

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Догель В. А., Волкова М. М. 1946. Данные о жизненном цикле *Diplocotyle* (Cestoda, Pseudophyllidea) // Докл. АН СССР. 35, № 4. 389—391. Жуков Е. В. 1963. Паразитофауна рыб Чукотского региона. Эндopазитические черви морских и пресноводных рыб // Паразитол. сборник. 21. 96—139. Зеликман Э. А. 1966. Некоторые эколого-паразитологические связи на литорали северной части Кандалакшского залива // Жизненные циклы паразитических червей северных морей. М.; Л. С. 1—58. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1987. Т. 3. Л. Успенская А. В. 1963. Паразитофауна бентических ракообразных Баренцева моря. М.; Л. С. 21—22. Burt M. D. B., Sandeman A. M. 1969. Biology of *Bothriomonus* (*Diplocotyle*) (Pseudophyllidea, Cestoda). Part I: History, description, synonymy and systematics // J. Fish Res. Board Canada. 26. 975—996. Gibson D. J., Valtonen E. J. 1983. Two interesting record of tapeworms from Finnish waters // Aquilo. Ser. Zool. 22. 45—49. Linstow O. 1903. Entozoa des zoologischen Museums des kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu St. Petersburg; 1903, VIII. P. 291—292. Nibelin O. 1922. Anatomische-systematische Studien über Pseudophyllidien. Göteborg. S. 184—197. Stark G. J. S. 1965. *Diplocotyle* a parasite of *Gammarus zaddachi* in the estuary of the Yorkshire Esk. Britain // Parasitology. 55. 415—420. Wardle R. A. 1932. The cestoda of canadian fishes. 2. The Hudson drainage system // Contrib. Canad. Biol. Fish. 7, N 30. 379—403.

Поступила в редакцию
15.12.87

O. N. Leontovich, M. A. Valovaya

DESCRIPTION OF PROGENETIC CESTODE GENUS *DIPLOCOTYLE GLRIKII* (PSEUDOPHYLLIDEA, CYATHOCEPHALIDAE) FROM *GAMMARUS OCEANICUS*

The phenomenon of progenesis was registrated at first time for north regions of the USSR in usual common parasite of Salmonidae and Pleuronectidae. The original description of the morphology of the progenetic plerocercoid *Diplocotyle* from littoral Amphipoda is given. The plerocercoid differs from the other fish cestodes only in the length of his strobila and in a number of the sex complexes. There are filaments on one of the parasite egg poles, but a operculum is absent. The egg contains the developed oncosphaera.

ВЕСТН. МОСК. УН-ТА. СЕР. 16, БИОЛОГИЯ. 1989. № 2

УДК 577.472:593.721

Р. Я. Маргулис

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ТРОПИЧЕСКИХ СИФОНОФОР В ОБЛАСТЯХ ВЫСЕЛЕНИЯ В СЕВЕРНОЙ И ЮЖНОЙ ЧАСТЯХ АТЛАНТИЧЕСКОГО И ТИХОГО ОКЕАНОВ

Распространение планктонных животных в областях выселен. за пределами круговоротов, в которых находятся основы их ареалов, представляет известный интерес, указывая на происхождение вод в этих областях. «Планктон более консервативен, чем гидрологические характеристики» (Беклемишев, 1961), поэтому использование видов планктонных организмов как индикаторов вод определенного происхождения весьма перспективно.

На основе собственных и обширных данных из литературы (Moser, 1925; Mackintosh, 1934; Kramp, 1942; Totton, 1954; Fraser, 1967; Alvarado, 1971; и др.) рассмотрено распространение сифонофор, имеющих широко-тропические, а в Атлантике и северо-центрально-экваториальные ареалы, в областях выселения на севере и юге Атлантиче-

ского и Тихого океанов¹. Далее я обсуждаю распространение видов в областях выселения без подразделения последних на нестерильные и стерильные, так как у сифонофор не удается установить границу между ними.

