

ФАУНА И ФЛОРЫ

УДК 593.72(261)

Р. Я. Маргулис

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СИФОНОФОР В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ АТЛАНТИКЕ

Летом 1974 г. в северо-западной Атлантике работала экспедиция МГУ на судне «Московский университет-2». Планктонные и гидрологические работы были проведены на шести разрезах (рис. 1, A). Планктон собирали по стандартным горизонтам от поверхности до 500 м сетью Джедея с диаметром входного отверстия 37 см. На нескольких станциях также были проведены тотальные ловы сетью ИКС-80 от 1000 м до поверхности.

В обработанном материале обнаружено 17 видов сифонофор из подотрядов *Physophorae* и *Calycophorae* (таблица).

Разрезы, сделанные во время работы экспедиции, пересекли западную часть Северо-Атлантического течения, его фронтальную зону и круговорот субарктических вод (рис. 1, A). Известно несколько видов сифонофор, встречающихся в этом районе, между Исландией, Гренландией и Ньюфаундлендом (Маргулис, 1971). Восемь видов обнаружены здесь впервые во время наших работ: *Stephanomia bijuga*, *Lensia achilles*, *L. hunter*, *L. reticulata*, *L. subtiloides*, *Muggiaeae bargmannae*, *M. havock*, *Heteropyramis maculata*. Послойные ловы позволили подробно рассмотреть распределение сифонофор в этом районе со сложной гидрологической структурой, что, в свою очередь, привело к необходимости по-новому охарактеризовать ареалы некоторых видов.

Из тропических сифонофор в нашем материале представлены широко-тропические виды — *Halistemma rubra*, *Rosacea plicata*, *Vogtia serrata*, *Lensia conoidea*, *Chuniphyes multidentata* и дальнев-неритические — *Stephanomia bijuga* и *L. subtiloides*. Еще четыре вида — *Lensia achilles*, *L. hunter*, *L. reticulata*, *Heteropyramis maculata* — также, по-видимому, тропические сифонофоры, но из-за малого числа находений их ареалы пока не описаны.

Первый разрез (станции 1—11) пересекает часть Северо-Атлантического течения, переходную зону между ним и субарктическим круговоротом и часть последнего (рис. 1, A). Больше всего тропических сифонофор было на первых станциях этого разреза, где отмечается наибольшая примесь субтропических вод. На 1—5-й станциях тропические сифонофоры встречаются от поверхности до горизонта 500—200 м. На станции 6 на этом горизонте еще есть *H. maculata* — вид, который и в тропиках обитает обычно глубже 500 м. Далее на северо-запад по разрезу, на станциях 8 и 9, в слое 25—10 м пойман вид северной переходной зоны *Nanomia cara*, а на станции 10 в том же слое — *Stephanomia bijuga*. На большей глубине тропические сифонофоры в этой части разреза не встречались (рис. 1, Б—Д). Такое рас-

Виды сифонофор из сборов III рейса НИС «Московский университет-2»

Вид	№ станции	Ранее известное самое северное нахождение видов, впервые обнаружен- ных в исследованном нами районе
<i>Nanomia cara</i>	1—3, 6, 8, 9, 18, 49	—
<i>Stephanomia bijuga</i>	1, 10	Ирландия*
<i>Halistemma rubra</i>	4	—
<i>Marrus orthocanna</i>	9	—
<i>Vogtia serrata</i>	24	—
<i>Rosacea plicata</i>	3	—
<i>Lensia achilles</i>	5, 15, 16, 18, 25	54°15' с. ш. 17°03' з. д.
<i>L. conoidea</i>	1—3, 15, 17—19, 21, 25, 32, 43—45	—
<i>L. hunter</i>	34	впервые в северном полушарии
<i>L. reticulata</i>	25	Мексиканский зал.
<i>L. subtiloides</i>	3	46°48' е. ш. 27°46' з. д.
<i>Muggiae bargmannae</i>	25, 30—34, 36, 39, 41, 43, 45, 47, 49	—
<i>M. havock</i>	9	41°24' с. ш. 13°46' з. д. (наши не- опубликованные данные)
<i>Chuniphyes multidentata</i>	16	—
<i>Crystallophyes amygdalina</i>	8, 9, 13, 21, 25, 28, 30—32, 35	—
<i>Heteropyramis maculata</i>	3, 5, 6, 13, 25, 34	54°15' с. ш. 14°32' з. д.
<i>Dimophyes arctica</i>	1—22, 24—37, 39—53	—

* По сведениям Лелю (Leloup, 1955), Альваринью (Alvarino, 1971) и Маргулис, 1971.

пределение сифонофор на 8—10-й станциях хорошо соответствует представлению, что в северо-восточный район субарктического круговорота субтропическая вода проникает тонким поверхностным слоем, как бы натекая сверху на субарктическую. В этом тонком слое сюда попадают тропические сифонофоры (рис. 1, Е). Считают, что здесь находится II теплый меандр Северо-Атлантического течения, который бывает выражен не каждый год (Предварительный отчет..., 1974) (рис. 1, А).

Второй разрез (станции 11—14) пересекает северную часть субарктического круговорота, но не доходит до III теплого меандра Северо-Атлантического течения, который отмечают севернее и северо-восточнее этого разреза. В нашем материале из этого разреза тропические сифонофоры отсутствуют, хотя из литературных источников известно, что здесь встречается *Lensia conoidea* (Kramp, 1942). Кроме того, можно ожидать нахождения в этом районе тех тропических видов, которые появляются иногда у юго-западного побережья Гренландии: *Vogtia serrata*, *Galletta biloba*, *Chuniphyes multidentata*, поскольку именно этим путем выносится большинство тропических видов к мысу Фарвелл. Возможно, отсутствие тропических сифонофор в наших сборах объясняется тем, что мы не пересекли воды меандра, а эти сифонофоры не выходят за его пределы.

На третьем разрезе (станции 15—20), находящемся под значительным влиянием вод Северо-Атлантического течения, тропические сифонофоры обнаружены на всех станциях, кроме 20-й, но только в слое 500—200 м. Это *Lensia conoidea*, *L. achilles*, *Chuniphyes multidentata* (рис. 1, Д).

