

(Communication reçue le 26 mai 1967.)

UNE SALPE PEU CONNUE, *THALIA LONGICAUDA* (QUOY & GAIMARD, 1824)

par J. GODEAUX

RÉSUMÉ. — Les formes solitaire et agrégée de *Thalia longicauda* sont décrites et comparées aux formes correspondantes de *Thalia democratica*. Les relations entre les deux espèces sont examinées et on conclut à la validité de l'espèce *Thalia longicauda* QUOY et GAIMARD.

Thalia longicauda a été observée pour la première fois en 1824 par QUOY et GAIMARD qui ont attiré l'attention sur la disposition des muscles transversaux et sur l'existence des deux longs prolongements postérieurs chez la forme solitaire. Elle a été redécrise plus tard par TRAUSTEDT (1885) sous le nom de *Salpa flagellifera*, variété de *Salpa democratica mucronata*, puis étudiée par APSTEIN (1905) auquel nous devons l'essentiel de nos connaissances. La description est restée incomplète (METCALF, 1919).

MATÉRIEL.

Grâce à l'amabilité de M. S. Frontier, planctonologue attaché à la station ORSTOM de Nosy-Bé, que je remercie vivement, j'ai pu étudier une petite collection de Thaliacés récoltés par M. Grua dans les parages des îles Saint-Paul et de Nouvelle-Amsterdam au cours de l'été austral 1958-1959. Les échantillons ont été prélevés les 1^{er} et 2 janvier 1959, près de Saint-Paul et les 9 et 16 décembre 1958, 23 janvier 1959 et 3, 9 et 11 mars 1959 près de Nouvelle-Amsterdam. Les échantillons renfermaient, à côté d'Appendiculaires et de deux *Salpa cylindrica* CUVIER (F.S. et F.A.), de nombreuses formes solitaires et agrégées de *Thalia longicauda* QUOY et GAIMARD. Les échantillons (fixés au formol ou parfois à l'alcool) ont été étudiés après traitement par le rouge chlorantine Ciba qui met en évidence la musculature sans colorer exagérément la tunique.

OBSERVATIONS.

A) Distribution.

Thalia longicauda est une espèce de l'hémisphère austral. APSTEIN (1905 et 1906) la signale dans l'Océan Atlantique, en quantités importantes, entre 20° et 40° S et 0° et 20° E (courant du Benguela), dans l'Océan Indien, à l'est du Cap (courant des Aiguilles), un peu au nord de la Nouvelle-Amsterdam et dans l'Océan Pacifique à l'est de l'Australie. APSTEIN note à l'endroit des captures des températures de surface allant de $16^{\circ}1$ à $21^{\circ}4$, ce que confirme KRÜGER (1939) avec les pêches du *Meteor* dans l'Atlantique Sud. Près de Saint-Paul et de Nouvelle-Amsterdam, les températures sont comprises (ROUCH, p. 56) entre $16^{\circ}8$ (février) et $12^{\circ}3$ (septembre). Toutefois, *Thalia longicauda* se rencontrerait à grande profondeur (KRÜGER) où règnent des températures de l'ordre de 4 à 5° . L'extension de cette espèce est limitée vers le nord; sauf une observation isolée en Mer d'Arabie (SEWELL, 1953), cette Salpe n'a jamais été signalée dans les eaux plus chaudes : METCALF (îles Philippines), YOUNT (Pacifique central), THOMPSON (S.-E. de l'Australie), BARY (Nouvelle-Zélande), GODEAUX (Canal du Mozambique, inédit; Atlantique équatorial, 1963 et inédit).

B) Description.

1^o Forme solitaire.

La forme solitaire se distingue de *Thalia democratica* par

- a) la disposition des anneaux musculaires (I, II et III, IV et V) qui restent parallèles au lieu de se rapprocher, voire de s'accorder, sur la ligne méiodorsale;
- b) la longueur un peu plus importante des processus postérieurs et
- c) l'absence de toute excroissance tunicale secondaire du côté aboral (fig. 1).