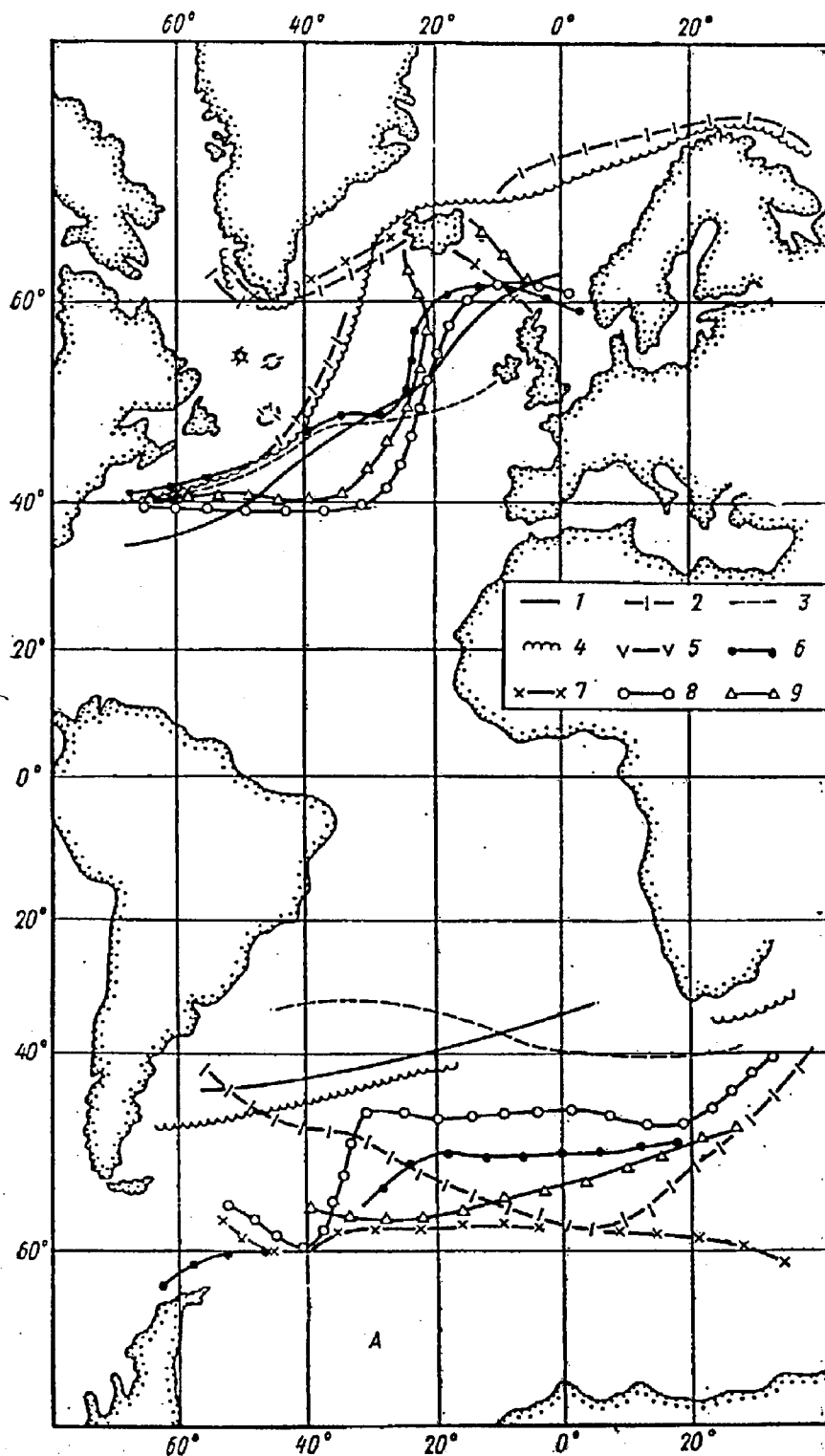
Основы ареалов широко-тропических видов находятся в тропических и субтропических круговоротах. В Северном полушарии субтропические круговороты граничат с субарктическими. Выселение тропических видов за пределы основы ареала происходит в основном в результате выноса вод из западных частей круговоротов Гольфстримом в Атлантическом и Куро시오 в Тихом океанах. К западу от названных течений распространение тропических видов связано с процессами смешения субтропических и субарктических вод в западных нейтральных областях. Распространение сифонофор здесь изучено слабо. Для Атлантики имеется список видов (Brice, Hart, 1962), а сведения о нахождении отдельных видов показывают, что они в разной степени заселяют эту область (Маргулис, 1972). В Тихом океане в западной нейтральной области бывали встречены *Physophora hydrostatica*, *Agalma okeni*, *Bargmannia elongata*, *Voglia glabra*, *Lensia cossack*, *L. subtiloides*, *Eudoxoides spiralis*, *Diphyes dispar*, *D. bojani*, *Chuniphyes multidentata*, *Abylopsis tetragona*.

