей по длине кидосака и терминальной нити, которая может быть длиннее кидосака. Центральную часть кидосака занимают вертикально расположенные соматоциты. С одной стороны их огибают значительно более мелкие клетки, расположенные по крайней мере по два ряда. Соматоциты не определены. Терминальная нить оканчивается расширением.

З а м е ч а н и я. Неясно, где соединяются каналы нектосака с педикулярным каналом. Только Кавамура отмечает, что все радиальные каналы равной длины. В этом случае они должны соединяться с педикулярным каналом в одной точке на вершине нектосака. Размеры расширения на апикальном конце соматоциста могут различаться даже у нектофоров из одной колонии.

Сравнение брактов показывает, что длина каналов филлоциста, а также размеры и конфигурация расширения дорсального канала могут значительно варьировать. В нашем материале из лова на 45° ю. ш., 105°30' з. д. найдены бракты, у которых правый и левый продольный каналы чаще всего равной длины, иногда один из них вдвое длиннее другого. Обычно они не имеют расширения на концах в отличие от других каналов. Расширенная часть дорсального канала может соединяться с продольным каналом тонкой ножкой. Иногда эта ножка образует еще одно расширение, как правило, меньшего размера, чем основное расширение.

Ни в одной из названных ранее работ не описаны гонофоры. Фогт (Vogt, 1854) описывает строение и развитие почек мужских и женских гонад и предполагает, что позже они обретут медузарную форму. Кавамура (Kawamura, 1915) пишет, что гонофоры *R. plicata* сходны с таковыми *Praya cumbiformis*. Приведенное описание дано по материалам упомянутой выше пробы и по материалам из Атлантического океана, с которыми мне позволил ознакомиться Ф. Пью.

Р а с п р о с т р а н е н и с. Средиземное море, Бискайский залив, Северная часть Атлантического океана (26°41,2' с. ш., 79°02,9' з. д., 26°35,3' — 35,3' с. ш., 78°11,4' з. д., в районе Бермудских островов, на акватории, от экватора до 60° с. ш. и между 14° и 33° з. д., личное сообщение Ф. Пью), Японское море, южная часть Тихого океана.

Поскольку в наших коллекциях отсутствуют представители *R. villafrancae* и *R. haemogaster*, я не привожу здесь описания этих видов.

***Neorosacea* Margulis gen. n.**

Синонимия: *Rosacea*: Bigelow, 1911 : 201; Bigelow, Sears, 1937 : 11; Totton, 1932 : 328, 1954 : 88; 1965 : 116; Biggs et al., 1978 : 207; Pugh, Harbison, 1987 : 86; Pugh, Youngbluth, 1988 : 637; Степаньянц, 1967 : 145. Non *Rosacea* Quoy, Gaimard, 1827 : 177.

Prayidae с двумя нектофорами, расположенными супротивно, цилиндрической, овальной или бобовидной формы. Высота нектофора всегда больше ширины. На поверхности нектофора отсутствуют ребра или грани. Нектосак занимает не более 1/4 высоты нектофора. Соматоцит трубчатый, имеет восходящий и нисходящий стволы, может образовывать небольшие боковые веточки. Латеральные радиальные каналы нектосака петлевидные.

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з. От рода *Rosacea* Quoy, Gaimard отличается двумя четкими признаками: наличием нисходящего ствола соматоциста и петлевидной формой латеральных радиальных каналов. Апикальный конец восходящего ствола соматоциста у *Rosacea* всегда внедряется в мезоглею, а сам соматоцит никогда несет боковых веточек. У *Neorosacea* апикальный конец восходящего ствола соматоциста лишь иногда может вдаваться в мезоглею, а восходящий ствол соматоциста — боковые веточки.

Другой род *Prayinae*, имеющий цилиндрические нектофоры и петлевидные латеральные радиальные каналы нектосака,— *Craseoa* отличается наличием только восходящего ствола соматоциста. Род *Praya* имеет значительно разветвленный соматоцист и каналы нектосака.

Типовой вид: *Neorosacea bigelowi* sp. n.

Род *Neorosacea* включает пять видов: *N. bigelowi* sp. n., *N. cymbiformis* (delle Chiaje, 1822), *N. flaccida* (Biggs et al., 1978), *N. repanda* (Pugh, Youngbluth, 1988), *N. limbata* (Pugh, Youngbluth, 1988).

Ключ для определения видов рода *Neorosacea* по нектофорам

- 1(2) Дефинитивные нектофоры значительно различаются по строению гидроциума. Гидроциум N_2 занимает не более 2/3 вентральной поверхности нектофора. Центральная часть гидроциума глубоко вдается в мезоглею, образуя воронковидную полость. Гидроциум N_1 занимает всю вентральную поверхность нектофора, немножко расширяясь в центральной части *bigelowi*
- 2(1) Дефинитивные нектофоры почти не различаются по строению гидроциума. Гидроциум у обоих нектофоров занимает всю вентральную поверхность. Центральная часть гидроциума N_2 не образует воронковидную полость, глубоко вдающуюся в мезоглею.
- 3(6) Соматоцист никогда не образует дополнительных веточек, нисходящий ствол его оканчивается ниже вершины нектосака.
- 4(5) Апикальный конец восходящего ствола соматоциста у N_1 врастает в мезоглею на 0,5—1,0 мм, в специальную мезоглеальную подушечку. Мезоглея очень нежная. *flaccida*
- 5(4) Апикальный конец восходящего ствола соматоциста у N_2 обычно не врастает в мезоглею, а если врастает, то мезоглеальной подушечки нет. Мезоглея в виде плотного геля. *cymbiformis*
- 6(3) Соматоцист обоих нектофоров или одного из них образует дополнительные короткие веточки. Нисходящий ствол его оканчивается на уровне или выше вершины нектосака. *repanda*
- 7(8) Соматоцист N_2 образует дополнительные веточки. Нисходящий ствол соматоциста оканчивается на уровне вершины нектосака *repanda*
- 8(7) Соматоцист у N_1 и N_2 образует дополнительные короткие веточки. Нисходящий ствол соматоциста оканчивается выше вершины нектосака . *limbata*

Ключ для определения видов рода *Neorosacea* по кроющим пластинкам (брактам)

- 1(8) Все три лопасти бракты (две гидроциальные и одна дистальная вентральная) лежат в одной плоскости. Между двумя гидроциальными и дистальной лопастями нет резкой границы.
- 2(5) Апикальные концы каналов филлоциста не несут четко ограниченных шаровидных расширений.
- 3(4) Дорсальный канал филлоциста берет начало либо от правого гидроциального канала, либо в месте соединения этого канала с правым продольным каналом *bigelowi*
- 4(3) Дорсальный канал филлоциста берет начало в месте соединения левого гидроциального и вентрального каналов. *cymbiformis*
- 5(2) Апикальные концы каналов филлоциста имеют четко ограниченные шаровидные расширения.
- 6(7) Каналы филлоциста не ветвятся. *repanda*
- 7(6) Каналы филлоциста несут дополнительные веточки. *limbata*
- 8(1) Три лопасти бракты. Две гидроциальные лопасти повернуты к плоскости дистальной лопасти почти на 90°. Между двумя гидроциальными и дистальной лопастью имеется резкая граница. *flaccida*

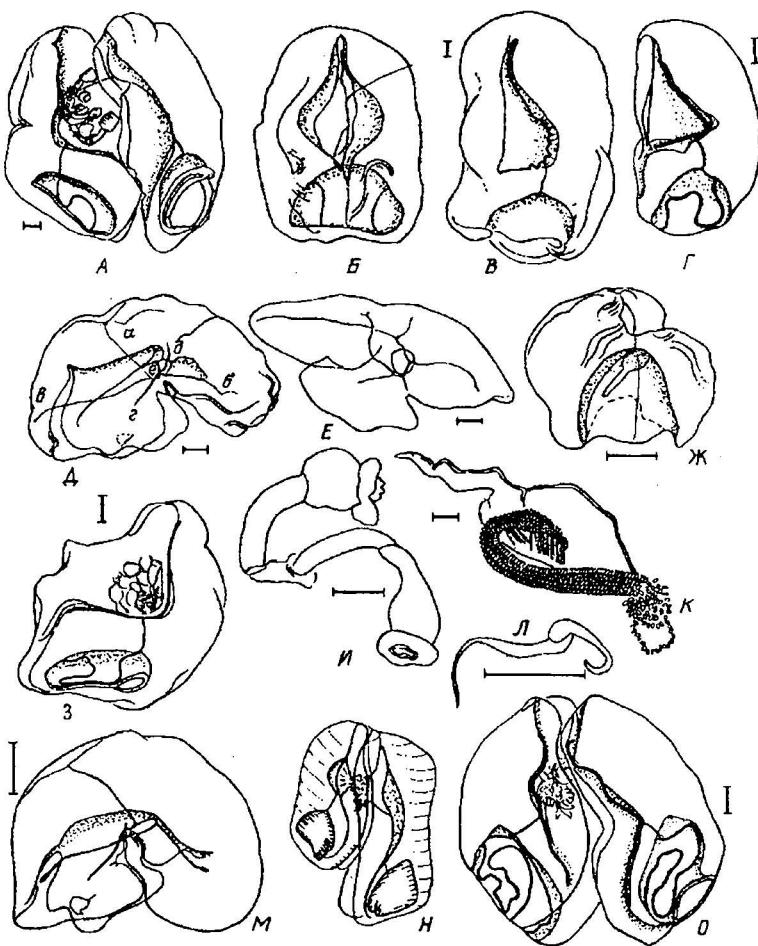


Рис. 3. Зоиды *Neorosacea bigelowi* sp. n. (*Л—Л'*) и *N. cymbiformis* (*Н—О*): *А, Н, О* — дефинитивные нектофоры, соединенные вместе; *Б—Г*, *З* — нектофор *N₂*; *Д, Е, М* — бракты; *Ж* — гонофор; *И* — гастрозоид; *К* — тентилла; *Л* — схема строения тентиллы [*а—е* — каналы филюциста (*а* — дорсальный, *б* — вентральный, *в* — левый гидроциальный, *г* — правый гидроциальный, *д* — левый продольный, *е* — правый продольный); *В, Г* — нектофоры из Тихоокеанского сектора Субантарктики, *З* — нектофор из Берингова моря, *Н* — по Bigelow, Sears, 1937 (увеличенено), *О* — колония из южной части Атлантики]. Масштаб: *К* — 0,1 мм, *А—И, Л* — 1 мм

Neorosacea bigelowi Margulies sp. n.

