

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

Труды, том XXVII

БИОТОПИЧЕСКАЯ ОСНОВА РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МОРСКИХ ОРГАНИЗМОВ

Ответственный редактор
профессор П.А. МОИСЕЕВ



МОСКВА
"НАУКА"
1986

АСИММЕТРИЧНОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СИФОНОФОР (COELENTERATA, HYDROZOA) В МИРОВОМ ОКЕАНЕ

Р.Я. Маргулис

Вопрос о биотопе пелагических животных в океане неоднократно и подробно обсуждался в последние 20 лет в основном в работах К.В. Беклемишева (1961, 1966, 1967, 1969, 1973а,б; Беклемишев и др., 1973). Выделяются два типа биотопов в открытом океане — океанические в крупномасштабных круговоротах и дальне-неретические в нейтральных областях между крупномасштабными круговоротами. Биотопы, которые "занимают сходное положение среди остальных биотопов, сходно построены сами и возникают под воздействием сходных процессов", рассматриваются как гомологичные биотопы (Беклемишев, 1973а,б). По отношению к экватору в Атлантическом и Тихом океанах симметрично расположены пары крупномасштабных круговоротов — северный и южный тропические, северный и южный субтропические. В Индийском океане имеется один тропический и один субтропический круговороты, причем влияние муссонной циркуляции делает тропические воды здесь не вполне гомологичными тропическим водам в двух других океанах. Субполярные круговороты в Атлантическом и Тихом океанах являются биотопом, гомологичным части циркумполярного течения Западных Ветров, лежащей южнее антарктической конвергенции. Соответственно как гомологичные рассматриваются биотопы в нейтральных областях, лежащих между одноименными круговоротами. Тем не менее названные пары биотопов не вполне идентичны друг другу как в пределах одного океана, так и между океанами (Беклемишев и др., 1973; Беклемишев и др., 1978; Beklemishev, 1981).

Большинство видов пелагических животных обитают в гомологичных биотопах в одном из океанов или во всех океанах. Однако известно уже достаточно много примеров, когда не соблюдается правило гомологичности биотопов (Беклемишев, 1969; Beklemishev, 1981; Маргулис, 1975; Кашкина, 1974). Причины этого чаще всего не ясны и, по-видимому, многообразны, поэтому каждый случай заслуживает внимания. Распространение некоторых видов сифонофор позволяет дополнить примеры несимметричного распространения пелагических животных. В небольшой по видовому составу группе сифонофор (около 200 видов) изучено распространение 59 видов в Атлантическом океане (Маргулис, 1971; 1972, 1973) и 45 видов в Индийском океане (Мусаева, 1973). Для 45 видов С.Д. Степаньянц (1977) указывает особенности распространения в Тихом океане, к сожалению, без карт распространения и без анализа функциональной структуры ареала, что затрудняет использование этих данных. Поэтому при анализе распространения видов