L'oozoïde en forme de tonnelet atteint une taille proportionnellement considérable avant de se dégager du blastozoïde-mère : des spécimens de la forme agrégée longs de 8 à 9 mm (14 à 15 mm avec la tunique) hébergent un oozoïde de 7 à 8 mm de long, prolongements postérieurs non compris. L'oozoïde occupe pratiquement tout le volume de la cavité du blastozoïde, dont la barre branchiale est étirée et rejetée à gauche. Ces

oozoïdes portent encore un reste du placenta et, quoique le moment de leur libération soit éloigné, le stolon est constitué, strobilisé et forme la première demi-spire. A ce stade, les prolongements ont de 9 à 10 mm de longueur et sortent par le siphon cloacal maternel. La base de ces processus est occupée par une expansion tubulaire de l'hémocoele.

Les oozoïdes libres atteignent près de 20 mm (17 sans la tunique, peu adhérente) et portent des prolongements de 8 à 12 mm.

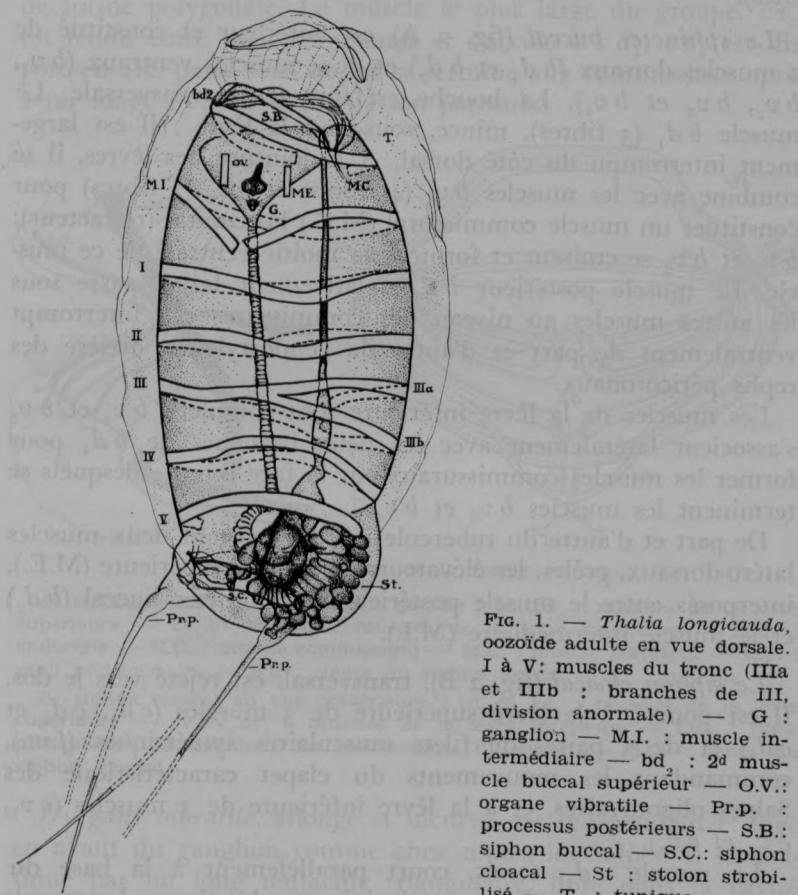


FIG. 1. — *Thalia longicauda*, oozoïde adulte en vue dorsale. I à V: muscles du tronc (IIIa et IIIb : branches de III, division anormale) — G : ganglion — M.I. : muscle intermédiaire — bd₂ : 2nd muscle buccal supérieur — O.V. : organe vibratile — Pr.p. : processus postérieurs — S.B. : siphon buccal — S.C. : siphon cloacal — St : stolon strobilisé — T. : tunique.

La musculature du tronc (fig. 1) comprend 6 muscles indépendants. Le premier (M.I.) est brièvement interrompu du côté dorsal; ses deux branches supérieures sont infléchies en V der-

rière le ganglion. Les quatre muscles suivants (I, II, III et IV) sont complets (et non interrompus ventralement comme les représente TRAUSTEDT) et courent parallèlement. Tout au plus, I et III montrent-ils une discrète tendance à se rapprocher de II sur la face dorsale. Le muscle IV touche l'extrémité postérieure de l'endostyle. Le dernier muscle (V) est largement ouvert en dessous : chez l'embryon, il laisse la place au placenta. Il n'est pas rare d'observer des liaisons entre muscles ou des subdivisions anormales (fig. 1 : III divisé à droite en 2 branches).