(рис. 3, *А—Л*)

Синонимия: *Rosacea plicata* Bigelow, 1911 : 201, fig. 7—9; Bigelow, Sears, 1937 : 11, fig. 9—14; Totton, 1954 : 88, fig. 41, 42; 1965 : 116, fig. 65—67; Степаньянц, 1967 : 145, рис. 91—93. Non *Rosacea plicata* Quoy, Gaimard, 1827 : 177, pl. 46, fig. 4; nec Kawamura, 1915 : 319, pl. 7, fig. 6—8.

Предварительные замечания. В доступном мне материале отсутствуют колонии описываемого вида в хорошей сохранности, что позволило бы выделить как голотип одну колонию. Поэтому типовые нектофоры и гастро-зоиды с тентиллами взяты из одного лова, а кроющая пластинка (бректа) и гонофор — из другого.

Материал. НИС «Витязь», 5-й рейс, 16.VII 1950, станция 522, 55°28,7' с. ш., 162°50' в. д., гор. 500—0 м (кроющая пластинка и гонофор); 10-й рейс, 03.VI 1952, станция 1445, 58°05,3' с. ш., 174°15,8' в. д., гор. 500—0 м (нектофоры,

гастроиды и тентиллы). Голотип хранится в коллекциях ЗИН РАН, С.-Петербург, под № 10218/1, паратипы хранятся там же под № 12019/2.

О п и с а н и е. Полигастрическая стадия. Дефинитивные нектофоры имеют плотную хрящевидную мезоглею. Размеры N_1 18×9 мм. Гидроциум занимает всюентральную поверхность нектофора. Глубина его составляет около 1/3 ширины нектофора в наиболее глубокой средней части, а в апикальной и базальной частях нектофора он делается совсем мелким. Соматоцист лежит поверхностью вдоль дорсальной стенки гидроциума и состоит из восходящего и нисходящего стволов, которые оканчиваются, не доходя до вершины и основания гидроциума. Педикулярный канал, идущий к каналам нектосака, соединяется с соматоцистом ближе к его основанию. Нектосак составляет примерно 1/5 высоты нектофора. Радиальные каналы не видны. Остиальное отверстие сдвинуто на дорсальную сторону. Размеры N_2 16×10 мм. Гидроциум у N_2 занимает примерно 2/3 вентральной поверхности нектофора и имеет воронковидную форму. Глубина воронки около 2/3 ширины нектофора. Базальная стенка воронки лежит почти параллельно основанию нектофора. От места окончания воронки до основания нектофора продолжаются два округлых выроста, на наружной стороне которых имеются конусовидные утолщения. Соматоцист повторяет форму дорсальной стенки гидроциума, его восходящий и нисходящий стволы оканчиваются, не доходя до границ гидроциума. Педикулярный канал, соединяющий соматоцист с каналами нектосака, берет начало немного ниже середины соматоциста, а соединяющий соматоцисты обоих нектофоров — немного выше его середины. Нектосак неглубокий и занимает немного больше 1/5 высоты нектофора. Остиальное отверстие сдвинуто на дорсальную сторону. Место соединения педикулярного канала с радиальными также сдвинуто на дорсальную сторону. Вентральный и дорсальный радиальные каналы прямые, а латеральные каналы петлевидные, в форме лежащей буквы S. Гастроид имеет длинную ножку светло-коричневого цвета, обширный желудок и хоботок, размеры которого трудно установить, поскольку у всех гастроидов он вывернут в виде валика. Желудок и хоботок не пигментированы. Ножка тентиллы в виде плоского лепестка с длинным узким основанием. Место прикрепления разделяет тентиллу на две неравные части — меньшую округлую или овальную и большую удлиненную и изогнутую в виде вопросительного знака. От круглой части отходит также почти круглая прозрачная пластинка, наружный край которой оконтурен мелкими нематоцистами. Книдобанд молодой тентиллы плотно прилегает к расширенной части ножки, и создается впечатление, что тонкая ножка прикрепляется к длинной части книдобанда в месте изгиба. Степаньянц (1967) называет нематоцисты, находящиеся в тентилле: анакофоры, анизоризы, равноресничные и мастигофоры макробазические.

Эвдоксия. Бракта овальная, размером 10×6 мм, ската латерально, разделена на три лопасти — две гидроциальные и одну вентральную. Дорсальная поверхность выпуклая. Правая гидроциальная лопасть меньше левой и несет небольшой мезоглеальный вырост (клапан) на внутренней поверхности. Хорошо выражены шесть каналов филлоциста: дорсальный, вентральный, правый и левый продольные и соответственно гидроциальные. Есть центральный орган. Дорсальный канал берет начало от правого гидроциального канала, в его проксимальной части.

Генофор. Высота молодого нектофора немного более 3 мм, ширина почти 4 мм. Генофор асимметричен за счет того, что имеется плоская лопасть, выступающая апикально. Нектосак занимает около 2/3 высоты генофора. Педикулярный канал имеет две ветви неравной длины. Радиальные каналы нектосака прямые.

З а м е ч а н и я. У молодых колоний *N. bigelowi* форма и глубина гидроциума у N_1 близки к таковой у N_2 взрослых колоний. С возрастом сглаживаются конусовидные мезоглеальные выросты в основании вентральной части нектофора. В коллекциях ЗИН РАН, С.-Петербург найдены нектофоры, у которых край гидроциума, особенно у N_2 , неровный, образует в нижней половине крупные зубцы, которые сглаживаются с увеличением размера нектофора. Обнаружено несколько нектофоров N_2 , у которых апикальный конец соматоциста немного вдается в мезоглею. Соматоцист может быть в виде волнистой трубы. Латеральные

радиальные каналы нектосака могут быть не S-образными, а W-образными (Bigelow, Sears, 1937). Вариации в строении брактов связаны с тем, что на внутренней поверхности левой гидроциальной лопасти может отсутствовать клапан. В строении филлоциста наиболее частые вариации связаны со строением продольного канала, который бывает очень коротким, левая ветвь иногда не выражена совсем. Дорсальный канал у некоторых брактов берет начало в месте соединения правых продольного и гидроциального каналов.

Тоттон (Totton, 1965) приводит описание ларвального нектофора, который имеет овальную или шаровидную форму. Отверстие гидроциума узкое, щелевидное или овальное. Имеются два коротких ствола соматоциста, отходящие от центрального органа. Отверстие нектосака направлено базально. Латеральные радиальные каналы слабо изогнуты.

Дифференциальный диагноз. Среди видов рода *Neorosacea* *N. bigelowi* выделяется тем, что *N₁* и *N₂* хорошо различаются по строению гидроциума. Наиболее близкий вид — *N. cymbiformis*, оба нектофора которого похожи на *N. N. bigelowi*. На это сходство указывали Бигелоу (Bigelow, 1911a) и Бигелоу и Сирс (Bigelow, Sears, 1937). Во второй работе авторы предполагают, что педикулярный канал, соединяющий соматоцист со стволом колонии, у *N₁* *N. bigelowi* начинается близко к апикальному концу соматоциста, а у *N. cymbiformis* — ближе к середине. Однако пока нет достаточно большого сравнительного материала, чтобы быть уверенным в этом различии.

Распространение. *N. bigelowi* — широко распространенный вид, основы ареала которого находятся в субтропических и, возможно, тропических круговоротах в Атлантическом, Тихом и Индийском океанах. В северной части Атлантики водами Северо-Атлантического течения колонии выносятся до Исландии и Фарерских островов. В северной части Тихого океана *N. bigelowi* встречается в Беринговом море, куда также попадает с водами тропического происхождения. В южном полушарии, кроме субтропических районов *N. bigelowi* обычно встречается в Субантарктике и иногда в Антарктике (Маргулис, 1989, 1992). Колонии обитают от поверхностных до глубинных вод, но преимущественно в промежуточных водах (Маргулис, 1984).

***Neorosacea cymbiformis* (delle Chiaje, 1822)**
(рис. 3, *M* — *O*)

Синонимию см. Totton, 1965 : 118 для *Rosacea cymbiformis*.

Описание. Полигастрическая стадия. Дефинитивные нектофоры имеют плотную мезоглею. Оба нектофора почти одинакового строения. Гидроциум у обоих нектофоров занимает всю центральную поверхность нектофора и примерно 1/3 его ширины. Гидроциальная полость немного расширяется в центральной части, где прикрепляется ствол колонии. Соматоцист трубковидный, имеет восходящий и нисходящий стволы равной длины или первый несколько длиннее. Нисходящий ствол оканчивается примерно на середине высоты нектосака или еще ниже. Обычно весь соматоцист лежит вдоль дорсальной стенки гидроциума, но встречаются особи, у которых апикальный конец соматоциста немного внедряется в мезоглею, не расширяясь при этом. Нектосак занимает около 1/4 высоты нектофора. Отверстие нектосака сдвинуто на дорсальную сторону. Дорсальный и вентральный радиальные каналы прямые. Латеральные радиальные каналы имеют форму буквы W или образуют сложную петлю, основная часть которой лежит параллельно остиальному отверстию нектосака.

Эвдоксия. Бракта такого же строения, как у *N. bigelowi*, и отличается только тем, что дорсальный канал филлоциста отходит от продольного канала, проксиимальнее его правой ветви.

Гонофоры такого же строения, как у *N. bigelowi*.

Замечания. Как и в случае с *N. bigelowi*, пока не представляется возможным рассмотреть все вариации строения латеральных радиальных каналов. При том, что они

всегда петлевидные, на рисунках, приведенных в работах некоторых авторов (Gegenbaur, 1854; Bigelow, 1911a; Totton, 1965), петли направлены вертикально по отношению к остиальной плоскости. У колоний *N. cymbiformis*, выловленных в разных районах Субантарктики (колонии хранятся на кафедре зоологии беспозвоночных Биологического факультета МГУ), эти петли расположены параллельно остиальному отверстию.

Распространение. *N. cymbiformis* встречается значительно реже, чем *N. bigelowi*. Колонии находили в Атлантическом океане у побережья Шотландии, в Бискайском заливе и у Азорских островов; в Средиземном море; в индоокеанском секторе Субантарктики; в Тихом океане — в районе Вальпараисо до 48° ю. ш.