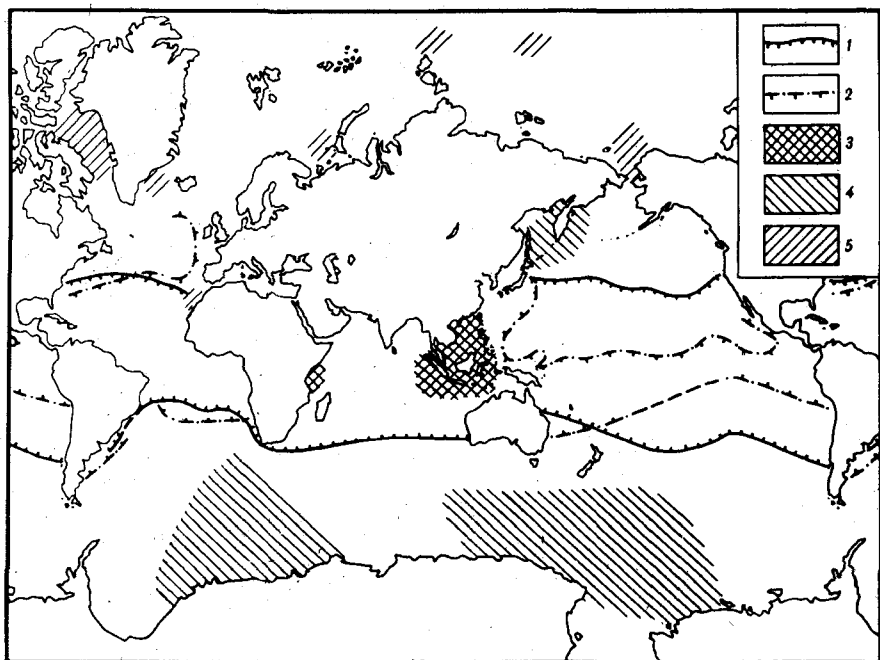


Рис. 1. Ареалы *Eudoxoides mitra* (1), *Enneagonum hyalinum* (2), *Muggiaca delsmanni* (3), *Marrus antarcticus* (4), *M. orthocanna* (5)

в Тихом океане мною будут использованы оригинальные карты, составленные по собственным и литературным данным.

Описывая ареалы тропических сифонофор в Атлантическом океане, я обнаружила у семи видов тип распространения, ранее не встречавшийся у пелагических животных в этом океане. Эти ареалы были названы североцентрально-экваториальными (Маргулис, 1971, 1975). Так распространены *Agalma elegans* (Sars, 1846), *Lensia lefouveteau* Totton, 1941, *Sulculeolaria monoica* (Chun, 1888), *Galettia chuni* (Lens et Van Riemsdijk, 1908), *Diphyes bojani* (Eschscholtz, 1825), *Eudoxoides mitra* (Huxley, 1859), *Enneagonum hyalinum*, Quoy et Gaimard, 1827¹ (рис. 1, 1, 2). При таком типе распространения вид имеет основы ареала в северном субтропическом круговороте и в обоих тропических круговоротах, но не заселяет южный субтропический круговорот, встречаясь в его пределах лишь там, куда проникают воды тропических круговоротов с Бразильским экваториальным течением, экваториальным противотечением у западного побережья Африки и на границе между тропическим и субтропическим круговоротами в результате турбулентного обмена вод. Позже такой тип распространения был описан для трех видов сальп — *Cyclosalpa affinis*, *C. floridana* и *Ilhea punctata* s. str. (Кашкина,

¹Ареалы *Vogtia serrata* (Moser, 1925) и *V. spinosa* Keferstein et Ehlers (1861) были ошибочно отнесены к североцентрально-экваториальным (Маргулис, 1980).

1974). В этом случае виды не заселяют один из субтропических круговоротов, хотя и могут жить там, где к южной центральной воде примешивается, хотя и трансформированная, "своя" экваториальная вода. В Тихом океане гомологичным подобному распространению, вероятно, следует считать экваториально-западноцентральные ареалы (Беклемишев, 1969; Маргулис, 1975), когда также не заселяется южный субтропический круговорот. В отличие от Атлантики в Тихом океане такие виды чаще всего обитают лишь в западной части северного субтропического круговорота, что возможно в связи со своеобразной циркуляцией вод в пределах этого круговорота (Sverdrup et al., 1952). Из семи североцентрально-экваториальных в Атлантике сифонофор лишь две *S. monoca*¹ и *G. chuni* встречаются в Тихом океане в гомологичном биотопе, т.е. являются экваториально-западноцентральными. *E. hyalinum* — экваториальный, т.е. использует часть гомологичного биотопа — экваториальные воды. Его области высеждения находятся в течении Куроисио и в нижней части Калифорнийского течения, но в северных центральных водах он здесь не обитает. *E. mitra* и *D. bojani* — широко-тропические в Тихом океане. Следовательно, тихоокеанские популяции этих видов могут жить и в водах южного субтропического круговорота. Этот случай интересен еще и тем, что обычно, если распространение вида неодинаково в Атлантическом и Тихом океанах, то в первом он распространен шире: виды экваториальные или центральные в Тихом океане обычно бывают широко-тропическими в Атлантике, что связано с большей индивидуальностью широтных зон и лучше выраженными границами между тропическими и субтропическими круговоротами в Тихом океане (Beklemishev, 1981).