Le sphincter buccal (fig. 2 A) est antérieur et constitué de 2 muscles dorsaux ($b d_1$ et $b d_2$) et de 4 muscles ventraux ($b v_1$, $b v_2$, $b v_3$ et $b v_4$). La bouche est une fente transversale. Le muscle $b d_1$ (3 fibres), mince, sous-tend la lèvre : il est largement interrompu du côté dorsal. A la jointure des lèvres, il se combine avec les muscles $b v_1$ (4 fibres) et $b v_2$ (2 fibres) pour constituer un muscle commissural (M.C.) horizontal (rétracteur); $b v_1$ et $b v_2$ se croisent et forment la moitié ventrale de ce muscle. Le muscle postérieur $b d_2$, relativement large, passe sous les autres muscles au niveau des commissures et s'interrompt ventralement de part et d'autre de l'endostyle en arrière des replis péricoronaux.

Les muscles de la lèvre inférieure sont complets. $b v_1$ et $b v_2$ s'associent latéralement avec les deux branches de $b d_1$ pour former les muscles commissuraux sur la face interne desquels se terminent les muscles $b v_3$ et $b v_4$.

De part et d'autre du tubercule vibratile siègent deux muscles latéro-dorsaux, grèles, les élévateurs de la lèvre supérieure (M.E.), interposés entre le muscle postérieur du sphincter buccal ($b d_2$) et le muscle intermédiaire (M.I.).

Le siphon cloacal (fig. 2 B), transversal, est rejeté vers le dos. Il est pourvu à la lèvre supérieure de 3 muscles ($c d_1$, $c d_2$ et $c d_3$) et de 3 paires de filets musculaires symétriques (f.m.), commandant les mouvements du clapet caractéristique des Salpes oligomyaires, et à la lèvre inférieure de 3 muscles ($c v_1$, $c v_2$ et $c v_3$).

Le muscle $c d_1$, étroit, court parallèlement à la base du clapet et dépasse quelque peu la jointure des lèvres. Le muscle $c d_2$, le plus large du groupe, situé un peu en retrait de la lèvre, s'achève, par delà la commissure, un peu en dessous de l'extrémité de $c d_1$. Quant à $c d_3$, muscle en arc, à concavité dirigée

vers l'arrière, il se poursuit pareillement sous cd_2 . Le clapet est commandé par les filets (*f.m.*) attachés d'une part au milieu de la base du volet et en dedans de cd_1 et d'autre part à hauteur des commissures (fig. 2 B). La musculature de la lèvre inférieure offre une disposition plus complexe. Les trois muscles se croisent ou se chevauchent. Le muscle cv_1 , composé de 2 groupes symétriques de 3 fibres plus ou moins indépendantes, suit le bord de la lèvre, échancrée en son milieu. A ce niveau, les fibres dessinent un angle aigu et se soudent en arrière d'une part au muscle cv_3 , d'autre part à une plage d'épithélium épaisse de forme polygonale. Le muscle le plus large du groupe, cv_2 , est tendu entre les commissures et s'accorde à cd_3 ; cv_3 est disposé en arc, passe sous cv_2 et se termine aux commissures après avoir longé cv_1 sur la fin de son parcours.

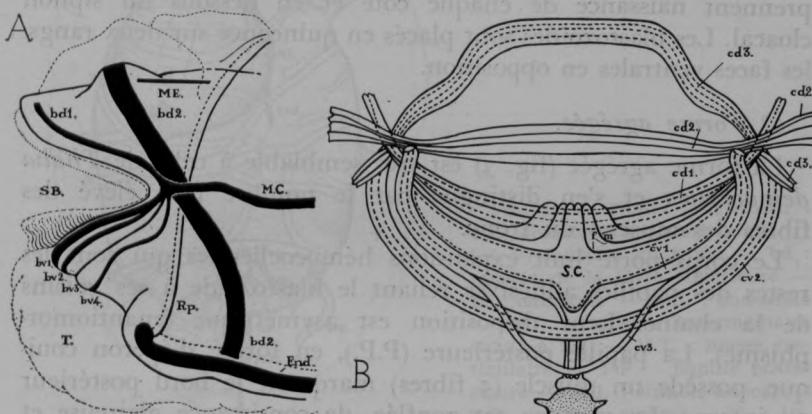


FIG. 2. — Siphons de la forme solitaire.