Поскольку другие три вида этого рода не представлены в наших коллекциях и известны только по первоописаниям, их описания в этой работе не приводятся.

Заключение. После представленной в этой работе ревизии рода *Rosacea* Quoy et Gaimard и принимая во внимание, что *Prayoides intermedia* Leloup, 1934 является ювенильной стадией одного из видов *Praya* (Pugh, 1992), а *Neotocarmen intermedia* Alvarino, 1983 также рассматривается как ювенильная колония *Praya dubia* (Pugh, Harbison, 1987), следует считать, что подсемейство *Prayinae* включает в себя в настоящее время восемь родов: *Rosacea* Quoy, Gaimard, 1827, *Neorosacea* gen. n., *Praya* Quoy, Gaimard in Blainville, 1834, *Prayola* Carre, 1969, *Lilyopsis* Chun, 1885, *Stephanophyes* Chun, 1888, *Craseoa* Pugh, Harbison, 1987, *Mistoprayina* Pugh, Harbison, 1987.

Пью и Харбисон (Pugh, Harbison, 1987) разделили все роды *Prayinae* на две группы по строению нектофоров, одна объединяет виды с нектофорами цилиндрической формы, другая — виды с нектофорами коноидной формы. Следует добавить, что в первой группе некtosак никогда не занимает более 1/2 высоты нектофора, а в другой группе он всегда занимает большую часть нектофора. Внутри каждой группы роды различаются между собой комбинацией признаков соматоциста и латеральных радиальных каналов некtosaka. С учетом всех этих признаков составлен ключ для определения родов в подсемействе

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ ПОДСЕМЕЙСТВА PRAYINAE

- 1(8) Нектофоры цилиндрической формы. Высота всегда превышает ширину. Нектосак занимает менее 1/2 высоты нектофора.
2(5) Имеется только восходящий ствол соматоциста.
3(4) Все каналы некtosaka прямые. *Rosacea*
4(3) Не все каналы некtosaka прямые. Латеральные радиальные каналы петлевидные. *Craseoa*
5(2) Имеются восходящий и нисходящий стволы соматоциста.
6(7) Вентральный и дорсальный каналы некtosaka прямые, латеральные каналы петлевидные. Соматоцист может образовывать небольшие боковые веточки. *Neorosacea*
7(6) Все каналы некtosaka сильно ветвятся. Соматоцист всегда образует ветвящиеся боковые веточки. *Praya*
8(1) Нектофоры коноидной формы, высота не превышает ширину. Нектосак занимает более 1/2 высоты нектофора.
9(12) Имеется только восходящий ствол соматоциста.
10(11) Более половины длины соматоциста в апикальной части входит в мезоглею. *Lilyopsis*
11(10) Апикальная часть соматоциста не входит в мезоглею *Prayola*
12(9) Имеются восходящий и нисходящий стволы соматоциста.
13(14) Восходящий ствол соматоциста трубчатый, не разветвленный *Mistoprayina*
14(13) Восходящий ствол соматоциста разветвленный *Stephanophyes*

Благодарю С. Д. Степаньянц за полезную критику, ценные замечания и советы, М. А. Сафонову и А. Б. Цетлина — за консультации в процессе работы и Филиппа Пью (Philip Pugh) — за материал по *Rosacea plicata*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Маргулис Р. Я.*, 1984. Связь вертикального распространения сифонофор Мирового океана с границами водных масс//Ж. общ. биол. Т. 45. № 4. С. 472—479.— 1989. Распространение тропических сифонофор в областях выселения в северной и южной частях Атлантического и Тихого океанов//Вестн. МГУ. Сер. 16, Биол. Т. 2. С. 52—59.— 1992. Сифонофоры Индийского океана и сектора Антарктики//Антарктика. Т. 30. С. 125—134.
- Степаньянц С. Д.*, 1967. Сифонофоры морей СССР и северной части Тихого океана. Л.: Наука. С. 1—216.
- Bigelow H. B.*, 1911. Biscayan plankton collected during a cruise H. M. S. Research, 1900. XIII. The Siphonophora//Trans. Linn. Soc. Zool. V. 10. L. P. 337—358.— 1911a. The Siphonophorae. Reports on the scientific results of the expedition to the eastern tropical Pacific in charge of Alexander Agassiz, by the U. S. Fish. commission steamer «Albatross», from October, 1904 to March, 1905//Mem. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll. V. 38. P. 171—401.
- Bigelow H. B., Sears M.*, 1937. Siphonophorae//Rep. Danish Oceanogr. Exped. Mediter. Adjacent Seas. V. 2. Biol. P. 3—144.
- Biggs D. C., Pugh P. R., Carré C.*, 1978. *Rosacea flaccida* n. sp., a new species of siphonophore (Calycophorae, Prayinae) from the North Atlantic Ocean//Beaufortia. V. 27. № 340. P. 207—218.
- Blainville H. M.*, 1834. Manuel d'actionologie ou de zoophytologie. P. 1—694.
- Chun C.*, 1898. Über K. C. Schneider's System der Siphonophoren//Zool. Anz. V. 21. P. 289—305.
- Fewkes J. W.*, 1880. Contributions to a knowledge of the tubular jelly-fishes//Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll. V. 6. P. 127—146.
- Gegenbaur C.*, 1854. Beiträge zur näheren Kenntniss der Schwimmpolipen (Siphonophoren)//Zeitschr. Wiss. Zool. Bd. V. S. 285—344.
- Haeckel E.*, 1888. Report on the Siphonophorae collected by H. M. S. Challenger during the Years 1873—76//Rep. Sci. Results ... H. M. S. Challenger. Zoology, XXVIII. P. 1—379.
- Kawamura T.*, 1915. Calycophorae. III//Zool. Mag. Tokyo. V. 55. P. 317—324.
- Kefferstein W., Ehlers E.*, 1861. Zoologische Beiträge gesammelt in Winter 1859—60 in Neapel und Messina. Leipzig. P. 1—34.
- Kölliker A.*, 1853. Die Schwimmpolypen oder Siphonophoren von Messina. Leipzig. P. 1—96.
- Moser F.*, 1924. Die larvalen Verhältnisse der Siphonophoren in neuer Belichtung//Zoologia. Stuttgart XXVIII. Bd. 1 (73). S. 1—52.
- Pugh P. R.*, 1992. *Dermophyes haematogaster*, a new species of Prayne Siphonophore (Calycophorae, Prayidae)//Bull. Marine Sci. V. 50(1). P. 89—96.— 1992a. The status of the genus *Prayoides* (Siphonophora: Prayidae)//J. Marine Biol. Assoc. U. K. V. 72. P. 895—909.
- Pugh P. R., Harbison G. R.*, 1987. Three new species of prayine Siphonophore (Calycophorae, Prayidae) collected by a submersible, with notes on related species//Bull. Marine Sci. V. 41. № 1. P. 68—91.
- Pugh P. R., Youngbluth M. J.*, 1988. Two new species of prayine Siphonophore (Calycophorae, Prayidae) collected by the submersibles Johnson-Sea-Link I and II//J. Plankton Res. V. 10. № 4. P. 637—657.
- Quoy J. R., Gaimard J. P.*, 1827. Observations zoologiques faites a bord de «l'Astrolabe», en Mai 1826, dans le détroit de Gibraltar//Ann. Sci. nat. Paris. X. P. 172—193.
- Schneider K. C.*, 1898. Mitteilungen über Siphonophoren. III. Systematische und andere Bemerkungen//Zool. Anz. Bd. XXI. S. 73—95.
- Totton A. K.*, 1954. Siphonophora of the Indian Ocean together with systematic and biological notes on related specimens from other oceans//Discovery Rep. V. XXVIII. P. 1—162.— 1965. A synopsis of the Siphonophora. London. Brit. Mus. Nat. Hist. P. 1—230.
- Vogt C.*, 1851. Zoologischen Briefe. II. Frankfurt. S. 138—141.— 1854. Sur les Siphonophores de la Mer de Nice//Mem. Inst. Geneva. V. 1. P. 1—164.

МГУ

Поступила в редакцию
11 августа 1993 г.

R. Ya. MARGULIS

REVISION OF THE GENUS *ROSACEA* (Cnidaria, Siphonophora, Calycophorae, Prayidae, Prayinae)

Moscow State University, Russia

Summary

The genus *Rosacea* Quoy et Gaimard is revised. The genus includes three species: *R. plicata* Quoy et Gaimard, *R. villufrancae* C. Carré and *R. haematogaster* (Pugh). A new genus *Neorosacea* gen. n. (*Rosacea* sensu Bigelow) and a new species *N. bigelowi* sp. n. (*R. plicata* sensu Bigelow) are described. The genus *Neorosacea* includes 5 species: *N. bigelowi* sp. n., *N. cymbiformis* (delle Chiaje), *N. flaccida* Biggs, Pugh, C. Carré, *N. repanda* Pugh, Youngbluth and *N. limbata* Pugh, Youngbluth. *Neorosacea* differs from *Rosacea* by the presence of a descending trunk of the somatocyst and by the sinusoid form of lateral radial canals of the nectosac. Keys to the genera of the subfamily Prayinae and to the species of *Rosacea* and *Neorosacea* are given.

Revision of the Genus *Rosacea* (Cnidaria, Siphonophora, Calycophorae, Prayidae, Prayinae)*

R.Ya. Margulis
Moscow State University

The genus *Rosacea* is revised. The genus comprises three species: *R. plicata* Quoy et Gaimard, 1827, *R. villafrancae* C. Carre, 1968, and *R. haematogaster* (Pugh, 1992). Part of the genus *Rosacea* sensu Bigelow is classified in the genus *Neorosacea* and comprises *N. bigelowi* (Margulis, 1911), *N. cymbiformis* (della Chiaje, 1843), *N. flaccida* (Biggs, Pugh and Carre, 1978), *N. repanda* (Pugh and Youngbluth, 1988), and *N. limbata* (Pugh and Youngbluth, 1988). Keys to the species based on the nectophores and bracts, descriptions and drawings of *R. plicata*, *N. bigelowi*, and *N. cymbiformis*, and data on the geographical distribution of these species are provided.