Четвертый разрез (станции 20—26) пересек фронтальную зону Северо-Атлантического течения и южную часть северо-восточного кру-

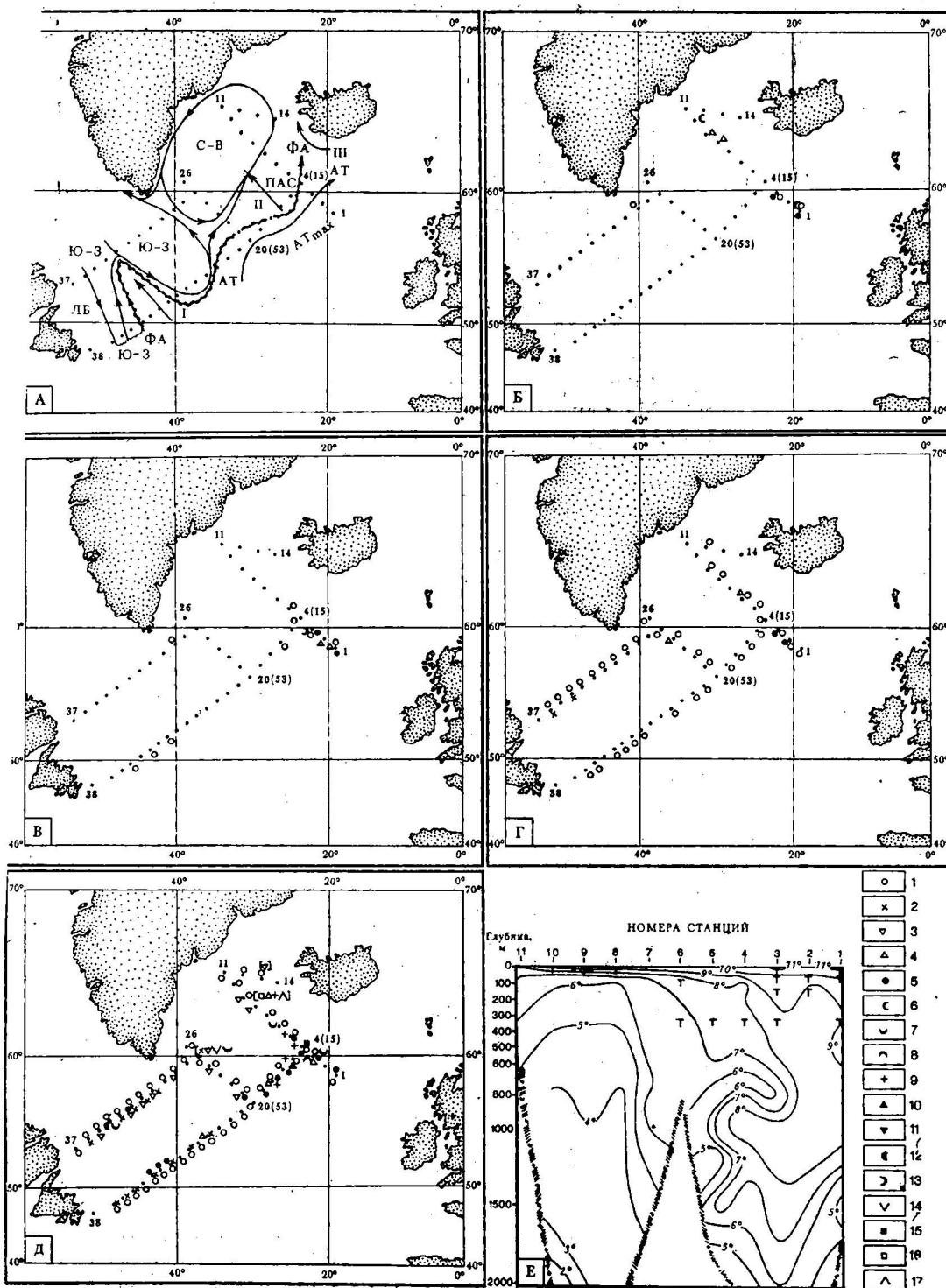
говорота субарктических вод (рис. 1, А). На 21-й станции в слое 500—200 мм выловлена *Lensia conoidea*, а на 24-й в том же слое — *Vogtia serrata*. На 25-й станции в тотальном лове 1000—0 м были *Lensia achilles*, *L. reticulata* и *Heteropyramis maculata*. По-видимому, тропические сифонофоры попадают в район 21-й станции не тем путем, как в район станций 24 и 25. На 21-ю станцию они могут проникать непосредственно из Северо-Атлантического течения, фронт которого проходит именно здесь (рис. 1, А). В районы станций 24 и 25 тропические виды приносятся с северо-запада по северной периферии северо-восточного субарктического круговорота. Вероятно, это обычный путь выноса тропических видов в центральную часть этого круговорота через II и главным образом III теплые меандры. При этом одна часть видов выносится к мысу Фарвелл, а другая — в районы станций 24 и 25. В отличие от сифонофор тропические виды из других систематических групп, в частности *Salpa fusiformis* и некоторые *Copepoda*, встречаются здесь в поверхностном 10-метровом слое воды (The Oceanographical Lab. ..., 1973). В каких слоях происходит перенос сифонофор, пока неясно. Из нашего материала следует, что во II теплом меандре они идут на северо-запад в поверхностных водах (см. первый разрез), но дальнейшая судьба этих видов неизвестна. Однако известно, что у юго-западного побережья Гренландии тропические сифонофоры никогда не встречаются на поверхности, но были обнаружены только в слое 200—50 м (Kraamp, 1942). По-видимому, для выяснения этого вопроса необходимо рассмотреть вертикальное распределение сифонофор в водах III теплого меандра, что пока не представляется возможным.

На пятом разрезе (станции 27—37), пересекающем наиболее холодную часть субарктического круговорота, на станции 32 найдена колония *Lensia conoidea*, а на станции 34 — *L. hunter* и *Heteropyramis maculata*, в обоих случаях на глубине 500—200 м. Динамическая карта течений (Предварительный отчет ..., 1974) показывает, что наиболее вероятный путь выноса в этот район тропических видов — это I теплый меандр Северо-Атлантического течения (рис. 1, А). Этот меандр вторгается в юго-западный субарктический круговорот, захватывая значительную толщу вод. На динамической карте движение вод под прямым углом к пятому разрезу прослеживается до глубины 1000 м. Вершина этого меандра находится в районе станций 32—34.

Несомненно, с I теплым меандром связано появление тропических сифонофор и на шестом разрезе (станции 38—53). Этот разрез пересекает Лабрадорское течение, юго-восточную часть юго-западного субарктического круговорота, I теплый меандр Северо-Атлантического течения, фронт этого течения и его западную периферию. Однако тропические сифонофоры оказались только на станциях 43—45, расположенных в основании меандра. На 44-й станции поймана колония *Lensia conoidea* и на 43—45-й — эвдоксии, похожие на *L. conoidea*, но крупнее обычных. Все это выловлено в слое 500—200 м.

Распространение тропических сифонофор в пределах субарктического круговорота позволяет думать, что они проникают сюда всеми возможными путями, вдоль всех теплых меандров.