A) siphon buccal en vue latérale gauche. bd_1, bd_2 : muscles de la lèvre supérieure — bv_1, bv_2, bv_3, bv_4 : muscles de la lèvre inférieure — End. : endostyle — M.C. : muscle commissural — M.E. : muscle élévateur — R.P. : repli péricoronaire — S.B. : fente du siphon buccal — T. : tunique.

B) siphon cloacal en vue postérieure : cd_1, cd_2, cd_3 : muscles de la lèvre supérieure — $cv_1, cv_2, cv_3, cv_4, cv_5$: muscles de la lèvre inférieure — f.m. : filets musculaires commandant les mouvements du clapet — S.C. : fente du siphon cloacal.

L'organe vibratile, allongé et incurvé, est indépendant et logé en avant du ganglion comme chez toutes les Salpes. Il se continue par un long tentacule triangulaire, libre dans la cavité pharyngienne et dépourvu de gouttière vibratile.

Le ganglion nerveux, globuleux, est surmonté par un groupe de trois ocelles disposés en fer à cheval à concavité antérieure. Les

ocelles sont séparés les uns des autres et comprennent du côté externe une couche de cellules à pigment brunâtre (plates dans les ocelles latéraux, élevées dans l'ocelle postérieur) et du côté interne une couche de cellules rétinienques allongées, à rhabdomes colorés par le bleu de méthyle. Il ne semble pas exister de glandes subneurales.

L'anse digestive est constituée d'un œsophage à ouverture évasée, d'une ample poche stomacale et d'un intestin tubulaire, l'anus s'ouvrant à gauche. Sous l'anse digestive siège l'éléoblaste, encore visible sur des embryons de 8 mm de long, à stolon déjà strobilisé.

Le stolon enveloppe le nucleus et est protégé par un amas tunical arrondi, flanqué par les 2 prolongements postérieurs qui prennent naissance de chaque côté et en dessous du siphon cloacal. Les blastozoïdes sont placés en quinconce sur deux rangs, les faces ventrales en opposition.

2° Forme agrégée.

La forme agrégée (fig. 3) est très semblable à celle de *Thalia democratica* et s'en distingue par le nombre plus élevé des fibres des muscles du tronc.

Le corps porte huit expansions hémocoeliennes qui sont les restes des papilles adhésives reliant le blastozoïde à ses voisins de la chaîne. Leur disposition est asymétrique (enantiomorphisme). La papille postérieure (P.P.), en forme d'éperon conique, possède un muscle (5 fibres) marquant le bord postérieur ou interne. La tunique est gonflée, de consistance glaireuse et n'adhère qu'au niveau des siphons.

La musculature du tronc (fig. 3) comprend 5 muscles répartis entre 2 groupes. Le groupe antérieur est constitué des muscles I, II et III qui s'accolent sur la face dorsale. Le groupe postérieur est formé du muscle IV et du muscle V (IV b d'après M. M. METCALF) grêle. Tous ces muscles sont interrompus ventralement. Les deux branches de I s'arrêtent à distance de l'endostyle. Les extrémités des muscles II et III, plus ou moins tordues vers l'arrière, se rapprochent de celles du muscle IV dont les branches inférieures courent parallèlement à la ligne médiо-ventrale. Le muscle V, très court, se termine à la hauteur des commissures cloacales. Les liaisons aberrantes entre muscles ne sont pas rares. Quant au muscle intermédiaire (M.I.), il est rejeté en avant et accolé sur sa plus grande longueur au muscle buccal *b d₃*.

Le nombre de fibres composant les cinq muscles du tronc est variable (tableau I); le total (43 mesures) oscille, pour le côté gauche, de 29 à 38 et, pour le côté droit, de 27 à 37 (avec une valeur aberrante de 24). Chez *Thalia democratica*, les valeurs sont, dans la majorité des cas, 16 et 16, tant pour des spécimens de la Méditerranée (Villefranche-sur-Mer) que de l'Océan Indien (Nosy-Bé); les valeurs extrêmes observées sont pour le côté gauche, 13 et 20 et pour le côté droit, 16 et 22.