Key words: Genus revision, *Rosacea*, Cnidaria, Siphonophora, Calycophorae, Prayidae, Prayinae

The complex nomenclature of the subfamily Prayinae has been examined repeatedly by taxonomists since the end of the nineteenth century to the present (Schneider, 1898; Chun, 1898; Bigelow, 1911a; Totton, 1964, 1965; Biggs et al., 1978; Pugh and Harbison, 1987; Pugh and Youngbluth, 1988). However, not all conclusions made by these workers are convincing, and this forces another critique of the problem of nomenclature. In particular, the genus *Rosacea* Quoy et Gaimard, 1827, is the most confused.

I will first review the terminology used by various workers in describing genera and species of Prayinae.

In the definitive colony of Prayinae, there are two nectophores (with the exception of the genus *Stephanophyses*, which has four nectophores), which are variously named in different works. For convenience, this information is presented in the table.

I accept the terminology of the last author and call the older nectophore N_1 and the younger one N_2 .

The somatocyst in the Prayinae, as a rule, is shaped like a narrow tube, more or less flattened. The entire somatocyst, or part of it, lies superficially along the dorsal wall of the hydro-

* Originally published in *Zoologicheskiy zhurnal*, 73 (11), 1994, 15–28.

cium. This part of the somatocyst may give rise to more or less long lateral or dorsal branches (*vetri*), penetrating into the mesoglea of the nectophore. The pedicular canal comes off the somatocyst, connecting it with the canals of the nectosac. Bigelow and Sears (1937) call the pedicular canal that canal which connects the somatocyst with the stem (*stvol*) of the colony. Most likely, we should accept that there are two pedicular canals—one between the somatocyst and canals of the nectosac and another between the somatocyst and stem of the colony. The second canal is rarely preserved in fixed individuals, particularly when the colony is broken. The pedicular canal running to the nectosac may connect with the somatocyst in its proximal part so that there is only an ascending part of the somatocyst running from the place of connection to the tip of the nectophore. If the pedicular canal is connected with the somatocyst in its central part, then we should distinguish an ascending portion of the somatocyst directed toward the tip of the nectophore and a descending portion directed toward the base of the nectophore. I believe we should adopt the terminology of Stepan'yants (1967), who calls the parts of the somatocyst the ascending and descending stems (*stvoly*); only structures coming off the stem, not the central part of the stem, as many workers do (Bigelow, 1911, 1911a; Totton, 1965, and others), should be called branches (*vetri*). Pugh and Harbison (1987) consider the ascending branch of the somatocyst to be only that part which penetrates into the mesoglea.

In this study, I adopt the following terminology: the somatocyst consists of the main stem, which may be divided into ascending and descending parts with respect to the place of attachment of the pedicular canal connecting it with the canals of the nectosac. From the main part of the stem of the somatocyst, branches may come off, which may be simple or themselves branching.

Like Pugh (1992b), I call the canals of the phyllocyst, in bracts of the Prayinae, dorsal, ventral, right, and left longitudinal and right and left hydroecial. (To determine the right and left sides of the bract, it should be placed so that the ventral canal is directed forward away from the observer.) Thus the lobes, identified by Totton (1954, 1965) as right, should be considered the left ones, and the left, the right ones.

The genus *Rosacea*, with two species, *R. ceutensis* and *R. plicata*, was described by Quoy and Gaimard (1827) from the Mediterranean Sea from nectophores. The diagnosis of the genus states: "Body free, gelatinous, very soft, transparent, almost round, with a single aperture at one of the poles connected with a depression, into which the ovaries and gastrozooids are submerged." In the description of *R. ceutensis*, to this is added that "...there is a conical cavity penetrating into the animal and connected by a narrow canal with the outside depression, in which lie gastrozooids and ovaries . . . The cavity aperture is round, located between four swellings that give it the appearance of a rose . . ." *R. plicata* has a rounded reniform shape and soft gelatinous consistency. "At one of the poles, there is a large, shallow aperture, plicate along the edges, from the middle of which comes off a narrow canal that runs and terminates near the opposite pole in a round cavity on the lower surface of the animal." Quoy and Gaimard doubted that both species belong to the same genus, and after the description of *R. plicata* remarked: "In the expectation that the animal, one specimen of which has been found, will be better studied, we place it in the genus *Rosacea*. We expect it will be placed in a separate genus." However, they do not name the characters on the basis of which the species differ.

The diagnosis of *Rosacea* does not contain characters that would make it possible to compare it with other genera of the Prayinae. Based on the description and drawing of *R. ceutensis*, the

Designation for the Definitive Nectophores in Species of the Subfamily

Author	Older ectophore	Younger ectophore
Bigelow, 1911a	<i>N. P</i>	<i>N. A</i>
Bigelow, Sears, 1937	Inferior (older)	Superior (younger)
Totton, 1965	<i>N₂</i>	<i>N₁</i>
Stepan'yants, 1967	Distal	Apical
Moser, 1924	<i>N₁</i>	<i>N₂</i>

conical cavity may be considered the nectosac, the outer depression in which lie gastrozooids and ovaries the hydroecial cavity, and the canal connecting the tip of the nectosac and hydroecial cavity the pedicular canal. There is no description of the somatocyst and radial canals of the nectosac. Never again has a siphonophore been found or depicted with such characters as in *R. ceutensis*, in particular one with four mesogleal ridges around the ostial opening of the nectosac and with such a narrow nectosac. Some workers have synonymized *R. ceutensis* with *R. plicata* (Bigelow, 1911, 1911a; Stepan'yants, 1967), but I find it difficult to agree because in the former species the somatocyst is absent and in the latter there are no characteristic mesogean ridges, and, in addition, the authors of the original description distinguished them not only as different species but also as probable representatives of different genera. Moser (1924) doubted that such a species exists, and Bigelow and Sears (1937) also considered it dubious. I agree with these authors.

In the description of other species, *R. plicata*, there are two distinct characters: the small nectosac, occupying about one-seventh the height of the ectophore (according to the drawing of the author), and the somatocyst, consisting only of an ascending stem and terminating in a round expansion a small distance from the upper edge of the ectophore. A description and drawing of the hydroecial cavity and radial canals of the nectosac are lacking.

Siphonophores with ectophores that had the kind of somatocyst found in *R. plicata* Quoy et Gaimard were later referred to *Diphyes braiae*—Vogt, 1851; *Praya diphyes*—Kölliker, 1853; Vogt, 1854; Fewkes, 1880; *Praya filiformis* (delle Chiaje)—Kefferstein and Ehlers, 1881; *Desmophyes annectens*—Haeckel, 1888. Only at the start of this century did Bigelow (1911) first, and then Kawamura (1915), call colonies with ectophores having such a somatocyst *R. plicata*.

Vogt (1851) published a drawing of a colony with an opposed pair of ectophores and a section of the stem with buds and four cormidia and a drawing of the cormidium. From the drawing, a description can be made: ectophores oval, height 2.5 times greater than width, nectosac takes up a little more than one-third the height, somatocyst consists of ascending stem with round expansion at the upper end situated in the mesoglea. Cormidium consists of helmet-shaped bract and one bell, inside of which there is no gonad. Of the canals of the phyllocyst only one is drawn in the form of a bubble. The description of the colony is very schematic, no details are added beyond the drawing. It is noted only that the “sex cells presumably sit opposite the gastrozooid.”

There is no indication that a new species or a species described by a different author is being described under the name *Diphyes brajae*.

Kölliker (1853) describes a colony under the name of *Praya diphyses* Lesson (year not reported), believing that this colony corresponds to *D. brajae* Vogt, 1851. Bigelow (1911), in the synonymy of *Rosacea plicata* Quoy et Gaimard reports that the description of Kölliker is not consistent with the description of Lesson (1843, after Bigelow, 1911). According to the description and drawings of Kölliker, the structure of the nectophore and bract of *P. diphyses* is similar to that of *D. brajae*. The radial canals of the nectosac are not drawn, but it is stated that there are four canals arranged crosswise. It is reported that the phyllocyst consists of four [sic] canals: two median, two lateral, and one bladder-shaped, but in the drawing six canals are drawn—those named and another canal that should be considered the ventral canal. In each cormidium, there is a special bell. Gonophores were not described.

In 1854, Vogt described a colony similar to that described by Kölliker under the name of *Praya diphyses*, but considered Blainville (1834) to be the author. In this work, Vogt provides a more complete description of the colony than in 1851. The structure of the nectophore is identical to that of the previous description and drawings. The presence of a swimming bell with four straight canals, each of which terminates in an expansion, is recorded. A fifth canal originates as a large pyriform space. The structure and development of the male and female gonads, but not the gonophores, are thoroughly described. It is only mentioned that later they (the gonads) become medusiform.

Kefferstein and Ehlers (1861) refer a similar species to *Praya filiformis* delle Chiaje, 1829. This is doubtful because *P. filiformis* is impossible to identify with known Prayinae due to the absence of a description and drawing of the somatocyst and radial canals of the nectosac in the description by delle Chiaje. Based on the structure of the nectophore, somatocyst, and special bell, *P. filiformis* Kefferstein et Ehlers resembles *P. dubia* in the Sense of Kölliker and Vogt.

Later, Schneider (1898) synonymized *P. diphyses* from the works of Vogt and Kölliker examined above with *Rosacea plicata* Quoy et Gaimard. Then Bigelow (1911) expanded the synonymy of this species, adding *Diphyes brajae* Vogt, 1851, and *Praya filiformis* (delle Chiaje) Kefferstein et Ehlers, 1861.

In 1888, the genus *Desmophyes* and species *D. annectens* (Haeckel, 1888), which differs from *R. plicata* in the presence of six nectophores in a colony, were described. The structure of the zooids is similar to that described and depicted in works of Vogt, Kölliker, and Kawamura. Totton (1965) believes that *P. diphyses* and *P. filiformis* of the studies mentioned above, are synonyms of *D. annectens*, but does not include *R. plicata* Quoy et Gaimard in this synonymy. Biggs et al. (1978) hypothesizes that *R. plicata* and *D. annectens* are synonyms.

Pugh and Harbison (1987) examined colonies of siphonophores collected from submersibles in the Atlantic Ocean and identified them as *D. annectens* Haeckel. In so doing, they did not find a single colony in which there would have been more than two nectophores at the same time, and did not find a special nectophore in a single cormidium (asexual). Based on this, they believed that Haeckel made a mistake in the description in reporting six nectophores in the colony and a special nectophore in the cormidium for *D. annectens*.