Как уже было отмечено выше, новые сведения о распространении некоторых видов позволили по-новому взглянуть на их ареалы. На шести станциях первого разреза (1—3, 6, 8, 9), на 18-й станции третьего разреза и на 49-й шестого разреза выловлены колонии *Nanomia cara* (рис. 1, Б — Д). Ареал этого вида ранее был описан мной как бореальный (Маргулис, 1971), хотя по имевшимся в то время нахож-

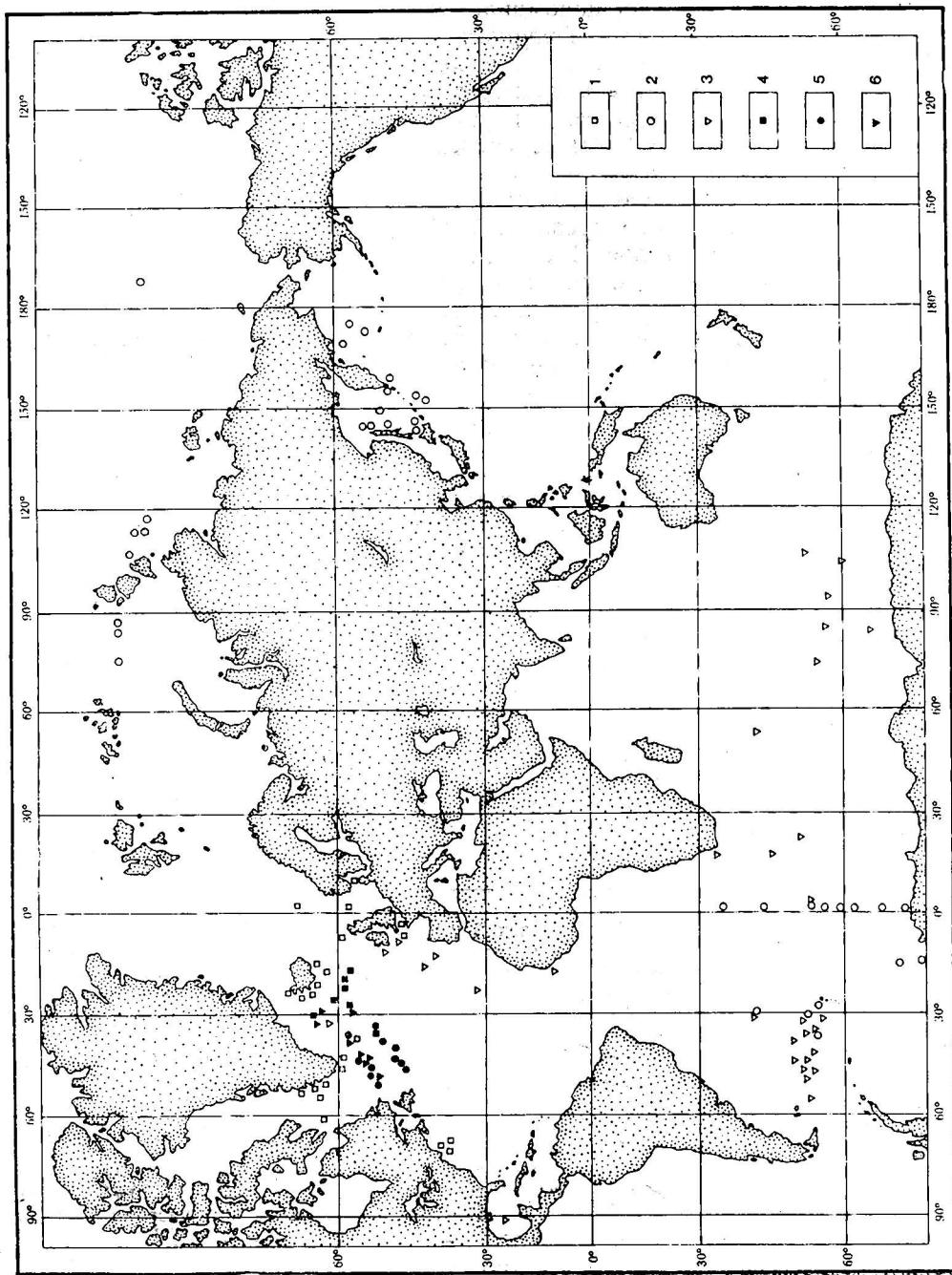


дениям наличие основы ареала в субарктическом круговороте только предполагалось; с уверенностью можно было говорить лишь об основе ареала в «водах склона». Теперь оказалось, что колонии *N. cara* хотя и встречаются в пределах субарктического круговорота, но обнаружены только на станциях, находящихся под влиянием вод Северо-Атлантического течения, и отсутствуют в чистой субполярной воде. Такое распространение вида позволяет рассматривать его ареал как «переходный», с основой ареала в «водах склона» и областями выселения в Северо-Атлантическом течении и в субарктическом круговороте (рис. 2), что очень напоминает северную часть ареала вида переходной зоны *Nematoscelis megalops* (Беклемишев, 1969) с более обширной областью выселения в северо-западной Атлантике. Поскольку *Nanomia cara* не найдена в других океанах и в южной части Атлантического океана, это единственный чисто северный вид переходной зоны, тогда как все известные «переходные» виды имеют антитропическое распространение.

Следует также пересмотреть характер распространения *Crystallophyes amygdalina*. Его ареал был описан мной как переходный антитропический (Маргулис, 1971), хотя в северной части ареала было мало находок и колонии *Cr. amygdalina* из «вод склона», где находится одна из основ ареалов видов переходной зоны, неизвестны. Новые исследования показали, что такой взгляд на ареал вида был ошибочным. Колонии *Cr. amygdalina* обнаружены на 8-й и 9-й станциях первого разреза, 13-й второго разреза, 21-й и 25-й четвертого разреза и станциях 28, 30—32, 35 пятого разреза; на всех станциях — на глубине 500—200 м, на 13-й — на 1000—400 м и на 25-й — в тотальном лове 1000—0 м. Такое распределение в пределах субарктического круговорота позволяет предположить наличие здесь основы ареала. Динамическая карта течений этого района показывает, что на глубине 500 м линии тока идут не так, как на 0 м (рис. 1, А), но и там станции, на которых найдена *Cr. amygdalina*, оказываются в пределах круговорота (Предварительный отчет..., 1974). Кроме того, колонии этого вида оказались в наиболее чистой субарктической воде. Других основ ареала в северной Атлантике он не имеет. Таким образом, ареал *Cr. amygdalina* следует рассматривать как бореальный (рис. 2). Это биполярный вид, и основа южной части ареала находится, вероятно, в течении Западных ветров. Немногие находки этого вида в тропической Атлантике сделаны в районах, которые могли бы быть отнесены к области выселения. Однако следует иметь в виду, что все они приходятся на глубины океана более 1000 м. Если *Cr.*