В Индийском океане отсутствует северный субтропический круговорот и потому не может быть ареалов типа североцентрально-экваториальных. Имеется только часть такого биотопа, а именно экваториальные воды, и можно было ожидать, что атлантические североцентрально-экваториальные виды будут здесь экваториальными. Но экваториальный ареал есть только у *E. hyalinum*, как и в Тихом океане, пять других видов — широко-тропические².

Семь видов сифонофор широко-тропических в Атлантике менее широко распространены в Тихом океане, а иногда и в Индийском океане (см. таблицу). Оказалось, что большинство широко-тропических в Атлантике видов, являются в Тихом океане экваториальными. Это нетипично для видов из других систематических групп; чаще такие виды обитают в Тихом океане в субтропических круговоротах, т.е. это центральные виды (Beklemishev, 1981). Обращает на себя внимание распространение *L. campanella campanel-*

¹Степаньянц (1977) считает этот вид широко-тропическим, но в пределах южного субтропического круговорота он встречается лишь в районах, куда проникают экваториальные воды.

²Описать ареал *L. leclouveteau* и *A. elegans* в Тихом океане пока невозможно из-за малого числа находений; в Индийском океане первый вид не найден, второй — широко-тропический.

Распространение 7 видов сифонофор в трех океанах

Вид	Тип ареала		
	Атлантический	Тихий	Индийский
<i>Abyla trigona</i> Quoy et Gaimard, 1827	Широко-тропический	Экваториальный	Экваториальный
<i>Ceratocymba leuckartii</i> (Huxley, 1859)	"	"	"
<i>C. sagittata</i> Quoy et Gaimard, 1827	"	"	Широко-тропический
<i>Lensia fowleri</i> (Bigelow, 1911)	"	Экваториально-западноцентральный	"
<i>L. campanella campanella</i> (Moser, 1925)	"	Экваториальный	Широко-тропический
<i>Galettia biloba</i> (M. Sars, 1846)	"	"	"
<i>Nectopyramis thetis</i> (Bigelow, 1911)	"	Центральный северный	"

la (рис. 2,1), которая встречается в Калифорнийском течении, хотя отсутствует в восточной части северного тропического круговорота, откуда возможно выселение экваториальных видов в это течение. Можно предположить, что в Калифорнийском течении обитает независимая популяция этого вида с ареалом дальне-неритического типа. К.В. Беклемишев неоднократно указывал случаи, когда экваториальные виды ведут себя в нейтральных областях как дальне-неритические (Беклемишев, 1969, 1973), что связано, по-видимому, с их приуроченностью к продуктивным водам.

N. thetis — единственный среди сифонофор центральный вид, заселяющий один из гомологичных биотопов в Тихом океане — северный субтропический круговорот (рис. 2,2).

Распространение рассмотренных видов сифонофор в Атлантике более сходно с их распространением в Индийском океане, чем в Тихом. Этим сифонофоры отличаются от других планктонных животных.

Muggiaea atlantica Cunningham, 1892 обитает в Атлантическом и Тихом океанах и отсутствует в Индийском океане, хотя встречается в Красном море (рис. 3,1). В Атлантическом океане — это неритический вид, заселяющий почти все воды вдоль западных побережий Европы и Африки, но не встречающийся у восточных берегов Америки. Нахождения в Карибском море объясняются тем, что колонии проникают сюда через Панамский канал (Alvarinho, 1974). В Тихом океане *M. atlantica* распространена как дальне-неритический вид и заселяет все участки биотопа, характерные для такого распространения у западного побережья Америки (Беклемишев, 1969, 1973а). В западной части океана вид заселяет не все участки биотопа, он отсутствует южнее 35° с.ш. — в Южно-Китайском море, Зондском архипелаге, в районе о-ва Новая Гвинея, т.е. он живет только в нейтральной области между субполярным и субтропическим круговоротами, что нередко встречается у дальне-неритических видов (Беклемишев, 1973а).