Through the kindness of Philip Pugh, I was able to examine the structure of the zooids of two colonies from collections in the Atlantic Ocean, identified as *D. annectens* in the above-named article. Although the nectophores were not ideally preserved, it is evident that the nectosac takes up not more than one-third the height of the nectophore, the canals of the nectosac are straight, the somatocyst, consisting only of an ascending stem, has a spherical expansion in the mesoglea at the apical end that varies in size in different nectophores. The phyllocyst consists of six canals, one of which has a base that is bladder-shaped. The tentilla are similar to those depicted by Kölliker. The main characters of this colony are the same as in *R. plicata* from different descriptions cited earlier. The main difference is the absence of a special nectophore. Pugh and Harbison hypothesize that Haeckel saw in *Desmophyes* not a special nectophore, but an old gonophore with a lost spadix. As an example of this kind of mistake, the authors cite an instance when Bigelow was describing the presence of a special nectophore in *Praya cymbiformis*, and it turned out that these were old gonophores without the spadix (Bigelow, 1911a; Bigelow and Sears, 1937). However, this nectophore in *Desmophyes* has short tentacles and ocelli according to the description of Haeckel, which are not found in gonophores. Most likely, there is also no cause to doubt that in *R. plicata* there is a special nectophore, as is demonstrated by Vogt, Kölliker, and Kawamura. In one study, Vogt (1854) described the structure of such a nectophore in a colony with unformed gonophores and reported that contraction of such a nectophore results in movement by the cormidia of the colony.

Comparison of all zooids of *D. annectens* with zooids of *R. plicata* shows they are completely similar, except for the special nectophore; even the structure of the tentilla is virtually identical. The ostial margin in *D. annectens*, according to the description of Haeckel, bears ocelli and tentacles. The ostial margin of *R. plicata*, according to the description of Vogt, does not have ocelli or tentacles; according to Kawamura, there are four ocelli on this margin. It is possible that these differences in the descriptions exist because the ocelli and tentacles are visible only on live zooids and with careful investigation since the margin of the nectophore is often turned into the nectosac. The main difference between *D. annectens* and *R. plicata* remains the presence of six nectophores in the first species, although in the description of Haeckel it is reported that he captured one colony with six nectophores. I hypothesize that, in the material, there were various nectophores that could be considered as belonging to one colony. Assuming this, I believe it possible to agree with Biggs et al. that *Desmophyes annectens* Haeckel is conspecific with *Rosacea plicata* Quoy et Gaimard. Keeping in mind that many colonies are known without a special nectophore (Pugh and Harbison, 1987), I hypothesize that there are two subspecies of *R. plicata*, although I do not have sufficient material to verify this.

In the abovementioned work, Pugh and Harbison place *Rosacea villafrancae* C. Carre, 1969, in the genus *Desmophyes*, because the nectophore of this species has the somatocyst with only an ascending stem, the apical end of which penetrates into the mesoglea, and the nectosac with straight radial canals. The colony bears two nectophores. These characters correspond to the genus *Rosacea* Quoy et Gaimard, which is where this species should remain. Later, Pugh described the species *Desmophyes haematogaster* Pugh, 1992 (Pugh, 1992). As already stated above, I believe that *Desmophyes* in the sense of Pugh and Harbison corresponds to *Rosacea* Quoy et Gaimard, and thus Pugh described the species *Rosacea haematogaster* (Pugh, 1992).

Soon after the work on siphonophores from the Bay of Biscay, in which Bigelow (1911) mentions *R. plicata*, his investigation of siphonophores from the Pacific was published, in which

he identified colonies from the East Pacific as *R. plicata*, although he noted that they differ from those captured earlier by him in the Bay of Biscay. The difference consisted of the absence of the terminal expansion of the ascending stem of the somatocyst, but Bigelow considered this difference as intraspecific variation. However, differences between *R. plicata* Quoy et Gaimard and the species from the Pacific are not limited to the absence of this expansion on the apical end of the somatocyst. The species from the Pacific has the somatocyst with a descending stem running from the pedicular canal to the basal part of the nectophore, which is not found in *R. plicata*. In addition, in the species from the Pacific, the radial lateral canals of the nectosac are loop-shaped, and in *R. plicata* they are straight. These are significant differences that suggest the Pacific species belongs to a different genus, and not to *Rosacea*.

Evidently, Totton (1965) was the first to notice that Bigelow's Pacific species was not identical to *R. plicata* Quoy et Gaimard from the Mediterranean Sea, but because the name *R. plicata* was used by workers to designate the species as understood by Bigelow for more than 50 years, Totton proposed to leave it just for this genus and species: *Rosacea* sensu Bigelow, 1911 and *R. plicata* sensu Bigelow, 1911. Other workers (Biggs et al., 1978; Pugh and Harbison, 1987) agreed with Totton, without discussing the question of the taxonomic position of the genus *Rosacea* Quoy et Gaimard. One should also keep in mind that some workers, in using the name *R. plicata* sensu Bigelow, first, do not indicate "sensu Bigelow" and, second, provide a synonymy belonging to *R. plicata* Quoy et Gaimard (Bigelow and Sears, 1937; Totton, 1965; Stepan'yants, 1967).

Thus the Pacific genus should be given a different name. I propose the genus *Neorosacea* gen. n.

At the present time, the genus *Rosacea* Quoy et Gaimard comprises three species: *R. plicata* Quoy et Gaimard, *R. villafrancae* C. Carré and *R. hematogaster* (Pugh).

***Rosacea* Quoy et Gaimard, 1827**

Synonymy: Vogt, 1851: 140 (*Diphyes*); Kölliker, 1853: 33 (*Praya*); Vogt, 1854: 99 (*Praya*); Kefferstein and Ehlers, 1861: 20 (*Praya*). Non *Rosacea* Bigelow, 1911a: 201; nec Bigelow and Sears, 1937: 11; Totton, 1965: 89; Stepan'yants, 1965: 145.

Prayidae with opposed pair of nectophores. Nectophore cylindrical, without ribs and corners. Nectosac takes up one-third the height of the nectophore. Radial canals of nectosac straight. Somatocyst consists of ascending stem lying along the dorsal wall of the hydroecium, its apical end penetrates into the mesoglea. Phyllocyst consists of six canals.

Type species: *Rosacea plicata* Quoy et Gaimard.

Key to the Species of *Rosacea* Based on the Nectophores

- 1(4) Both nectophores of identical or almost identical size and oval shape.
 - 2(3) Apical end of somatocyst penetrates into the mesoglea more than 1 mm and terminates in a spherical or drop-shaped expansion *plicata*

- 3(2) Apical end of somatocyst penetrates into the mesoglea not more than 1 mm and does not have expansion at the end *haematogaster*
- 4(1) N₂ considerably smaller than N₁, and almost spherical *villafrancae*

Key to the Species of *Rosacea* Based on the Bracts

- 1(4) Bract helmet-shaped, laterally compressed, hydroecial cavity usually deep.
- 2(3) Dorsal canal of phyllocyst consists of two parts: basal part forming a large oval or drop-shaped expansion, and distal part in the shape of a very slender canal *plicata*
- 3(2) Dorsal canal of phyllocyst does not consist of two parts, is tubelike along its entire length *haematogaster*
- 4(1) Bract in shape of thick shield, concave ventrally and not laterally compressed. Hydroecial cavity not deep *villafrancae*

***Rosacea plicata* Quoy et Gaimard, 1827**

(Fig. 1, (C)–(J); Fig. 2)

Synonymy: *Rosacea plicata* Quoy et Gaimard, 1827: 177, pl. 4b, Fig. 4; Kawamura, 1915, 319, pl. 7, Figs. 6–8; *Diphyes brajae* Vogt, 1851: 140, Fig. 130, 131; *Praya diphyses* Vogt, 1954: 99, pl. 16, 17; Kölliker, 1853: 33, Taf. 9; Kefferstein and Ehlers, 1961: 20. Non *Rosacea plicata* Bigelow, 1911a: 201, pl. 2, Figs. 7–9; nec Bigelow and Sears, 1937: 11. Figs. 9–14; Totton, 1965: 116, Figs. 65–67; Stepan'yants, 1967: 145, Figs. 91–93.

Preliminary remarks. Because it is impossible to examine the holotype of the species, and in our collection a sufficiently complete colony is lacking, and because none of the abovementioned works has a detailed description of all zooids, I will summarize data on the structure of the zooids in the description of the species from Quoy and Gaimard, 1827; Vogt, 1851, 1854; Kölliker, 1853; and Kawamura, 1915.

Description. Nectophore oval or cylindrical. Mesoglea weak, gelatinous. Ostial opening slightly more dorsally oriented. Hydroecium deep, takes up entire or almost entire ventral side. Ascending stem of somatocyst runs along the dorsal wall of the hydroecium and terminates in a spherical or ovoid expansion in the mesoglea some distance from the tip of the ectophore. The apical end of the somatocyst may penetrate into the mesoglea to a depth from one-third to one-half the thickness of the ectophore in this place. The nectosac is comparatively small, occupies from one-seventh to one-third the height of the ectophore. Radial canals of the nectosac are straight. At the place of their connection with the ring canal, there are red ocelli. Cormidium consists of bract, gastrozooid with tentacle, special ectophore, and gonophores. The bract is oval, helmet-shaped, usually divided into three lobes: one ventral and two hydroecial, but sometimes there are no distinct boundaries between the lobes. Phyllocyst consists of six canals: two hydroecial, two longitu-