Рис. 1. А — район работ НИС «Московский университет-2». Арабскими цифрами обозначены номера станций, в скобках — повторные станции. I—III — теплые меандры Северо-Атлантического течения; AT — Северо-Атлантическое течение, AT_{max} — область его наибольших скоростей, ФА — его фронт, ПАС — переходный район между Северо-Атлантическим течением и субарктическим круговоротом, С-В — северо-восточный и Ю-З — юго-западный круговороты внутри субарктического, ЛБ — Лабрадорское течение. Б — сифонофоры в ловах на глубинах 10—0, 25—10 и 50—25 м (объединено): 1 — *Dimophyes arctica*, 2 — *Muggiaeae bargmannae*, 3 — *Crystallophyes amygdalina*, 4 — *Nanomia cara*, 5 — *Lensia conoidea*, 6 — *Stephanomia bijuga*, 7 — *Heteropyramis maculata*, 8 — *Rosacea plicata*, 9 — *Lensia achilles*, 10 — *Chuniphyses multidentata*, 11 — *Vogtia serrata*, 12 — *Lensia hunteri*, 13 — *L. subtiloides*, 14 — *L. reliculata*, 15 — *Halostemma rubra*, 16 — *Marrus orthocanna*, 17 — *M. havock*; В — сифонофоры в ловах на 100—50 м; Г — сифонофоры в ловах на 200—100 м; Д — сифонофоры в ловах на 500—200 м, в скобках — тотальные ловы на 1000—0 м; Е — температура на первом разрезе; Т — тропические сифонофоры; А и Е — по Предварительному отчету..., 1974

Рис. 2. Распределение в
мировом океане трех ви-
дов сифонофор: 1 — *Na-
nomia cara*, 2 — *Mug-
giaea bargmannae*, 3 —
*Crystallorhynchus amygda-
lia*. Чёрные значки — на-
хождения в III рейсе
НИС «Московский уни-
верситет-2»



amygdalina обитает только в глубинных водах, то наши рассуждения об ее ареале, применимые для видов поверхностных и промежуточных вод, для нее неправомочны. Если же окажется, что вид живет на границе промежуточных и глубинных вод, то вышеизложенный взгляд на ареал этого вида может быть принят.

Интересно также нахождение в нашем материале *Muggiaeae bargtannae*. Этот биполярный вид ранее не был обнаружен в северной Атлантике, но, описывая его ареал, я уже высказывала предположение о вероятности обнаружения его в субарктических водах Атлантики (Маргулис, 1971). Колонии *M. bargtannae* выловлены на 34-й и 36-й станциях пятого разреза на горизонте 200—100 м, на 30—33-й и 36-й станциях того же разреза и на 39—41-й, 43-, 45-, 47- и 49-й станциях шестого разреза — на глубине 500—200 м и в тотальном лове 1000—0 м на 25-й станции четвертого разреза (рис. 1, Г, Д). *M. bargtannae* находили в пробах вместе с аркто- boreальными и ледово-неритическими видами из других систематических групп (Предварительный отчет..., 1974). На некоторых станциях пятого и шестого разрезов в районе I теплого меандра этот вид встречается вместе с тропическими сифонофорами. В этом случае как пришельцев следует рассматривать тропические виды, но присутствие *M. bargtannae* на таких станциях показывает, что небольшая примесь тропических вод не препятствует ее распространению. По-видимому, в субарктическом круговороте вод находится одна из основ северной части ареала этого аркто- boreального биполярного вида (рис. 2). Другая северная основа ареала находится в Арктике, где вид находили от 74° в. д. до 180° в. д. (Степаньянц, 1967).

Кроме перечисленных сифонофор в нашем материале встречается космополитический вид *Dimophyes arctica*. Это самый многочисленный и часто встречающийся вид. Его колонии и эвдоксии присутствуют почти во всех ловах на горизонтах 200—100 м и 500—200 м (рис. 1, Г, Д).

Наиболее характерная черта вертикального распределения сифонофор в обследованном районе — это почти полное их отсутствие в верхних 100 м в пределах субарктического круговорота. В слое 10—0 м колонии найдены только на самой тропической станции — 1-й; в слое 25—10 м — на той же станции и на 8—10-й станциях первого разреза. В слое 100—50 м сифонофоры встречаются чаще, но в основном за счет появления *D. arctica*. На горизонте 200—100 м этот вид обнаружен почти на всех станциях. В слое 500—200 м *D. arctica* встречается еще чаще, но здесь уже появляются и другие сифонофоры — тропические виды, boreальный и аркто- boreальный виды. Другими словами, на всех разрезах, пересекающих субарктический круговорот, теплые меандры Северо-Атлантического течения и западную часть этого течения, сифонофоры независимо от характера их распространения в океане обитают преимущественно в слое 500—200 м (рис. 1, Б—Д). Этот слой на третьем, четвертом, пятом и шестом разрезах можно охарактеризовать как изотермический (пятый разрез), или слой с малым температурным градиентом, всегда лежащий над слоем со значительным градиентом или между двумя такими слоями (Предварительный отчет..., 1974). На шестом разрезе верхняя часть этого слоя (300—200 м) также имеет большой градиент температуры, а нижняя — малый. Здесь сифонофоры могли находиться в нижней части обловленного слоя 500—200 м. Если принять, что для вертикального распределения сифонофор в обследованном районе такая приуроченность к малоградиентному слою определяющая, то становится бо-

лее понятным их появление в поверхностных слоях на первом разрезе. На станции 1 этого разреза малоградиентный слой воды доходит от 800 м почти до поверхности. И сифонофоры здесь найдены на всех обловленных горизонтах. До станции 5 тропические сифонофоры еще встречаются на глубинах 500—200 м, а севернее — только в верхних 25 м, хотя слой воды, соответствующий их нахождениям на других разрезах, лежит в районе этих станций глубже 50 м. По-видимому, поднявшиеся в верхние слои еще в Северо-Атлантическом течении (благодаря высокому залеганию малоградиентных вод) сифонофоры затем были вынесены на северо-запад в тонком слое тропической воды, который натекает на субполярные воды (рис. 1, E). Эта субполярная вода и препятствует опусканию тропических видов вниз, в слои малоградиентных вод, поскольку смешения тропических и субполярных вод, по всей видимости, тут не происходит. Абсолютная температура последних ($5-7^{\circ}$) не может служить препятствием для распространения тропических видов, так как на других разрезах *Lensia conoidea* бывала обнаружена и при $3-4^{\circ}$. Высказанное предположение справедливо только по отношению к тропическим сифонофорам, так как космополитическая *Dimophyes arctica* и boreальная *Crystallophyes amygdalina* встречаются на 6—11-й станциях первого разреза на горизонтах 200—100 м и 500—200 м.

Таким образом, новые исследования в северо-западной Атлантике показали, что в этом районе встречается больше видов сифонофор, в том числе и тропических, чем это было известно ранее. Оказалось, что тропические сифонофоры могут проникать в район субарктического круговорота вдоль всех теплых меандров Северо-Атлантического течения.

Полученные сведения о распространении в пределах субарктического круговорота *Nanomia cara* и *Crystallophyes amygdalina* позволяют думать, что первый вид имеет «переходный» ареал с областями выселения в названном круговороте, а второй — boreальный и в этом круговороте находится основа его ареала. Также в субарктическом круговороте находится одна из северных основ ареала биполярной, аркто-бoreальной в северном полушарии *Muggiaeae bargmannae*, которая впервые обнаружена в северной Атлантике.