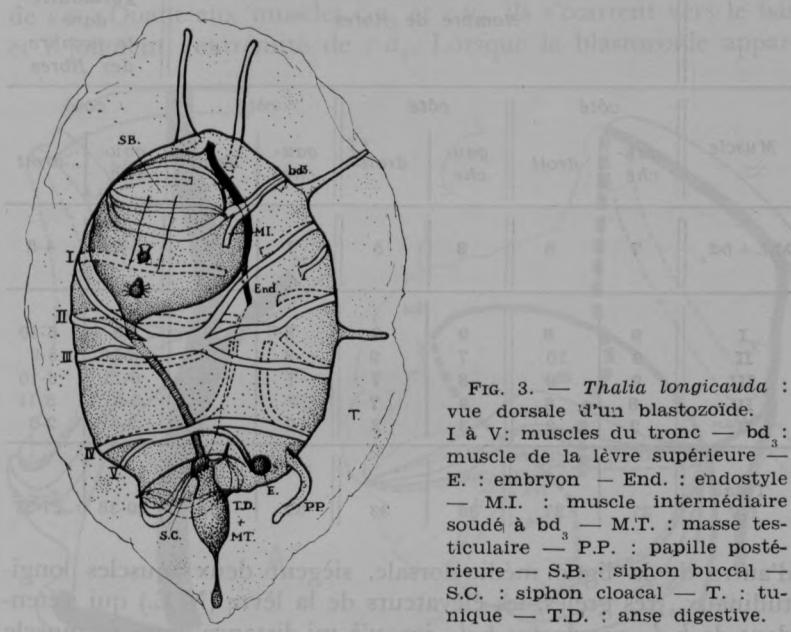


FIG. 3. — *Thalia longicauda* :
vue dorsale d'un blastozoïde.
I à V: muscles du tronc — bd_3 :
muscle de la lèvre supérieure —
E : embryon — End. : endostyle —
M.I. : muscle intermédiaire
soudé à bd_3 — M.T. : masse tes-
ticulaire — P.P. : papille posté-
rieure — S.B. : siphon buccal —
S.C. : siphon cloacal — T. : tu-
nique — T.D. : anse digestive.

L'asymétrie observée chez *Thalia longicauda* au niveau des muscles se retrouve occasionnellement chez *Thalia democratica*. Il n'est pas possible d'expliquer cette asymétrie par l'âge des blastozoïdes ni par leur position sur la chaîne. Par exemple, pour quatre individus voisins d'une même chaîne, les valeurs trouvées sont pour les 2 blastozoïdes de gauche (35-33) et (29-32) et pour les 2 de droite (29-32) et (29-31) respectivement.

Le sphincter buccal (fig. 4 A) est constitué par trois muscles dorsaux (bd_1 , bd_2 et bd_3) et trois muscles ventraux (bv_1 , bv_2 et bv_3). La lèvre supérieure est festonnée et porte un volet vertical actionné par bd_1 ; en arrière de la lèvre, court bd_2 . Les deux muscles se rejoignent, en se croisant, au niveau de la join-

ture des lèvres et s'associent à $b v_2$ en un muscle commissural (M.C.) mince. Le muscle $b d_3$ (trois à quatre fibres) se poursuit jusque près de l'endostyle; il est rejoint par le muscle intermédiaire (M.I. — deux à trois fibres) au niveau de la commissure. Sa fibre la plus antérieure se termine peu après. De part et

TABLEAU I.

Muscle	Nombre de fibres								Variabilité dans le nombre des fibres	
	côté		côté		côté		côté			
	gauche	droit	gauche	droit	gauche	droit	gauche	droit		
M.I. + bd_3	7	6	8	5	7	7	5-8	4-8		
I	9	8	9	8	8	8	7-9	6-10		
II	9	10	7	9	8	10	5-10	5-9		
III	9	9	8	7	7	8	6-11	6-10		
IV	8	8	9	7	7	6	5-9	5-11		
V	2	2	3	2	2	3	2-3	2-3		
Total I-V	37	37	36	33	32	33	29-38	27-37		

d'autre de la ligne médio-dorsale, siègent deux muscles longitudinaux, très grêles, les élévateurs de la lèvre (M.E.) qui s'étendent de $b d_1$, par-dessus $b d_3$, jusqu'à mi-distance entre ce muscle et le ganglion nerveux. Contre $b d_1$, le muscle se courbe, s'enfonce et ses deux fibres s'écartent en V. La lèvre inférieure porte aussi un clapet, dépourvu de muscle. Les muscles $b v_1$ et $b v_3$ se rejoignent un peu en dessous de la commissure, tandis que $b v_2$, après avoir enjambé $b v_1$, se joint aux muscles dorsaux.