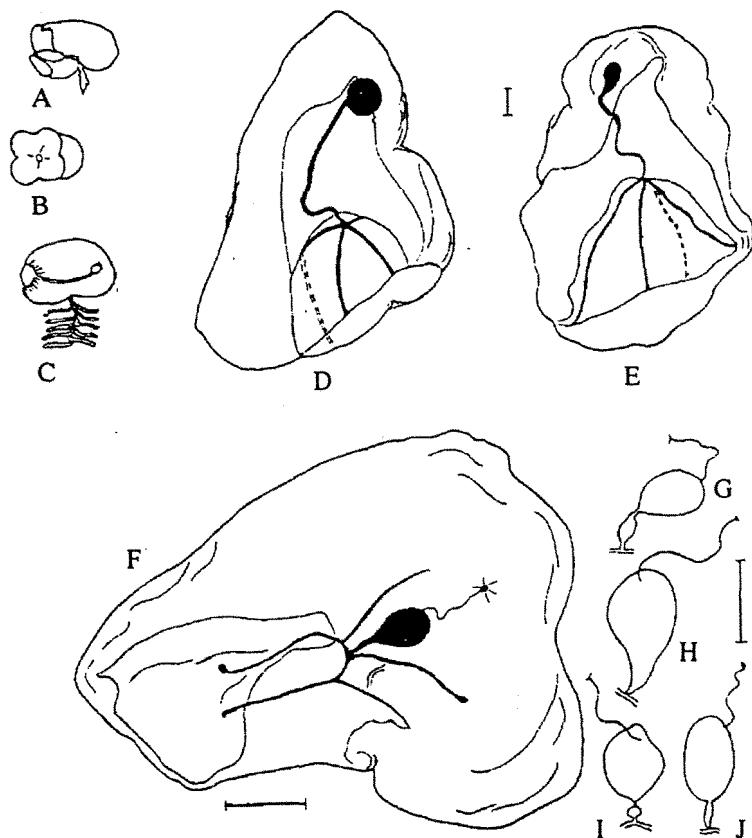


Fig. 1. Zooids of *Rosacea ceutensis* (A, B) and *R. plicata* (C–J): (A)–(E) Nectophores; (F) bract; (G)–(J) variations of the structure of the dorsal canal of the phyllocyst [(A)–(C)—from Quoy and Gaimard, 1827; (D)–(J) from the South Pacific (original)]. Bar = 1 mm.

dinal, one ventral and one dorsal. The basal part of the dorsal canal forms an expansion that is drop-shaped, oval or round. The dimensions of the expansion also vary significantly. From the tip of the expansion, a very long slender canal originates that, bending, makes its way to the dorsal surface of the bract. The ventral and dorsal canals connect with the longitudinal canal in its central part. The free ends of all canals may be more or less expanded. The special nectophore is conical and the large nectosac has four straight radial canals terminating in red ocelli. The gonophores have a rather thick mesoglea. The subumbrella has four straight radial canals. The pedicular (mantle) canal is divided into branches of different or slightly different length. In mature male gonophores, the spadix projects far past the opening of the gonophore. In the gastrozooid, the boundaries between the proboscis (comparatively short), gastrid and subgastrid sections are distinctly visible. The tentilla consists of a comparatively long and wide pedicel, an almost equally long cnidoband (*knidosak*) and terminal filament, which may be longer than the cnidoband. In the central part of the cnidoband are vertically arranged nematocysts. Considerably smaller cells, ar-

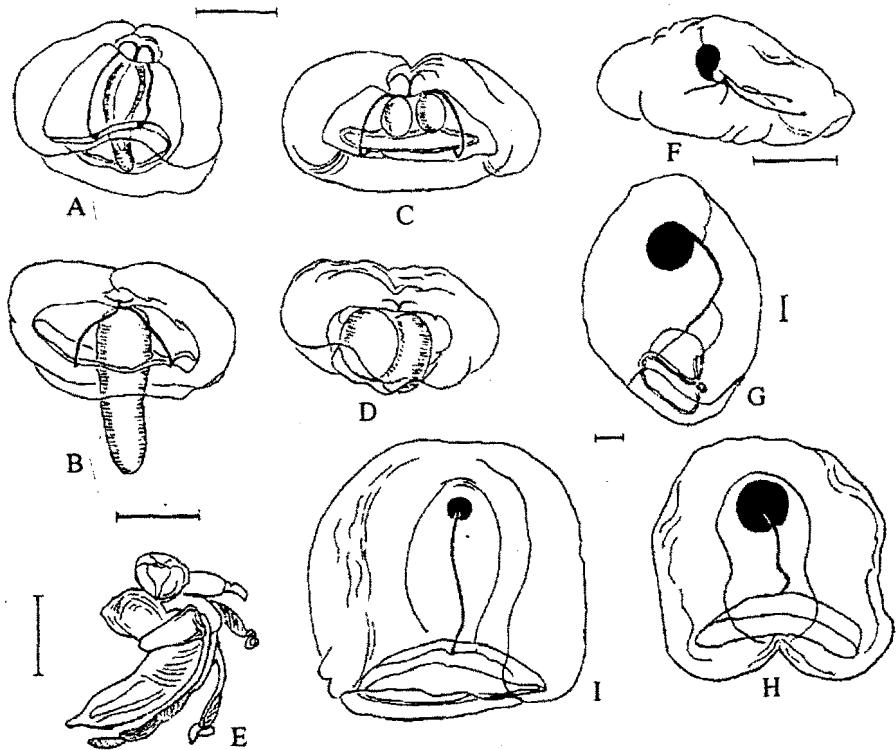


Fig. 2. Zooids of *Rosacea plicata* from the North Atlantic: (A), (B) male gonophores; (C), (D) female gonophores; (E) section of stem with gastrozooid, tentilla, and young gonophore; (F) bract; (G)–(I) nectophores ((G) lateral view; (H), (I) ventral view). Bar = 1 mm.

ranged in at least two rows, bend around them to one side. Detailed studies of the nematocysts have not yet been done. The terminal filament terminates in an expansion.

Remarks. It is not clear where the canals of the nectosac connect with the pedicular canal. Kawamura only noted that all radial canals are of equal length. In this case, they should connect with the pedicular canal at the same point at the tip of the nectosac. The dimensions of the expansion at the apical end of somatocyst may differ even in nectophores of the same colony.

Comparison of the bracts shows that the length of the canals of the phyllocyst and dimensions and configuration of the expansion of the dorsal canal may vary considerably. In my specimens taken from 45 °S, 105°30' W, bracts were found in which the right and left longitudinal canals were mostly of equal length, sometimes one was twice as long as the other. Usually, they do not have an expansion at the ends, unlike other canals. The expanded part of the dorsal canal may be connected with the longitudinal canal by a slender pedicel. Sometimes, this pedicel forms another expansion, as a rule, smaller than the main expansion.

None of the earlier cited studies described the gonophores. Vogt (1854) described the structure and development of the male and female gonads and hypothesized that they later acquire a medusoid form. Kawamura (1915) stated that the gonophores of *R. plicata* resemble those of *Praya cymbiformis*. The description here is based on specimens from the sample mentioned above and from the Atlantic Ocean, made available to me by Ph. Pugh.

Distribution. Mediterranean Sea, Bay of Biscay, North Atlantic ($25^{\circ}41.2' N$, $79^{\circ}02.9' W$, $26^{\circ}35.3' - 35.3' N$, $78^{\circ}11.4' W$, around Bermuda, in waters from the equator to $60^{\circ}N$ and between 14 and $33^{\circ}W$, personal communication from Ph. Pugh), Japan Sea, South Pacific.

Representatives of *R. villafrancae* and *R. haematogaster* are not in our collections and I cannot provide descriptions of these species.

Neorosacea Margulis gen. n.

Synonymy: *Rosacea*: Bigelow, 1911: 201, Bigelow and Sears, 1937: 11; Totton, 1932: 328, 1954: 88, 1965: 116; Biggs et al., 1978: 207; Pugh and Harbison, 1987: 96; Pugh and Youngbluth, 1988: 637; Stepan'yants, 1967: 145. Non *Rosacea* Quoy and Gaimard, 1827: 177.

Prayidae with opposed pair of nectophores, cylindrical, oval or bean-shaped. Height of nectophore always greater than width. There are no ribs or facets on the surface of the nectophore. the nectosac takes up no more than one-fourth of the height of the nectophore. Somatocyst tubular, has ascending and descending stems, may form small lateral branches. Lateral radial canals of the nectosac are loop-shaped.

Diagnosis. Differs from the genus *Rosacea* Quoy and Gaimard in two distinct characters: the presence of a descending stem to the somatocyst and in the loop-shaped form of the lateral radial canals. The apical end of the ascending stem of the somatocyst in *Rosacea* always penetrates into the mesoglea, while the somatocyst itself never bears lateral branches. In *Neorosacea*, the apical end of the ascending stem to the somatocysts only sometimes may penetrate into the mesoglea, while the ascending stem may sometimes have lateral branches.

Another prayine genus having cylindrical nectophores and loop-shaped lateral radial canals of the nectosac is *Craseoa*, which differs in the presence of only an ascending stem to the somatocyst. The genus *Praya* has a significantly branched somatocyst and nectosac canals.

Type species: *Neorosacea bigelowi* sp. n.

The genus *Neorosacea* comprises five species: *N. bigelowi* sp. n., *N. cymbiformis* (delle Chiaje, 1822), *N. flaccida* (Biggs et al., 1978), *N. repanda* (Pugh and Youngbluth, 1988), and *N. limbata* (Pugh and Youngbluth, 1988).

Key to Species of *Neorosacea* Based on the Nectophores

- 1(2) Definitive nectophores differ considerably in the structure of the hydroecium. The hydroecium of N_2 takes up not more than two-thirds of the ventral surface of the nectophore.

The central part of the hydroecium penetrates deeply into the mesoglea, forming a funnel-shaped cavity. The hydroecium of N₁ takes up the entire ventral surface of the nectophore, expanding somewhat in the central part *bigelowi*

Definitive nectophores virtually the same in the structure of the hydroecium. Hydroecium in both nectophores take up entire ventral surface. Central part of the hydroecium of N₂ does not form a funnel-shaped cavity, penetrating deeply into the mesoglea.

Somatocyst never forms accessory branches, its descending stem terminates below the tip of the nectosac.

Apical end of ascending stem to somatocyst in N₁ penetrates into the mesoglea 0.5–1.0 mm, into a special mesogleal cushion. Mesoglea very delicate *flaccida*

Apical end of ascending stem to somatocyst in N₁ usually does not penetrate into the mesoglea; if it does, then there is no mesogleal cushion. The mesoglea appears as a dense gel *cymbiformis*

Somatocyst of both nectophores or one of them forms short accessory branches. Its descending branch terminates at the level or above the apex of the nectosac *repanda*

Somatocyst N₂ forms accessory branches. Descending stem of somatocyst terminates at the level of the apex of the nectosac *repanda*

Somatocyst of N₁ and N₂ forms short accessory branches. Descending stem of somatocyst terminates above the tip of the nectosac *limbata*

Key to Species of *Neorosacea* Based on the Bracts

All three lobes of bract (two hydroecial and one distal ventral) lie in the same plane. Between the two hydroecial and distal lobes there is no sharp boundary.