Вертикальное распределение сифонофор в этом районе определяется, по-видимому, положением слоя вод с малым градиентом температуры, в котором они преимущественно находятся.

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев К. В. 1969. Экология и биогеография пелагиали. М.
 Маргулис Р. Я. 1971. Сифонофоры Атлантического океана (видовой состав и распределение). Автореф. канд. дис. МГУ.
 Предварительный отчет о проведении III рейса НИС «Московский университет-2» в северо-западную Атлантику в мае—сентябре 1974 г. (рукопись). Фонды биологического факультета МГУ.
 Степаньянц С. Д. 1969. Сифонофоры морей СССР и северной части Тихого океана. Л.
 Alvarino A. 1971. Siphonophores of the Pacific with a review of the World distribution. — «Bull. Scripps Inst. Oceanogr. University of California», 16, 432.
 Krampr P. L. 1942. The Godthaab Expedition 1928. Siphonophorae. — «Meddel. Grönland», 70, N 8, 3—19.
 Leloup E. 1955. Siphonophores. Rep. Sci. Res. «M. Sars» North Atlantic Deep-Sea Exp., vol. 5, N 11, p. 3—24.

The Oceanographical Laboratory, Edinburgh, 1973. Continuous Plankton Records: a Plankton Atlas of the north Atlantic and the North Sea. Bull. of Marine Ecology, vol. VII.

Поступила в редакцию
10.3 1977 г.
Кафедра зоологии беспозвоночных

R. Ya. Margulis

THE DISTRIBUTION OF SIPHONOPHORA IN THE
WESTERN NORTH ATLANTIC IN SUMMER OF 1974

Our collection contains more species of Siphonophora than previously reported from the investigated area. Tropical species of this group can penetrate the sub-Arctic gyre with all warm meanders of the North Atlantic Current. New data on the distribution of *Nanomia cara* and *Crystallophyes amygdalina* led us to the conclusion that the former has a transitional range with expatriation areas in the sub-Arctic gyre while the latter is boreal and has the basis of its range in the mentioned gyre. *Muggiaeae bargmannae* is bipolar and the northern part of its range is arcto-boreal. It has one of the bases of its range in the sub-Arctic gyre. Our records are its first records from the North Atlantic. In the vertical plane, Siphonophora in the western North Atlantic are chiefly confined to the water layer with small density gradients.

Margulis, R .Ya. 1978.

The distribution of siphonophores in the western North Atlantic in summer of 1974.

Vestnik Moskovskogo Universiteta 3, 1-11.

An expedition from the Moscow State University spent the summer of 1974 working in the north-west Atlantic aboard the RV 'Moscow University – 2'. Plankton and hydrological work was carried out in six sections (Fig. 1A). Plankton collections were made at standard depth ranging from the surface down to 500m using a Juday net with a 37cm opening. Total catches were also made at some of the stations at depths down to 1000m using an IKS-80 net.

Seventeen species of siphonophore of the sub-orders Physophorae and Calycophorae (Table) were discovered in the material studied.

The sections covered by the expedition cut across the western part of the North Atlantic Current, its frontal zone and the circulation of sub-Arctic waters (Fig. 1A). It is known that several species of siphonophore are to be found in this area lying between Iceland, Greenland and Newfoundland (Margulis, 1971). Our expedition revealed for the first time the existence of eight species: *Stephanomia bijuga*, *Lensia achilles*, *L. hunter*, *L. reticulata*, *L. subtiloides*, *Muggiaeae bargmannae*, *M. havock*, and *Heteropyramis maculata*. The catches made at different depths made it possible to examine closely the distribution of siphonophores in this region of complex hydrological structure, which in turn has made it necessary to reconsider the boundaries of the areas of distribution of several species.

Of the tropical siphonophores our material contained the broad tropical species: *Halistemma rubra*, *Rosacea plicata*, *Vogtia serrata*, *Lensia conoidea*, *Chuniphyes multidentata*; and the distant neritic: *Stephanomia bijuga* and *Lensia subtiloides*. A further four species: *Lensia achilles*, *L. hunter*, *L. reticulata* and *Heteropyramis maculata*, were found which, apparently are also tropical siphonophores but as they were only caught in very small numbers it was not possible to specify their areal distribution.

The first section (Sts. 1-11) intersects part of the North Atlantic Current, the transitional zone between it and the sub Arctic circulation and part of the latter (Fig. 1A). The greatest number of siphonophores was found at the first stations on this section where the greatest amount of water mixing from the subtropical waters is recorded. At stations 1-5 tropical siphonophores are to be found at depths ranging from the surface down to 200-500m. At station 6 these depths also contained *H. maculata*, a species that in the tropics usually lives below 500m. Further to the northwest in this section, at stations 8 and 9 and at a depth of 25-10m, a species from the northern transitional zone, *Nanomia cara*, was caught, while at the same depth at station 10 we caught *Stephanomia bijuga*. In this part of the section we did not encounter any tropical species at deeper depths (Fig. 1, Б-Д). This distribution of siphonophores at stations 8 to 10 fits in well with the conjecture that subtropical water penetrates into the northeastern region of the sub Arctic circulation as a thin layer, running into the sub-Arctic water from above, as it were. This thin layer brings with it, therefore, the tropical siphonophores (Fig. 1, Е). We consider that this is the position of the warm meander (11) of the North Atlantic Current that does not appear every year (Preliminary Report ..., 1974) (Fig 1, А).

The second section (Sts. 11-14) intersects the northern part of the sub Arctic circulation but does not reach as far as the warm meander (III) of the North Atlantic

Current that is recorded to the north and northeast of this section. We did not discover any tropical siphonophores in the material from this section, but the literature shows that *Lensia conoidea* is to be found (Kramp, 1942). Apart from this we can expect to find in this region those tropical species that sometimes make their appearance off the south-west coast of Greenland: *Vogtia serrata*, *Galette biloba* and *Chuniphyes multidentata*, as this is the route by which the majority of tropical species is carried to Cape Farewell. It is also possible that the absence in our catches of tropical siphonophores can be explained by our not having cut across the waters of the meander, and that these siphonophores do not venture beyond this limit.

Species of Siphonophora from the catches of the
3rd voyage of the R.V. 'Moscow University -2'.

Species	Station No.	Previous most northerly find of those species that this expedition found for the first time in the area covered.
<i>Nanomia cara</i>	1-3,6,8,9,18,49	-
<i>Stephanomia bijuga</i>	1,10	Ireland*
<i>Halistemma rubra</i>	4	-
<i>Marrus orthocanna</i>	9	-
<i>Vogtia serrata</i>	24	-
<i>Rosacea plicata</i>	3	-
<i>Lensia achilles</i>	5,15,16,18,25	54°15'N 17°03'W
<i>L. conoidea</i>	1-3,15,17-19,21, 25,32,43-45	-
<i>L. hunter</i>	34	First time in Northern hemisphere
<i>L. reticulata</i>	25	Gulf of Mexico
<i>L. subtiloides</i>	3	46°48'N 27°46'W
<i>Muggiae bargmannae</i>	25,30-34,36,39 41,43,45,47,49	41°24'N 13°46'W (our unpublished data)
<i>Chuniphyes multidentata</i>	16	-
<i>Crystallophyes amygdalina</i>	8,9,13,21,25,28, 30-32,35	-
<i>Heteropyramis maculata</i>	3,5,6,13,25,34	54°15'N 14°32'W
<i>Dimophyes arctica</i>	1-22,24-37,39-53	-

* According to information from Leloup (1955), Alvariño (1971) and Margulis (1971).