Размеры и конфигурация областей выселения тропических сифонофор в восточных нейтральных областях различны в двух океанах. В Атлантическом океане отсутствует широтная часть Северо-Атлантического течения и восточная нейтральная область начинается восточнее Ньюфаундлендской банки, где Гольфстрим переходит в Северо-Атлантическое течение, разделяясь на несколько ветвей, идущих далее веером (Schroeder, 1965; Баранов, 1984). Основной поток направлен на северо-восток, а веер более слабых течений — на восток и юго-восток. Трансформированной субтропической водой заполняется вся северо-восточная часть Атлантики. В нейтральной области с расхождением линий тока при отсутствии резких гидрологических границ каждый вид потенциально может заселить всю эту область (Беклемишев, 1969). Не происходит этого потому, что каждый вид, будучи вынесен из основы ареала, способен выжить лишь до определенного предела трансформации воды, в которой он обитает в основе ареала, что определяется нормой реакции вида.

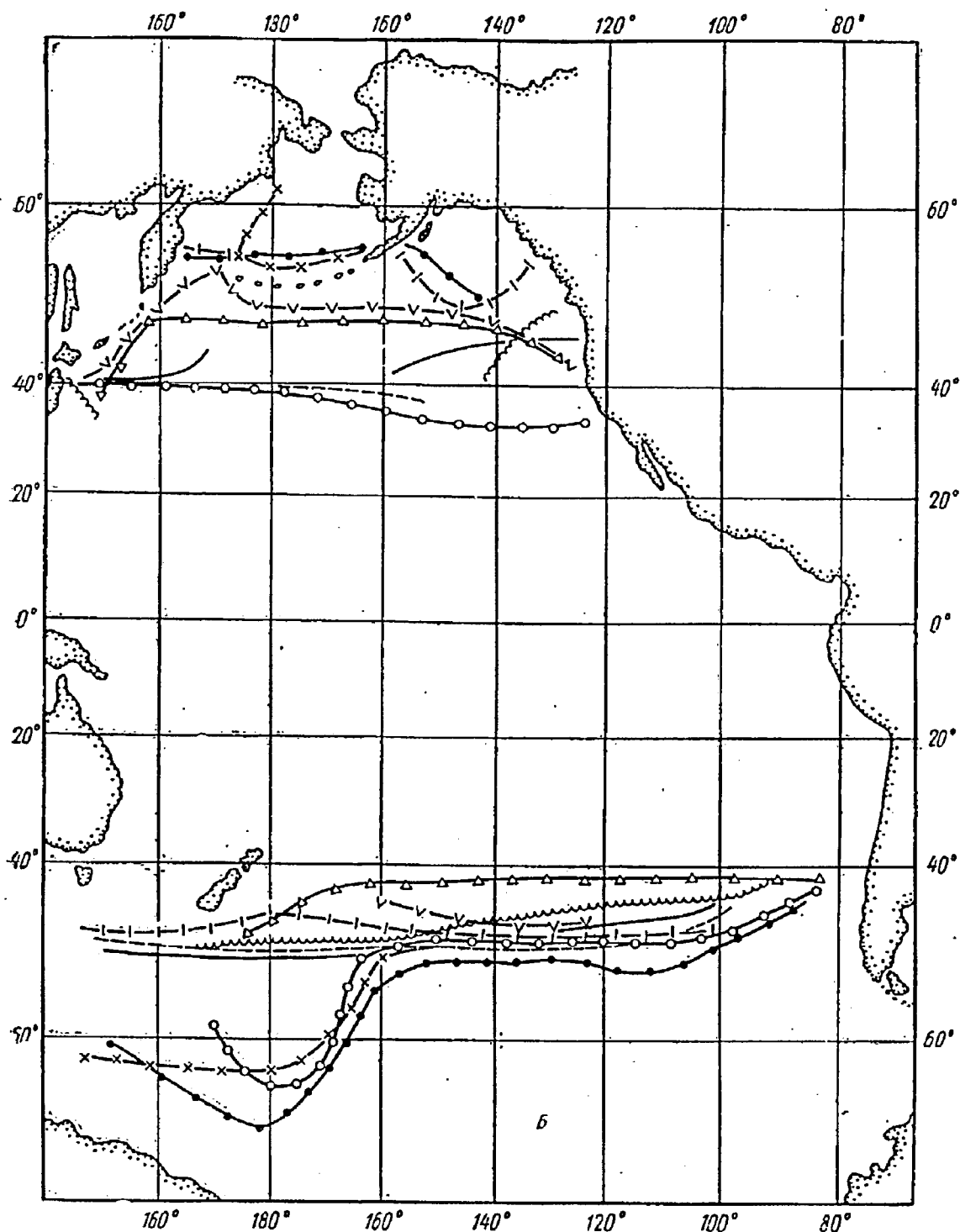
В области гидрологического фронта все границы тропических сифонофор идут рядом или налегают одна на другую. С расхождением линий тока Северо-Атлантического течения расходятся и границы (рисунк, А). *Eudoxoides spiralis* и *Chelophyes appendiculata* не встречаются в основном стержне течения, а находятся в юго-восточных его частях, хотя на север идут достаточно