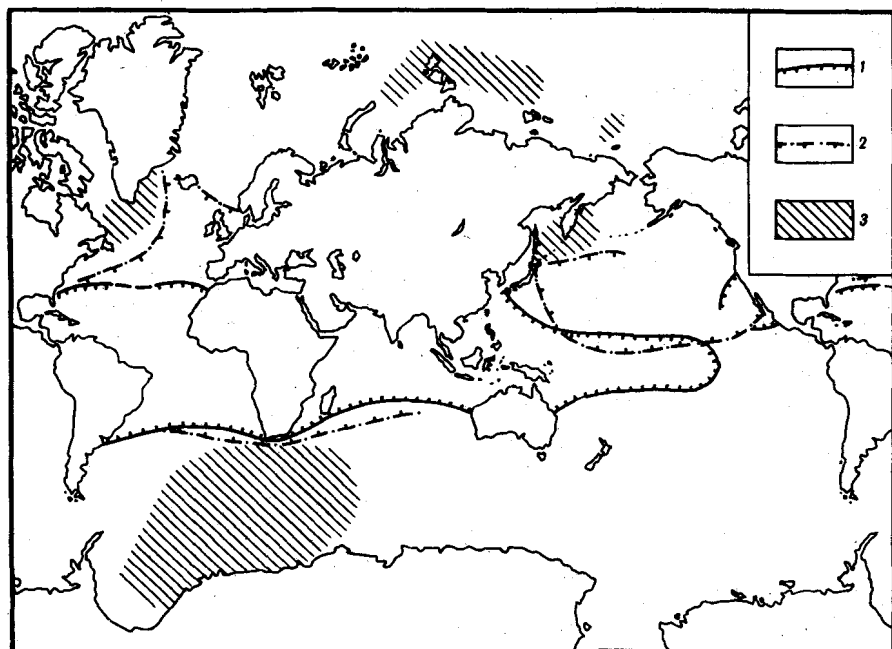


Рис. 2. Ареалы *Lensia campanella campanella* (1), *Nectopyramis thetis* (2), *Muggiaca bargmannae* (3)

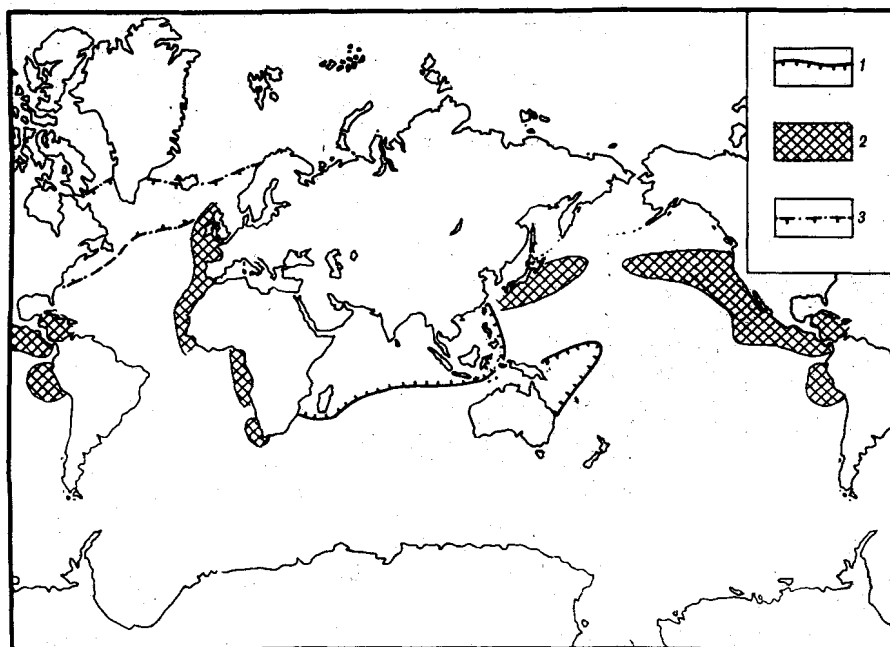


Рис. 3. Ареалы *Diphyes chamissonis* (1), *Muggiaca atlantica* (2), *Nanomia cara* (3)