Apical ends of canals of phyllocyst do not bear distinctly delimited spherical expansions.

Dorsal canal of phyllocyst arises either from the right hydroecial canal or at the place of connection of this canal with the right longitudinal canal *bigelowi*

Dorsal canal of phyllocyst arises at place of connection of left hydroecial and ventral canals *cymbiformis*

Apical ends of canals of phyllocyst have distinctly delimited spherical expansions.

Canals of phyllocyst do not branch *repanda*

Canals of phyllocyst bear accessory branches *limbata*

- 8(1) Bract three-lobed. Two hydroecial lobes turned toward plane of distal lobe at almost 90 degrees. Between the two hydroecial and the distal lobe, there is a sharp boundary
..... *flaccida*

Neorosacea bigelowi Margulis sp. n.
(Fig. 3, (A)–(K))

Synonymy: *Rosacea plicata* Bigelow, 1911: 201, Figs. 7–9; Bigelow and Sears, 1937: 11, Figs. 9–14; Totton, 1954: 88, Figs. 41, 42; 1965: 116, Figs. 65–67; Stepan'yants, 1967: 145, Figs. 91–93. Non *Rosacea plicata* Quoy and Gaimard, 1827: 177, pl. 46, Fig. 4; nec Kawamura, 1915: 319, pl. 7, Figs. 6–8.

Preliminary remarks. In material available to me, there are no colonies of the described species in good condition that could adequately serve as a holotype (neotype). Therefore the type nectophores and gastrozooids with tentilla are taken from one catch and the bract and gonophore from another.

Material. R/V *Vityaz'*, 5th cruise, 16 VII 1950, station 522, 55°28.7' N, 162°50' E, horizon 500–0 m (bract and gonophore); 10th cruise, 3 VI 1952, station 1445, 58°05.3' N, 174°15.8' E, horizon 500–0 m (nectophores, gastrozooids, and tentilla). Holotype deposited in collections of ZIN RAN, St. Petersburg, No. 10218/1, preparations deposited in the same place, No. 12019/2.

Description. Polygastric stage. Definitive nectophores have dense cartilaginous mesoglea. Dimensions of N_1 18 × 9 mm. Hydroecium takes up entire ventral surface of nectophore. Its depth about one-third the width of the nectophore in the deepest middle part, and in the apical and basal parts, the nectophore becomes quite small. The somatocyst lies superficially along the dorsal wall of the hydroecium and consists of ascending and descending stems that terminate before reaching the tip and base of the hydroecium. The pedicular canal, which runs to the canals of the nectosac, is connected with the somatocyst closer to its base. The nectosac extends to about one-fifth the height of the nectophore. Radial canals not evident. The ostial opening is dorsally oriented. The dimensions of N_2 are 16 × 10 mm. Hydroecium of N_2 up about two-thirds of the ventral surface of the nectophore and is funnel-shaped. The depth of the funnel is about two-thirds the width of the nectophore. From the place of termination of the funnel to the base of the nectophore, two rounded outgrowths continue, on the outside side of which there are conoid thickenings. The somatocyst replicates the shape of the dorsal wall of the hydroecium, its ascending and descending stems terminate before reaching the boundaries of the hydroecium. The pedicular canal connecting the somatocyst with the canals of the nectosac arises a little below the middle of the somatocyst, and the canal connecting the somatocyst of both nectophores arises a little above its middle. The nectosac is not deep and takes up a little more than one-fifth the height of the nectophore. The ostial opening is positioned dorsally. The place of connection of the pedicular canal with the radials is also shifted to the dorsal side. The ventral and dorsal radial canals are straight, and the lateral canals are loop-shaped in the form of the letter 'S'. The gastrozooid has a long, light brown pedicel, large stomach, and proboscis, the dimensions of which are difficult to establish because in all gastrozooids the proboscis has the shape of a ridge. The stomach and proboscis are not pigmented.

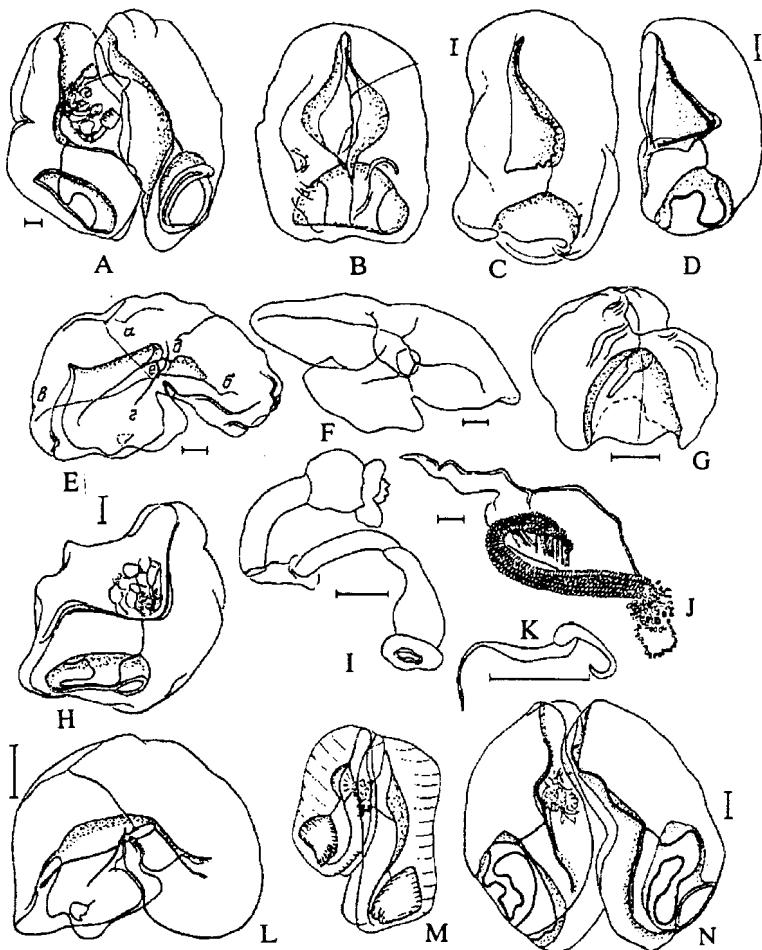


Fig. 3. Zooids of *Neorosacea bigelowi* sp. n. (A)–(K) and *N. cymbiformis* (M)–(N): (A), (M), (N) Definitive ectophores connected together; (B)–(D), (H) ectophore N_2 ; (E), (F), (L) bracts; (G) gonophore; (I) gastrozooid; (J) tentillum; (K) schematic representation of the structure of the tentillum [(a)–(f) canals of the phyllocysts ((a) dorsal, (b) ventral, (c) left hydroecial, (d) right hydroecial, (e) left longitudinal, (f) right longitudinal]; (C), (D) ectophores from the Pacific section of the Subantarctic, (H) ectophore from Bering Sea, (M) after Bigelow and Sears, 1937 (enlarged), (N) colony from Southern Atlantic]. Bar: (J) 0.1 mm, (A)–(I), (K) 1 mm.

The pedicel of the tentillum is in the form of flat lobe with long narrow base. The place of attachment divides the tentillum into two unpaired parts—a smaller rounded or oval and longer elongated part in the form of a question mark. Coming off the rounded part is an almost round transparent plate, the outer edge of which is ornamented with small nematocysts. The cnidoband of the young tentillum is pressed closely against the expanded part of the pedicel; the impression is cre-

ated that the slender pedicel is attached to the long part of the cnidoband at the place of the bend. Stepan'yants (1967) calls the nematocysts in the tentillum anacophores, anisorhizae, homotichous and macrobasic mastigophores.

Eudoxid. Bract oval, measures 10 × 6 mm, laterally compressed, divided into three lobes—two hydroecial and one ventral. The dorsal surface is convex. Right hydroecial lobe smaller than left and bears small mesogleal outgrowth (valve) on inner side. Six canals of phyllocyst well defined: dorsal, ventral, right and left longitudinal and right and left hydroecial. There is a central organ. The dorsal canal arises from the right hydroecial canal, in its proximal part.

Gonophore. Height of young nectophore a little more than 3 mm, width almost 4 mm. Gonophore asymmetrical due to a flat lobe projecting apically. Nectosac takes up around two-thirds the height of the gonophore. Pedicular canal has two equal branches. Radial canals of nectosac straight.

Remarks. In young colonies of *N. bigelowi*, the shape and depth of the hydroecium of N_1 are close to those on N_2 of the adult colonies. With age, the conoid mesogleal outgrowths smooth out at the base of the central part of the nectophore. In the collections of ZIN RAN, St. Petersburg, nectophores have been found in which the edge of the hydroecium, especially on N_2 , is not even, forms large teeth in the lower half that smooth out as the nectophore enlarges. Several nectophores of N_2 have been found in which the apical end of the somatocyst penetrates a little into the mesoglea. The somatocyst may be in the form of a wavy tube. The lateral radial canals of the nectosac may be W-shaped and not S-shaped (Bigelow and Sears, 1937). Variations in the bractal structure are related to the fact that the valve may be lacking from the inner surface of the left hydroecial lobe. The most common variations in the structure of the phyllocyst are associated with the structure of the longitudinal canal which may be very short, with the left branch sometimes not at all expressed. The dorsal canal in some bracts arises at the places of connection of the right longitudinal and hydroecial canals.

Totton (1965) describes a larval nectophore that is oval or spherical. The opening of the hydroecium is narrow, slit-shaped or oval. There are two short stems to the somatocyst coming off to the central organ. The opening of the nectosac is directed basally. The lateral radial canals are weakly arched.

Diagnosis. Among species of *Neorosacea*, *N. bigelowi* is distinguished by the fact that N_1 and N_2 differ based on the structure of the hydroecium. In the closest species, *N. cymbiformis*, both nectophores resemble that of N_1 of *N. bigelowi*. Bigelow (1911a) and Bigelow and Sears (1937) pointed out this similarity. In the latter work, the authors hypothesize that the pedicular canal, which connects the somatocyst with the stem of the colony, in N_1 of *N. bigelowi* arises close to the apical end of the somatocyst, and in *N. cymbiformis* it arises closer to the middle. However, that is still not enough comparative material to be confident of this difference.