далеко: первый вид доходит до Фарерских островов, второй — заходит в течение Ирмингера и бывает найден у восточного побережья Исландии. Подобно *Eudoxoides spiralis* распространены *Lensia subtilis*, *Galettia biloba*, *Ceratocymba sagittata*. Другие виды в истоках Северо-Атлантического течения выселяются вдоль фронта, но затем встречаются лишь в восточной части нейтральной области, доходя до Ирландии — *Lensia meteori*, северной Англии — *L. multicristata*, Фарерских островов — *Rosacea plicata*, *Lensia fowleri*. *Rosacea plicata* — единственная сифонофора, известная из Северного моря и однажды обнаруженная в Балтийском море в районе Гданьской котловины (Radziejewska et al., 1973). Несколько

¹ Распространение сифонофор в областях выселения на юге Индийского океана изучено недостаточно.

видов заселяют всю нейтральную область, и на западе границей их распространения служит фронтальная зона Северо-Атлантического течения. Это *Physophora hydrostatica*, *Lensia conoidea*, *Vogtia serrata*, *Chuniphyes multidentata*. Два первых вида выселяются далеко на северо-восток и заходят в Баренцево море. *Physophora hydrostatica* находили у Мурманского побережья в Дальнезеленецкой губе (Наумов, 1951; Зеликман, 1970). А. А. Линко (1912; цит. по: Зеликман, 1970) указывает на нахождение обрывков колоний в районе Новой Земли. Четыре названных выше вида встречаются в пределах субарктического