The third section (Sts. 15-20), which is greatly influence by the waters of the North Atlantic Current, revealed tropical species at all stations with the exception of 20, but only in the 500-200m layer. These were: *Lensia conoidea*, *L. achilles* and *Chuniphyes multidentata* (Fig. 1, Δ).

Section four (Sts. 20-26) cur across the frontal zone of the North Atlantic Current and the southern part of the northeastern circulation of the sub-Arctic waters (Fig. 1, A). At station 21 in the 500-200m layer *Lensia conoidea* was caught, while *Vogtia serrata* was caught in the same layer at station 24. The total catch from 1000-0m at station 25 contained *Lensia achilles*, *L. reticulata* and *Heteropyramis maculata*. Tropical siphonophores do not, apparently, find their way into the area covered by

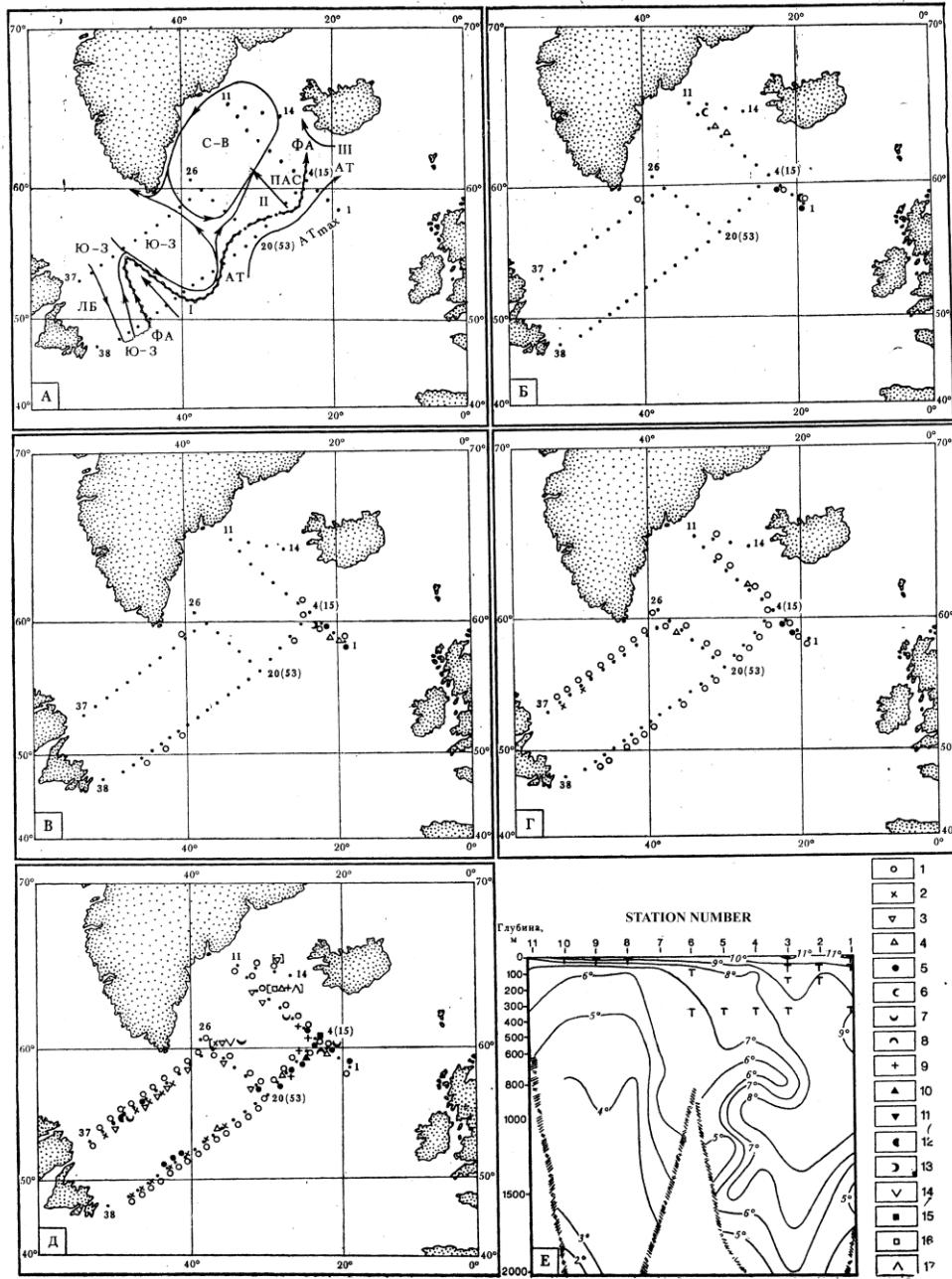


Figure 1.

A. Area covered by R.V. "Moscow University-2" expedition. Stations are indicated by Arabic numerals, repeat stations shown in brackets. I-III – warm meanders of the North Atlantic Current; **AT** – North Atlantic Current, **Atmax** – areas in which the North Atlantic Current achieves its greatest speed, **ΦA** – its front, **ΠAC** – transition region between the North Atlantic Current and the sub Arctic circulation, **C-B** – north east and **IO-3** south western circulation within the sub Arctic circulation, **Л-Б** – Labrador Current, **Б** – Siphonophores in catches at depths of 10-0, 25-10 and 50-25m (combined: 1 - *Dimophyes arctica*, 2 - *Muggiaeae bargmannae*, 3 - *Crystallophyes amygdalina*, 4 - *Nanomia cara*, 5 - *Lensia conoidea*, 6 - *Stephanomia bijuga*, 7. - *Heteropyramis maculata*, 8 - *Rosacea plicata*, 9 - *Lensia achilles*, 10 - *Chuniphyes multidentata*, 11 - *Vogtia serrata*, 12 - *Lensia hunter*, 13 – *L. subtiloides*, 14 – *L. reticulata*, 15 - *Halistemma rubra*, 16 - *Marrus orthocanna*, 17 – *M. havock*.

stations 24 and 25. They may penetrate to station 21 directly from the North Atlantic Current whose front passes directly through this station (Fig. 1, A). Tropical species are carried into the area around stations 24 and 25 from the northwest along the northern periphery of the northeastern sub Arctic circulation. This is probably the usual means by which tropical species are carried out into the central region of the circulation via the warm water meanders II and, chiefly III. One set of species, therefore, is carried to Cape Farewell and the other to the regions surrounding stations 24 and 25. In contrast to the siphonophores the tropical species of other groups (especially *Salpa fusiformis* and some copepods) are encountered here in the 10m layer below the surface (The Oceanographic Lab..., 1973). We do not yet know in which layer the transfer of siphonophores takes place. Our material leads us to believe that they are carried along in the surface waters of the warm meander (II) towards the northwest (v. section one), but the subsequent fate of these species is unknown. However, we do know that tropical species of siphonophores are never encountered off the southwest coast of Greenland on the surface; they have only been found in the 200-50m depth region (Kramp, 1942). It would necessary, apparently, to study the vertical distribution of siphonophores in the waters of the warm meander (III) in order to resolve this problem – this has not as yet been possible.