Le siphon cloacal est nettement asymétrique et l'arrangement de ses muscles est lié à la position du blastozoïde sur la chaîne.

La lèvre dorsale comprend quatre muscles ($c d_1$, $c d_2$, $c d_3$, minces, et $c d_4$, relativement large); la lèvre ventrale n'en compte que trois ($c v_1$, $c v_2$ et $c v_3$) parallèles, très minces. La fig. 4 B se rapporte à un individu gauche. Du côté droit, les trois premiers

muscles dorsaux et les ventraux convergent en un muscle commissural (M.C.) qui passe sous l'arcade dessinée par cd_4 et atteint le muscle V. En outre cd_1 et cd_2 se joignent sur la ligne médiane. Le muscle cd_4 est continu dorsalement et largement ouvert en dessous. Du côté opposé, la disposition est moins régulière. Si cd_2 et cd_3 rejoignent une branche cv'_1 détachée de cv_1 pour former le muscle commissural qui se termine au même niveau que la branche gauche du muscle V, le muscle cd_1 contourne la jointure des lèvres et se poursuit dans cv''_1 , autre partie de cv_1 . Quant aux muscles cv_2 et cv_3 , ils s'écartent vers le bas et rejoignent l'extrémité de cd_4 . Lorsque le blastozoïde apparaît

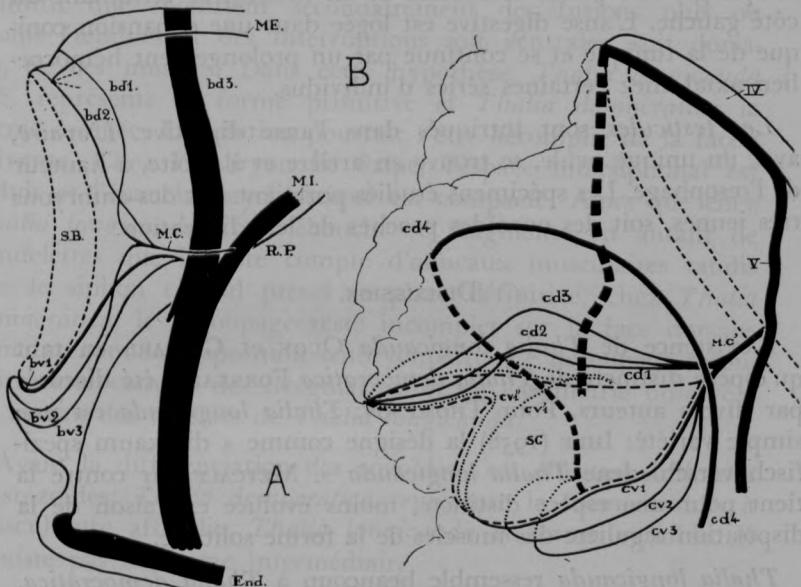


FIG. 4. — Siphons de la forme agrégée.

A) siphon buccal en vue latérale gauche : bd_1, bd_2, bd_3 : muscles de la lèvre supérieure — bv_1, bv_2, bv_3 : muscles de la lèvre inférieure — End. : endostyle — M.C. : muscle commissural — M.E. : muscle élévateur — M.I. : muscle intermédiaire — S.B. : ouverture du siphon buccal — R.P. : repli péricoronaire.

B) siphon cloacal d'un blastozoïde « gauche » en vue latérale droite : IV et V : muscles du tronc — cd_1, cd_2, cd_3, cd_4 : muscles de la lèvre supérieure — $cv_1, cv_2, cv_3, cv_4, cv''_1, cv''_2, cv''_3$: muscles de la lèvre inférieure — M.C. : muscle commissural (en traits pleins : muscles du côté droit, en traits interrompus : muscles du côté gauche) — S.C. : ouverture du siphon cloacal.