круговорота, куда попадают двумя путями. С севера — из течения Ирмингера в Западно-Гренландское течение, с которым огибают мыс Фарвелл. Вода субтропического происхождения натекает здесь на субарктическую сверху слоем не более 25 м. В этом слое и встречаются тропические сифонофоры (Маргулис, 1978). Другой путь — меандры Северо-Атлантического течения. В зависимости от положения и протя-



Границы распространения широко-тропических сифонофор в Атлантическом (А) и Тихом (Б) океанах: 1 — *Lensia fowleri*, 2 — *L. conoidea*, 3 — *L. meteori*, 4 — *Physophora hydrostatica*, 5 — *Bargmannia elongata*, 6 — *Rosacea plicata*, 7 — *Voglia serrata*, 8 — *Eudoxoides spiralis*, 9 — *Chelophyes appendiculata*

женности теплых меандров тропические сифонофоры могут быть принесены в разные районы субарктического круговорота. Обычно в зоне меандров тропическая вода по глубине проходит дальше в северо-западном направлении, чем по поверхности, соответственно и тропические виды встречаются здесь на глубине (Беклемишев и др., 1978; Маргулис, 1978).

Без проведения специальных исследований невозможно оценить роль Лузитанских вод в распространении сифонофор в восточной нейтральной области (Маргулис, 1972). Такие виды как *Lensia meteori*, *L. cossack*, *L. subtilis*, *Galettia biloba*, *Eudoxoides spiralis*, *Chelophyes appendiculata*, *Ceratocymba sagittata*, *Bassia bassensis* не выселяются из субтропического круговорота примерно до 20° в. д., а восточнее заселяют всю нейтральную область. Положение границ распространения этих видов повторяет ход изотермы 10°C воды на глубине 1000—500 м, где Лузитанские воды идут на север. Однако сифонофоры встречаются в этом районе не глубже 300 м. Можно предположить, что эти виды по каким-то причинам погибают в истоках Северо-Атлантического течения, а восточную нейтральную область заселяют колонии, вынесенные в этом районе из субтропического круговорота за счет турбулентного обмена и слабых течений, направленных на север. Возможно также, что зависимые популяции сифонофор не только названных, но и других видов могут пополняться здесь за счет притока особей из независимых популяций, обитающих в Бискайском заливе.

В Тихом океане примерно на 170° в. д. течение Куросно переходит в Северо-Тихоокеанское, идущее как широтный поток до 150° в. д., в котором происходит смешение субтропических вод с субарктическими. Границы распространения тропических сифонофор в районе этого течения имеют также широтное направление, располагаясь южнее или севернее, что отражает отношение видов к примеси субарктической воды (рисунок, Б). *Eudoxoides spiralis* и *Lensia meteori* встречаются лишь в южной части течения. У восточной и западной границ течения на 55° с. ш. находили *Sulculeolaria quadrivalvis*. Можно ожидать нахождения его в центральной части течения. Сходно с этим видом распространены *Bargmannia elongata*, *Chelophyes appendiculata* и *Chuniphyes multidentata*. В западном районе первый вид выносятся до южной части Берингова моря. В широтной части течения эти виды доходят до 50° с. ш. Все Северо-Тихоокеанское течение по широте до северных его границ заселяют *Rosacea plicata*, *Vogtia serrata*, *Lensia conoidea*. В восточной нейтральной области границы распространения тропических сифонофор расходятся веером. На север в Аляскинском течении идут *Rosacea plicata*, *Lensia conoidea*, *Chuniphyes multidentata*, другие виды не заходят в Аляскинское течение, но заселяют нейтральную область — *Physophora hydrostatica*, *Hippopodius hippopus*. Граница распространения *Chelophyes appendiculata* отклоняется к югу с Калифорнийским течением. В районы субарктического круговорота и в Берингово море тропические сифонофоры попадают несколькими путями. В западной части океана в результате сезонных юго-восточных муссонов субтропические воды вторгаются на север до южной части Берингова моря, неся с собой планктонных животных (Бродский, 1955; Виноградов, 1956; Беклемишев, 1961). По-видимому, так в указанный район попадают *Bargmannia elongata*, *Rosacea plicata*, *Lensia conoidea*. Эти виды, а также *Chelophyes appendiculata*, будучи вынесены в район смешения вод Куросно и Ойясно, затем распространяются на восток как в водах Северо-Тихоокеанского течения, так и в Алеутском течении, составляющем южную часть субарктического круговорота