In section five (Sts. 27-37), which cuts across the coldest part of the sub Arctic circulation, station 32 revealed a colony of *Lensia conoidea*, while at station 34 *L. hunter* and *Heteropyramis maculata* were found – in both instances at a depth of 500-200m. A dynamic current chart (Preliminary Report ..., 1974) shows that the most likely way by which the tropical species are carried into this area is the warm meander (I) of the North Atlantic Current (Fig. 1, A). This meander encroaches into the south-western sub Arctic circulation bringing with it a considerable volume of water. On the dynamic chart the movement of the waters at right angles to section five can be followed down to a depth of 1000m. The peak of this meander lies in the region of stations 32-34.

There is no doubt in our minds that the appearance of tropical siphonophores in section six (Sts. 38-53) is connected with the warm meander (I). This section intersects the Labrador Current, the south-eastern part of the south-western sub Arctic circulation, the warm meander (I) of the North Atlantic Current, its front and its western periphery. Tropical siphonophores, however, only appeared at stations 43-45, which lay in the centre of the meander. A colony of *Lensia conoidea* was caught at station 44, while stations 43-45 revealed eudoxids similar to *L. conoidea* but larger than the common ones. All these were caught in the 500-200m layer.

The distribution of tropical siphonophores in the region of the sub Arctic circulation leads us to believe that they make use of all possible means of penetrating into this area along all the warm meanders.

As already mentioned above, the new information we have concerning the distribution of some species has given us the opportunity to look anew at their area of distribution. Colonies of *Nanomia cara* were caught at six stations in the first section (1-3,6,8,9), at station 18 in section three and at station 49 in section six (Fig. 1, Б-Д). I had previously described the area of distribution of this species as boreal (Margulis, 1971), although according to the records available at that time the presence of the limit of the area of distribution in the sub Arctic circulation was merely conjecture; one could only speak with certainty of a distributional limit in the ‘waters of the slope’. Now it turns out that although colonies of *N. cara* are encountered within the sub Arctic circulation they were discovered only at those stations lying under the influence of the waters of the North Atlantic Current, and are absent from pure sub-

polar water. This kind of species distribution allows us to consider its area of distribution as ‘transitional’, with its distribution base in the ‘waters of the slope’ and areas of migration in the North Atlantic Current and sub Arctic circulation (Fig. 2). This reminds us forcibly of the distribution area (in its northern part) of the transition zone species *Nematoscelis megalops* (Beklemishev, 1969) with its larger migration zone in the northwest Atlantic. Since *Nanomia cara* is not found in the other oceans or in the southern Atlantic, this is the only purely northern species of the transitional zone, while all the known ‘transitional’ species have an anti-tropical distribution.

We ought also to reconsider the manner of distribution of *Crystallophyes amygdalina*. I described its area of distribution as transitional anti-tropical (Margulis, 1971), although there had been few finds in the northern part of the distribution area, and colonies of *C. amygdalina* are unknown from the ‘waters of the slope’ where one of the distribution centres for species of the transitional zone are to be found. Recent research has shown that this view of a species distribution area was mistaken. Colonies of *C. amygdalina* were at stations 8 and 9 of section one, at station 13 in section 2, 21 and 25 in section four, and stations 28, 30-32 and 35 in section five; at all stations catches were made at a depth of 500-200m, at station 13 between 1000-400m and at station 25 in a total catch from 1000-0m. This distribution within the confines of the sub Arctic circulation allows us to assume that here is the centre of the distribution area. The dynamic chart of the currents in this area show that the flow lines at 500m are not the same as at 0m (Fig. 1, A), but there are stations within the area of the circulation where *C. amygdalina* was found (Preliminary Report ..., 1974). In addition, colonies of this species also turned up in the purer sub Arctic water. This species has no other centre of distribution in the North Atlantic. Therefore, the area of distribution of *C. amygdalina* should be considered to be boreal (Fig. 2). This is a bipolar species and the southern centre of distribution is probably to be found in the West Wind Drift. Several observations of this species in the tropical Atlantic zone have come from areas, which would form part of the migration zone. We should, however, not forget that all these finds were made at depths below 1000m. If *C. amygdalina* inhabits only deep waters then our opinion on its area of distribution, which we have applied to species inhabiting the surface and intermediate waters, cannot apply to it. But if it is shown that this species inhabits the boundary zone between the intermediate and deep waters then the above view on the area of distribution of this species can be accepted.

The presence of *Muggiaeae bargmannae* in our material is also an interesting find. This bipolar species has previously not been found in the North Atlantic, but when I described its area of distribution I had already expressed the opinion that it might be discovered in the sub Arctic waters of the Atlantic (Margulis, 1971). Colonies of *M. bargmannae* were collected at stations 35 and 36 of section five at 200-100m; at stations 30-33 and 36 of the same section and stations 39-41,43,45,47 and 49 of section six at depths of 500-200m, and in a total catch from 1000-0m at station 25 of section four (Fig. 1, Г-Д). *M. bargmannae* was found in samples together with arctic-boreal and ice-neritic species from other taxonomic groups (Preliminary Report..., 1974). At several stations in sections five and six in the region of the warm meander (I) this species was encountered along with tropical siphonophores. In this instance the newcomers must be considered to be tropical species, but the presence of *M. bargmannae* at these stations shows that a slight addition of tropical water does not affect its distribution. In the sub Arctic circulation of waters, apparently, is found one of the centres of the northern areas of distribution for this arctic-boreal bipolar species (Fig. 2). The other northern centre of distribution

area is in the Arctic where the species was found at 74°E to 180°E (Stepanjants, 1967).