Две тропических сифонофоры *Diphyes chamissonis* Huxley, 1859 и *Muggiaea delsmanni* Totton, 1954 известны из Индийского и Тихого океанов, но отсутствуют в Атлантике. *D. chamissonis* распространен в Индийском океане как экваториальный вид, а в Тихом — дальне-неритический (см. рис. 3,1). Следует, однако, иметь в виду, что четко разграничить в Индийском океане экваториальные и дальне-неритические ареалы бывает трудно (Беклемишев, 1969). Возможно, и здесь его следует рассматривать как дальне-неритический вид. В Тихом океане *D. chamissonis* встречается лишь в западных нейтральных областях: у побережья Японии, в районе Зондского архипелага и между о-вом Новая Гвинея и Австралией, причем сравнительно далеко в океан выходит в последнем районе. Его отсутствие в восточной части океана, возможно, объясняется тем, что это вид индоокеанский, проник через Зондский архипелаг в западные районы Тихого океана, но весь океан не пересек¹.

M. delsmanni, по-видимому, неритический вид. Это еще один пример, подтверждающий, что среди тропических пелагических видов эндемиками являются, как правило, неритические и дальне-неритические виды (Беклемишев, 1969). *M. delsmanni* встречается преимущественно в Зондском архипелаге и в открытые воды Тихого океана не выходит. В Индийском океане вид найден еще и у восточного побережья Африки (см. рис. 1,3).

Известен среди сифонофор один случай эндемизма у тропического вида с океаническим типом распространения — *Nanomia saga* Agassiz, 1865 — северный переходный вид в Атлантике (см. рис. 3,3). Основная часть его ареала находится в "водах склона" у побережья Северной Америки, а области выселения — в северном субполярном круговороте. Больше нигде этот вид не встречается и гомологичный биотоп в южной Атлантике не заселяет. Распространение *N. saga* интересно еще тем, что показывает, насколько важно при анализе находлений вида в биотопе со сложной структурой вод различного происхождения выяснять, в какой воде этот вид обитает. В описываемом случае оказалось, что в пределах субарктического круговорота *N. saga* не встречается в "чистой" субарктической воде, а лишь там, где есть примесь субтропической воды (Маргулис, 1978).

Практически все сифонофоры высоких широт являются эндемиками. Исключение составляет *Muggiaea bargmannae* Totton, 1954, обитающий в Полярном бассейне и субполярных круговоротах Атлантики и Тихого океана и в Антарктике и Субантарктике (см. рис. 2,3). В тихоокеанском субполярном круговороте этот вид найден только в западной его части, в районе Западного круговорота и в Охотском море. К.В. Беклемишев нигде не называет бореальные или аркто-бореальные виды, которые жили бы исключительно в этом круговороте, хотя указывает морфологически различающиеся формы некоторых видов, приуроченные к этому круговороту (Беклемишев, 1969). Но и эти формы встре-

¹ Известен случай нахождения *D. chamissonis* в Атлантике в Бристольском заливе (Fewkes, 1881). Вероятно, это указание ошибочно, поскольку сифонофоры Атлантики, особенно северной, изучены хорошо, а находения не повторялись.

чаются дальше на восток, чем *M. bargmannae*. В южной части ареала вид не найден восточнее 60° в.д., хотя есть работы, в которых рассматриваются сифонофоры Тихоокеанского сектора Субантарктики и Антарктики (Долженков, 1975; Бархатов, 1979); тем не менее пока не известны причины, которые могли бы помешать виду заселить весь биотоп здесь, и следует ожидать нахождения *M. bargmannae* в этом районе.

В Арктике и северной Атлантике обитает *Marrus orthocanna* (Kraup, 1942). Это аркто-бореальный вид, встреченный в Атлантике даже в районе Канарских островов на глубине 720 м (Pugh, 1974). Он известен из Чукотского сектора Арктики, но в Тихий океан не проникает. Нет его и в гомологичном биотопе в Антарктике. Здесь обитает другой вид того же рода — *M. antarcticus* Totton, 1954 (см. рис. 1,4,5). Он заселяет антарктические воды до кромки льдов. Севернее антарктической конвергенции находится его область выселения, в Атлантике идущая до субтропической конвергенции. Вид отсутствует в гомологичном биотопе в северной Атлантике, а в Тихом океане в субполярном круговороте обитает подвид *M. antarcticus pacifica* Stephanyants, 1967, мало отличающийся от южного вида. Распространение этого подвида в пределах субполярного круговорота сходно с описанным для *M. bargmannae*. Таким образом, субполярные круговороты в Атлантике и в Тихом океане заселены разными видами рода *Marrus*.