Distribution. *N. bigelowi* is a widely distributed species, the main range of which is in the subtropical and, perhaps, tropical circulations in the Atlantic, Pacific, and Indian oceans. In the North Atlantic, the waters of the North Atlantic Current transport colonies to Iceland and the Faeroe Islands. In the North Pacific, *N. bigelowi* is found in the Bering Sea, brought there by trop-

ical waters. In the southern hemisphere, besides the subtropical regions, *N. bigelowi* is usually found in the Subantarctic and sometimes the Antarctic (Margulis, 1989, 1992). Colonies occur from surface to deep waters, but primarily in intermediate waters (Margulis, 1984).

***Neorosacea cymbiformis* (delle Chiaje, 1822)**
(Fig. 3, (L)–(N))

Synonymy: see Totton, 1965: 118 for *Rosacea cymbiformis*.

Description. Polygastric stage. Definitive nectophores with dense mesoglea. Both nectophores with almost identical structure. Hydroecium in both nectophores takes up entire ventral surface of nectophore and approximately one-third its width. Hydroecial cavity expands somewhat in the central portion, where the stem of the colony is attached. Somatocyst tubular, with ascending and descending stems of equal length or with the ascending one a little longer. The descending stem terminates in about the middle of the height of the nectosac or even lower. Usually the entire somatocyst lies along the dorsal wall of the hydroecium, but individuals are found in which the apical end of somatocyst penetrates slightly into the mesoglea without expanding. The nectosac takes up about one-fourth of the height of the nectophore. The opening of the nectosac is shifted to the dorsal side. The dorsal and ventral radial canals are straight. The lateral radial canals are W-shaped or form a complex loop, the main part of which is parallel to the ostial opening of the nectosac.

Eudoxid. Bract with same structure as in *N. bigelowi*, but differs only in having the dorsal canal of phyllocyst coming off the longitudinal canal, more proximal to its right branch.

Gonophores with same structure as in *N. bigelowi*.

Remarks. As with *N. bigelowi*, it is still not possible to examine all structural variations of the lateral radial canals. They are always loop-shaped, and in the drawings provided by some workers (Gegenbaur, 1854; Bigelow, 1911a; Totton, 1965), the loops are directed vertically with respect to the ostial plane. In colonies of *N. cymbiformis* taken from different parts of the Subantarctic (colonies deposited at the Department of Invertebrate Zoology, Biology Faculty of MGU) these loops are parallel to the ostial opening.

Distribution. *N. cymbiformis* is found considerably more rarely than *N. bigelowi*. Colonies have been found in the Atlantic off the coast of Scotland, in the Bay of Biscay and around the Azores; in the Mediterranean; Indian Ocean sector of the Subantarctic; in the Pacific Ocean around Valparaiso to 48 °S.

Because the other species of this genus are not represented in our collections and are known only from the original descriptions, they are not described here.

Conclusion

Based on my present revision of the genus *Rosacea* Quoy et Garnard and taking into account that *Prayoides intermedia* Leloup, 1934, is the juvenile stage of one of the species of *Praya*

(Pugh, 1992), and that *Neotocarmen intermedia* Alvariño, 1983, is also considered a juvenile colony of *Praya dubia* (Pugh and Harbison, 1987), it should be accepted that the subfamily Prayinae at present includes eight genera: *Rosacea* Quoy and Gaimard, 1827, *Neorosacea* gen. n., *Praya* Quoy and Gaimard in Blainville, 1834, *Prayola* Carre, 1969, *Lilyopsis* Chun, 1885, *Stephanophyes* Chun, 1888, *Craseoa* Pugh and Harbison, 1987, and *Mistoprayina* Pugh and Harbison, 1987.

Pugh and Harbison (1987) divided all prayine genera into two groups based on the structure of the nectophores: one includes species with cylindrical nectophores, the other, species with conoid nectophores. I note that, in the first group, the nectosac never occupies more than one-half the height of the nectophore, and in the other group it always takes up a greater part of the nectophore. Within each group, the genera differ from each other in a combination of characters of the somatocyst and lateral radial canals of the nectosac. The following key to genera of the subfamily takes all this into account.

Key to Genera of the Subfamily Prayinae

- 1(8) Nectophores cylindrical. Height always greater than width. Nectosac takes up less than one-half the height of the nectophore.
 - 2(5) Only ascending stem to somatocyst present.
 - 3(4) All canals of nectosac straight *Rosacea*
 - 4(3) Not all canals of nectosac straight. Lateral radial canals loop-shaped *Craseoa*
 - 5(2) Ascending and descending stems of somatocyst present.
 - 6(7) Ventral and dorsal canals of nectosac straight, lateral canals loop-shaped. Somatocyst may form small lateral branches *Neorosacea*
 - 7(6) All canals of nectosac strongly branched. Somatocyst always forms branching lateral branches *Praya*
 - 8(1) Nectophores conoid, height greater than width. Nectosac takes up more than one-half the height of the nectophore.
 - 9(12) Only ascending stem of somatocyst present.
 - 10(11) More than half the length of the somatocyst in apical part penetrates into the mesoglea *Lilyopsis*
 - 11(10) Apical part of somatocyst does not penetrate into the mesoglea *Prayola*
 - 12(9) Ascending and descending stems to somatocyst present.

13(14) Ascending stem of somatocyst tubular, not branched *Mistoprayina*

14(13) Ascending stem of somatocyst branched *Stephanophyes*

I thank S.D. Stepan'yants for useful criticism, valuable comments and advice, M.A. Safronov and A.B. Tsetlin for advice during the study and Philip Pugh for material on *Rosacea plicata*.

Literature Cited

- Bigelow, H.B. 1911. Biscayan plankton collected during the cruise of H.M.S. *Research*, 1900. XIII. The Siphonophora. *Trans. Linn. Soc. Zool.*, 10, 337–358.
- Bigelow, H.B. 1911a. The Siphonophorae. Reports on the scientific results of the expedition to the eastern tropical Pacific in charge of Alexander Agassiz, by the U.S. Fish Commission steamer *Albatross* from October 1904 to March 1905. *Mem. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll.*, 38, 171–401.
- Bigelow, H.B., and M. Sears. 1937. Siphonophorae. *Rep. Danish Oceanogr. Exped. Mediter. Adjacent Seas*, Vol. 2, *Biol.*, 3–144.
- Biggs, D.C., P.R. Pugh, and C. Carre. 1978. *Rosacea flaccida* n. sp., a new species of siphonophore (Calycophorae, Prayinae) from the North Atlantic Ocean. *Beaufortia*, 27 (340), 207–218.
- Blainville, H.M. 1934. *Manuel d'actonologie ou de zoophytologie*.
- Chun, C. 1898. Über K.C. Schneider's System der Siphonophoren. *Zool. Anz.*, 21, 289–305.
- Fewkes, J.W. 1990. Contribution to a knowledge of the tubular jellyfishes. *Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll.*, 6, 127–146.
- Gegenbaur, C. 1854. Beiträge zur naheren Kenntniss der Schwimmpolipen (Siphonophoren). *Zeitschr. Wiss. Zool.*, 5, 285–344.
- Haeckel, E. 1888. Report on the Siphonopora collected by H.M.S. *Challenger* during the years 1873–1876. *Rep. Sci. Results ... H.M.S. Challenger. Zoology*, 28, 1–379.
- Kawamura, T. 1915. Calycomorphae. III. *Zool. Mag. Tokyo*, 55, 317–324.
- Kefferstein, W., and E. Ehlers. 1861. *Zoolofische Beiträge gesammelt in Winter 1859–1860 in Neapel und Messina*. Leipzig, 1–34.
- Kölliker, A. 1853. *Die Schwimmpolypen oder Siphonophoren von Messina*. Leipzig, 1–96.
- Margulis, R.Ya. 1984. Relationship between the vertical distribution of siphonophores of the World Ocean and water mass boundaries. *Zhurn. Obshch. Biol.*, 45 (4), 472–479.
- Margulis, R.Ya. 1989. Distribution of tropical siphonophores in the North and South Atlantic and Pacific oceans. *Vestn. MGU, Ser. 16, Biol.*, 2, 52–59.
- Margulis, R.Ya. 1992. Siphonophores of the Indian Ocean sector of Antarctica. *Antarktika*, 30, 125–134.
- Moser, F. 1924. Die larvalen Verhältnisse der Siphonophoren in neueren Beleuchtung. *Zoologia*. Stuttgart, XXVIII, 1 (73), 1–52.
- Pugh, P.R. 1992. *Desmophyes haematogaster*, a new species of Prayne Siphonophore (Calycophorae, Prayidae). *Bull. Mar. Sci.*, 50 (1), 89–96.
- Pugh, P.R. 1992a. The status of the genus *Prayoides* (Siphonophora: Prayidae). *J. Marine Biol. Assoc. U.K.*, 72, 895–909.

- Pugh, P.R., and G.R. Harbison. 1987. Three new species of prayine Siphonophore (Calycophorae, Prayidae) collected by a submersible, with notes on related species. *Bull. Marine Sci.*, **41** (1), 68–91.
- Pugh, P.R., and M.J. Youngbluth. 1988. Two new species of prayine Siphonophore (Calycophorae, Prayidae) collected by the submersibles Johnson-Sea-Link II and II. *J. Plankton Res.*, **10** (4), 637–657.
- Quoy, J.R., and J.P. Gaimard. 1827. Observations zoologiques faites à bord de l'*Astrolabe* en Mai 1826, dans le détroit de Gibraltar. *Ann. Sci. Nat. Paris*, **10**, 172–193.
- Schneider, K.C. 1898. Mitteilungen über Siphonophoren. III. Systematische und andere Bemerkungen. *Zool. Anz.* **21**, 73–95.
- Stepan'yants, S.D. 1967. *Sifonofory morey SSSR i severnoy chasti Tikhogo oceana* (Siphonophores of the seas of the USSR and North Pacific). Leningrad, Nauka.
- Totton, A.K. 1954. Siphonophora of the Indian Ocean together with systematic and biological notes on related specimens from other oceans. *Discovery Rept.*, **28**, 1–162.
- Totton, A.K. 1965. *A Synopsis of the Siphonophora*. London, Brit. Mus. Nat. Hist.
- Vogt, C. 1851. *Zoologischen Briefe*. II. Frankfurt, 138–141.
- Vogt, C. 1854. Sur les Siphonophores de la Mer de Nice. *Mem Inst. Geneva*, **1**, 1–164.