L'asymétrie est visible au niveau des muscles commissuraux et aux extrémités de cd_4 .

tient au côté droit du stolon, la disposition des muscles est renversée. L'énanthiomorphisme se marque donc au niveau du siphon cloacal, comme au niveau de la grosse papille adhésive postérieure.

L'organe vibratile, logé en avant du ganglion, se continue également en arrière par un tentacule de forme triangulaire, libre.

Le ganglion nerveux est ovoïde. La disposition des ocelles diffère de celle décrite dans la forme solitaire. Les *ocelles* siègent sur la face antéro-ventrale du ganglion et forment un amas irrégulier.

L'anse digestive comprend, comme chez la forme solitaire, un œsophage, une poche stomacale et un intestin se terminant du côté gauche. L'anse digestive est logée dans une expansion conique de la tunique et se continue par un prolongement hémocoelien axial chez certaines séries d'individus.

Les testicules sont intriqués dans l'anse digestive. *L'ovaire*, avec un unique ovule, se trouve en arrière et à droite, à hauteur de l'œsophage. Les spécimens étudiés portaient soit des embryons très jeunes, soit des oozoïdes proches de leur libération.

DISCUSSION.

L'existence de *Thalia longicauda* QUOY et GAIMARD en tant qu'espèce distincte de *Thalia democratica* FORSKAL a été discutée par divers auteurs. Pour THOMPSON, *Thalia longicauda* est une simple variété; IHLE (1958) la désigne comme « die kaum spezifisch verschiedene *Thalia longicauda* ». METCALF par contre la tient pour une espèce distincte, moins évoluée en raison de la disposition régulière des muscles de la forme solitaire.

Thalia longicauda ressemble beaucoup à *Thalia democratica*. Les deux espèces ont notamment le même nombre de muscles du tronc, la même disposition de ces muscles dans la forme agrégée, la même armature aux siphons et notamment l'asymétrie observée au niveau du siphon atrial de la forme agrégée. Les deux espèces se distinguent par la disposition des muscles du tronc, par la longueur relative des processus postérieurs, par la présence ou l'absence des excroissances tunicales secondaires de la région atriale chez les formes solitaires et par le nombre de fibres composant les muscles des formes agrégées.

Thalia longicauda, austral, est plus sténotherme que *Thalia democratica* qui se rencontre par exemple dans l'Atlantique du

40° S au 60° N et au sud du 40° S dans l'Océan Indien et dans des eaux dont la température peut être inférieure à 10° C ou supérieure à 25° C. Les aires de dispersion des deux espèces chevauchent. Il n'existe pas de forme intermédiaire.

Les Salpes dérivent d'Ascidies du type aplousobranche dont le siphon cloacal, dorsal à l'origine, s'est progressivement placé à l'opposé du siphon buccal. Cette position dorsale se retrouve d'ailleurs transitoirement chez les jeunes embryons de *Thalia democratica*. La musculature du tronc des Salpes, logée derrière le ganglion, répond aux muscles atriaux de l'Ascidiacé; la disposition en anneaux complets et parallèles représente l'état primitif que modifient secondairement des fusions plus ou moins étendues et des interruptions soit ventrales, soit dorsales, de ces muscles. Dans cette hypothèse, *Thalia longicauda* F.S. représente la forme primitive et *Thalia democratica* la forme évoluée. L'évolution pourrait s'être accomplie de la façon suivante. Chez l'embryon de Salpe, l'espace intersiphonal est réduit et l'ébauche myoblastique est compacte. Alors que chez *Thalia longicauda*, cette ébauche se fragmente en autant de bandelettes que l'adulte compte d'anneaux musculaires tandis que le siphon cloacal prend sa place définitive, chez *Thalia democratica*, le découpage reste incomplet sur la face dorsale, y maintenant la disposition embryonnaire. Le découpage secondaire rend compte des irrégularités et de l'asymétrie observées au niveau des muscles de *Thalia longicauda*.

Avant la différenciation des oozoïdes s'est effectuée celle des blastozoïdes; *Thalia democratica* représente la forme stable, à musculature affaiblie, *Thalia longicauda* la forme variable. Il n'existe pas de forme intermédiaire.