Кроме того, в Антарктике есть эндемичный вид *Diphyes antarctica* Moser, 1925 и эндемичные роды *Pyrostephos* (*P. vanhoeffeni* Moser, 1925) и *Moseria* (*M. convoluta* Moser, 1925, *M. similis* Margulis, 1977).

Анализ распространения в Мировом океане еще одной группы пелагических животных — сифонофор — подтверждает, что всегда находится какое-то количество видов, распространение которых асимметрично в результате незаселения гомологичных биотопов. Причины такого распространения, по-видимому, достаточно многообразны и неодинаковы в отдельных случаях. При незаселении видом гомологичного ареала в пределах тропических вод, как это происходит у североцентрально-экваториальных видов в Атлантическом океане и экваториально-западноцентральных видов — в Тихом океане, причиной может служить неидентичность гидрологических характеристик центральных водных масс в северном и южном полушариях каждого океана, на которую реагируют некоторые виды. При этом одни из них ведут себя одинаково в обоих океанах, избегая южную центральную воду (*S. monolica*, *G. chuni*); другие идут в эту воду в Тихом океане, и их распространение здесь симметрично. Возможно, тихоокеанская популяция этих видов (*E. mitra* и *D. bojani*) физиологически отлична от атлантической популяции. Таким же физиологическим различием популяций, живущих в разных океанах, можно попытаться объяснить различное их распространение в пределах тропических вод океанов. Однако возможно и другое объяснение. Эти различия зависят от своеобразия гидрологической структуры вод в каждом океане, о чем неоднократно писал К.В. Беклемишев (1969, 1973а, 1981). Он считал, что в некоторых случаях объяснение возможности заселения

того или иного биотопа можно получить, используя принцип Гатчинса (Hutchins, 1947; по: Беклемишев, 1973б). Ареалы некоторых видов ограничиваются изотермами, определяющими: 1) возможность размножения вида; 2) возможность выживания; 3) с одной стороны, изотермой определяющей размножение, а с другой — выживание. Если с этой точки зрения объяснить такой тип распространения неритических (*M. atlantica*) или дальненеритических видов (рыба *Electrona rissoi* — пример Беклемишева (1973б)), когда вид обитает в восточной части океана и отсутствует в западной, то оказывается, что в нейтральной области у Северной Америки нет участков, ограниченных определенными зимними и летними изотермами, в то время как в восточной части океана между этими изотермами находятся обширные биотопы, включающие одну или две нейтральных области.

Вопрос об эндемиках, обитающих в высоких широтах, а также о биполярных видах вообще или биполярных видах, отсутствующих в одном из гомологичных биотопов, был уже подробно обсужден (Беклемишев, 1969) и данные о распространении сифонофор не выходят за рамки высказанных ранее предположений. Эндемик Атлантического океана *N. saga* и эндемик того же океана и Полярного бассейна *M. orthocanna* — виды, возникшие в Атлантике и не распространившиеся в южное полушарие. Возможно, они возникли в последнеледниковое время. Второй вид не проникает в Тихий океан, и одной из причин этого может быть присутствие в субполярном круговороте *M. antarcticus pacifica*. В свою очередь, *M. antarcticus* — вид антарктического происхождения, проникший в ледниковую эпоху в северную часть Тихого океана и не попавший или вымерший в северной части Атлантического океана. Роды и виды — эндемики Антарктики отсутствуют в северном полушарии, так как, по-видимому, возникли, когда уже не было условий для подобного расселения.

В настоящее время нет данных о биоценологических взаимоотношениях сифонофор, а влияние таких взаимоотношений на возможности заселения биотопов, пригодных по гидрологическим параметрам, может быть решающим (Беклемишев, 1969).