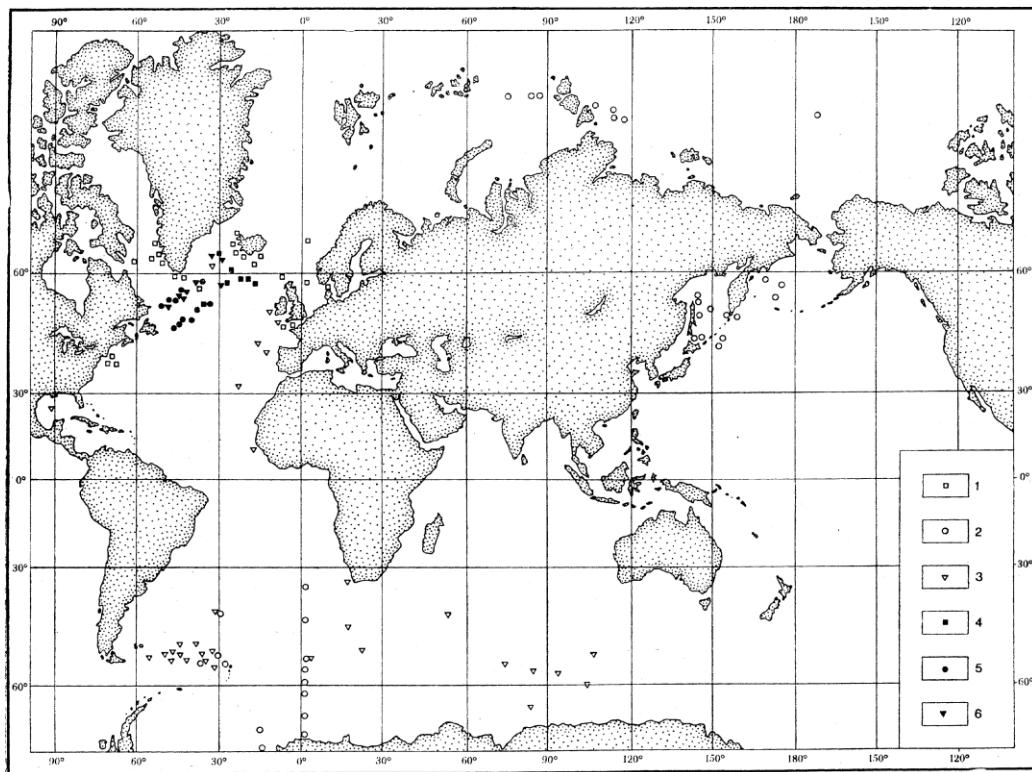


Figure 2.

Distribution in the World oceans of three species of siphonophore:

1. *Nanomia cara*, 2. *Muggiaeae bargmannae*, 3. *Crystallophyes amygdalina*.

Black marks indicate finds during the 3rd voyage of the RV "Moscow University-2".

In addition to the siphonophores considered above our material also contained the cosmopolitan species *Dimophyes arctica*. This was the most numerous and most frequently encountered species. Its colonies and s were present in almost all catches at depths of 200-100m and 500-200m (Fig. 1, Г-Д).

The most characteristic feature of the vertical distribution of siphonophores in the region covered by our expedition was their almost total absence in the upper 100m within the limits of the sub Arctic circulation. In the 10-0m layer colonies were only found at the most tropical station – station 1; in the 25-10m layer at the same station and at stations 8-10 in section one. In the 100-50m layer siphonophores are encountered more often but at the expense of the appearance of *D. arctica* on the whole. This species was found at almost stations at depths of 200-100m. In the 500-200m layer *D. arctica* is encountered even more frequently but here other siphonophores were already making their appearance; the tropical, boreal and arctic-boreal species. In other words, in all sections that intercept the sub Arctic circulation, the warm meanders of the North Atlantic Current and the western part of this current, siphonophores, irrespective of their distribution characteristics in the ocean, chiefly inhabit the 500-200m layer (Fig. 1, Б-Д). In the third, fourth, fifth and sixth sections this layer may be described as isothermal (section five), or as a layer with a small temperature gradient that always lies either above a layer with a sharp temperature gradient or between two such layers (Preliminary Reports..., 1974). In section six the

upper part of this layer (300-200m) also has a large temperature gradient, while the lower part has a small one. Here the siphonophores could have been in the lower part of the 500-200m layer that was fished. If we accept, in the area covered by us, that with siphonophores the layer with the small temperature gradient is a determining factor in their vertical distribution, then there appearance in the surface layers of section one becomes more understandable. At station 1 of this section the small temperature gradient of water runs from 800m almost to the surface, and siphonophores were found at all the levels fished. Up to station 5 tropical siphonophores are still encountered at depths of 500-200m while 5 tropical species are still encountered in the top 25m of water although this layer of water that corresponds to their distribution in other sections lies deeper than 50m in the region of these stations. Apparently the siphonophores that rose up into the upper layers while they were still in the North Atlantic Current (this thanks to the large mass of water with a small temperature gradient) were then carried to the northwest in the thin layer of tropical water that runs into the sub-polar waters (Fig. 1, E). It is this sub-polar that prevents the tropical species from descending into the layers of small temperature gradient as the mixing of the tropical and sub-polar waters in all probability does not take place here. The absolute temperature of the latter ($5-7^{\circ}$) cannot be a hindrance to the distribution of tropical species as in other sections *Lensia conoidea* has been found at temperatures of $3-4^{\circ}$. This opinion can only be applied with any reason to the tropical siphonophores as the cosmopolitan *Dimophyes arctica* and the boreal *Crystallophyes amygdalina* are encountered at stations 6-11 of section one at depths of 200-100m and 500-200m.

Latest research in the north-western Atlantic has shown that in this region more species of siphonophores (including tropical) are encountered than were previously known. It has been shown that tropical siphonophores can penetrate into the region of the sub Arctic circulation along all the warm meanders of the NAC.

Information gleaned about the distribution of *Nanomia cara* and *Crystallophyes amygdalina* within the sub Arctic circulation allows one to stipulate that the former species has a 'transitional' area of distribution with migration areas within the circulation, while the latter is boreal and has its centre of distribution in this circulation. The sub Arctic circulation also contains one of the northern centre of distribution of the bipolar (arctic-boreal in the Northern hemisphere) *Muggiaeae bargmannae* that has been found in the North Atlantic for the first time.

References

- Alvariño, A. 1971. Siphonophores of the Pacific with a review of the world distribution. *Bull. Scripps Inst. of Oceanography. Technical Series* **16**, 1-432.
- Beklemishev, K.V. 1969. The ecology and biogeography of the pelagic zone.
- Kramp, P.L. 1942. The Godthaab Expedition 1928. Siphonophora. *Meddelelser om Grønland* **80** No. 8, 24 pp.
- Leloup, E. 1955. Siphonophores. *Rep. scient. Results Michael Sars N.Atlant. deep Sea Exped. 1910* **5(11)**, 1-24.
- Margulis, R.Ya. 1971. Siphonophora of the Atlantic (species structure and distribution). Ph.D. thesis. Moscow University.
- Preliminary Report of the third voyage of the R.V. 'Moscow University-2' in the northwest Atlantic in May-September 1974 (ms). Archives of the Faculty of Biology, Moscow University.
- Stepanjants, S.D. 1969. (actually 1967) Siphonophores of the seas of the USSR and the north western part of the Pacific Ocean. *Opred. Faune SSSR* **96**, 1-216.