La position relative des deux espèces de *Thalia* rappelle celle de *Doliolum denticulatum* QUOY et GAIMARD et de *D. nationalis* BORG. (en qui GARSTANG voit une forme côtière à développement accéléré) ou celle de *Salpa maxima* CUVIER et de *S. fusiformis* FORSK. (dont les deux formes diffèrent par la couleur du nucléus, la forme de la tunique et la disposition de certains muscles du tronc). Comme pour *Thalia*, il n'existe pas de forme de transition.

En conclusion, en dépit de sa distribution géographique limitée, *Thalia longicauda* n'est pas une sous-espèce de *Thalia democratica* mais est au contraire une espèce nettement séparée.

Summary.

Both solitary and aggregate forms of *Thalia longicauda* are described and compared with those of *Thalia democratica*. Relationship between both species is discussed and validity of *Thalia longicauda* as a true species admitted.

Zusammenfassung.

Beide solitäre und gregate Formen von *Thalia longicauda* sind beschrieben und mit der selben Formen von *Thalia democratica* verglichen. Die Verwandtschaft zwischen Arten ist besprochen und *Thalia longicauda* als eine echte Art betrachtet.

*Laboratoire de Zoologie,
Université officielle du Congo,
Lubumbashi, République démocratique du Congo.*

BIBLIOGRAPHIE.

- APSTEIN, C. (1905). — Salpen der Deutschen Tiefsee - Expedition. *Wissenschaft. Ergebn. d. D. Tiefsee - Exped. (1898-1899)*, **12**, 249-290, 7 Pl. h.t.
- APSTEIN, C. (1906). — Die Salpen. *Deutsche Südpolar Expedition (1901-1903)* - *Zoologie*, **9**, (3), 159-203, 3 Pl. h.t.
- BARY, B.M. (1960). — Notes on Ecology, Distribution and Systematics of Pelagic Tunicata from New Zealand. *Pacific Science*, **14**, 101-122.
- BRIEN, P. (1948). — Embranchement des Tuniciers. *Traité de Zoologie* par P.P. GRASSE, Paris, Masson et Cie, **11**, 553-894, 348 fig.
- GARSTANG, W. (1933). — Report on the Tunicata. Part 1 - Doliolida. *Brit. Mus. (Nat. Hist.), Brit. Antarctic « Terra nova » Expedition 1910, Nat. Hist. Rep. Zool.*, **4**, 195-251.
- IHLE, J.E.W. (1911). — Über die Nomenklatur der Salpen. *Zool. Anz.*, **38**, 585-589.
- IHLE, J.E.W. (1958). — Salpidae. *H. G. Bronns Klass. u. Ordn. d. Tierreichs*, Leipzig, Geest et Portig K. G., **3**, Suppl. : Tunikaten (Thaliacea), 241-401.
- KRÜGER, H. (1939). — Die Thaliaceen der « Meteor » Expedition. *Wissenschaft. Ergebn. d. D. Atlant. Expedit. (« Meteor » 1925-27)*. *Biol. Sonderuntersuchungen*, **13**, 111-153.
- METCALF, M.M. (1918). — The Salpidae : A Taxonomic Study (Contributions to the Biology of the Philippine Archipelago and adjacent regions). *Smithsonian Institution, Bulletin U.S. Nat. Museum*, **100**, (Part 2), 1-193, 14 Pl. h.t.
- QUOY, J.R.C. et GAIMARD, J.P. (1824). — Cités par IHLE, 1911, p. 588.
- ROUCH, J. (1946). — *Traité d'Océanographie : L'eau de Mer. Bibliothèque scientifique*, Payot, Paris, **2**, 349 p.
- THOMPSON, H. (1948). — Pelagic Tunicates of Australia. *Commonwealth Council for Scientific and Industrial Research*, (Melbourne, Australia), 196 p., 75 Pl. h.t.
- TRAUSTEDT, M.P.A. (1885). — Cité par IHLE, 1911, p. 588.
- YOUNT, J. (1954). — The Taxonomy of the Salpidae (Tunicata) of the Central Pacific Ocean. *Pacific Science*, **8**, 276-330.
- YOUNT, J. (1958). — Distribution and Ecologic Aspects of Central Pacific Salpidae (Tunicata). *Pacific Science*, **12**, 111-130.