ЛИТЕРАТУРА

- Бархатова В.А. Макропланктон Новозеландского района: Экология, распределение, изменчивость. Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1979.
- Беклемишев К.В. О пространственной структуре планктонных сообществ в зависимости от типа океанической циркуляции. — Океанология, 1961, т. 1, вып. 6.
- Беклемишев К.В. Экологические основы биогеографии пелагиали. — В кн.: Экология водных организмов. М.: Наука, 1966, с. 14—24.
- Беклемишев К.В. Биогеографическое деление пелагиали Тихого океана (в пределах поверхностных и промежуточных вод). — В кн.: Биология Тихого океана: Планктон. М.: Наука, 1967, с. 98—169. (Тихий океан).
- Беклемишев К.В. Экология и биогеография пелагиали. М.: Наука, 1969. 291 с.
- Беклемишев К.В. Ареалы тропических дальненеритических видов. — В кн.: Тропическая зона Мирового океана и связанные с ней глобальные процессы. М.: Наука, 1973а, с. 292—299.
- Беклемишев К.В. Биотопы морских биоценозов. — В кн.: Проблемы биоценологии. М.: Наука, 1973б, с. 23—37.
- Беклемишев К.В., Маргулис Р.Я., Перцова Н.М. Сравнение биологической структуры

- пелагической зоны океанических субарктических вод - в Северной Атлантике и Северной Пацифике. — Тр. ВГБО, 1978, т. 22, с. 32—56.
- Беклемишев К.В., Нейман А.А., Парин Н.В. Семин Г.И.* Естественные участки морской среды обитания с биоценотической точки зрения. — Тр. ВНИРО, 1973, т. 84, с. 7—32.
- Долженков В.Н.* Зоопланктон антарктических вод Тихого океана: Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО, 1975.
- Кашкина А.А.* Зоогеографическая характеристика и типы ареалов сальп (Salpidae, Tunicata) Атлантического океана. — Зоол. журн., 1974, т. 53, N 12, с. 1807—1816.
- Маргулис Р.Я.* Сифонофоры Атлантического океана (видовой состав и распределение): Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1971.
- Маргулис Р.Я.* Сифонофоры сем. Diphyidae: Некоторые данные о распространении в Атлантическом океане. — В кн.: Комплексные исследования природы океана. М.: Изд-во МГУ, 1972, т. 3, с. 212—228.
- Маргулис Р.Я.* О распространении в Атлантическом океане сифонофор сем. Hippododiidae, Prayaidae и Abylidae (п/отр. Calycophorae). — Тр. ВГБО, 1973, т. 20, с. 144.
- Маргулис Р.Я.* Асимметричные ареалы пелагических организмов в Атлантическом и Тихом океанах. — Зоол. журн., 1975, т. 54, вып. 10, с. 1556—1560.
- Маргулис Р.Я.* Распределение сифонофор в северо-западной Атлантике. — Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология, 1978, N 3, с. 3—11.
- Маргулис Р.Я.* О границах распространения сифонофор в атлантическом секторе Субантарктики и Антарктики. — В кн.: Комплексные исследования природы океана. М.: Изд-во МГУ, 1980, т. 7, с. 273—277.
- Мусаева Э.И.* Сифонофоры тропических районов Индийского океана: Дис. ... канд. биол. наук. М.: ИО АН СССР, 1973.
- Степаньянц С.Д.* Сифонофоры центральной части Тихого океана. — В кн.: Морской планктон. Л.: ЗИН АН СССР, 1977, с. 54—81.
- Alvarinho A.* Distribution of siphonophores in the regions to the Suez and Panama canals. — J. Fish. Bull., 1974, vol. 72, N 2, p. 527—546.
- Beklemishev C.W.* Biological structure of the Pacific Ocean as compared with two other oceans. — J. Plankton Res., 1981, vol. 3, N 4, p. 531—549.
- Pugh P.R.* The vertical distribution of the siphonophores collected during the SOND cruise, 1965. — J. Mar. Biol. Assoc., U.K., 1974, vol. 54, p. 25—90.
- Sverdrup H.U., Johnson M.W., Fleming R.H.* The Oceans, their physics, chemistry and general biology. N.Y.: Prentice-Hall, 1942. 1082 p.