(Бурков, 1966). В южный район Берингова моря тропические сифонофоры приносятся с востока водами Аляскинского течения и с юга — из Алеутского течения через проливы между Алеутскими островами. Во всех этих случаях воды субтропического происхождения натекают на субарктические воды сверху, и тропические виды встречаются только в поверхностных водах. В заливе Аляска тропические сифонофоры не найдены. В западной части Берингова моря до мыса Наварин на глубинах 1000—500 м встречается *Vogtia serrata*. Она приносится сюда, вероятнее всего, водами глубинного Камчатского противотечения, слабо выраженного и не всегда определяемого гидрологическими методами (Арсеньев, 1967). Так далеко на север в Беринговом море не встречаются другие тропические планктонные беспозвоночные.

Сравнение областей выселения тропических сифонофор на севере Атлантического и Тихого океанов показывает, что в обоих случаях эти животные являются хорошими индикаторами вод субтропического происхождения за пределами центральных субтропических круговоротов. Различия же заключаются в том, что одни и те же виды имеют области выселения различной протяженности и в разных частях сравниваемых областей. В Атлантическом океане далее всех видов в области смещения субтропических вод с субарктическими и арктическими проникает *Physophora hydrostatica*, а в Тихом — *Vogtia serrata*. В субарктическом круговороте в Атлантике не встречаются *Bargmannia elongata*, *Rosacea plicata*, *Chelophyes appendiculata*; в Тихом океане отсутствует *Physophora hydrostatica*. Эти различия могут объясняться неидентичностью гидрологических условий в сравниваемых районах океанов, а также возможными физиологическими различиями между популяциями одного вида, обитающими в разных океанах.

В Южном полушарии широко-тропические сифонофоры одну из основ ареалов имеют в южных субтропических круговоротах, граничащих с Антарктическим круговым течением. Выселение сифонофор из субтропических круговоротов в Субантарктику и Антарктику происходит за счет переноса субтропических вод поперек кругового течения на глубинах 900—1200 м (Арсеньев и др., 1975; Маргулис, 1980) и в результате деятельности синоптических вихрей (Бубнов и др., 1984). Антициклонические вихри характеризуются теплой водой, и, отрываясь, они выносят, вероятно, на юг в Антарктику тепловодную фауну, в том числе сифонофор.

Хотя в обоих океанах в Субантарктику выселяются практически одни и те же виды сифонофор, протяженность областей выселения различная. В Тихоокеанском секторе большинство видов не встречается южнее 50° ю. ш., не пересекает антарктическую конвергенцию и не выходит за пределы собственно Субантарктики. Здесь в районе антарктической конвергенции все границы распространения сближены, как в районах полярных фронтов на севере. Такой ход границ нарушается западнее 160° з. д., где на юг в Антарктику до границ высокоантарктической провинции (Долженков, 1975) проникают *Vogtia serrata*, *Rosacea plicata*, *Eudoxoides spiralis*, *Chuniphyes multidentata*. В Атлантическом секторе границы распространения видов далеко отстоят друг от друга, как это бывает в областях смещения вод с отсутствием резких гидрологических границ. Создается впечатление, что здесь антарктическая конвергенция не влияет на распространение большинства видов сифонофор. Не менее восьми видов встречается южнее конвергенции. В Атлантическом секторе *Lensia meteori* не имеет области выселения, а у *Physophora hydrostatica* и *Lensia fowleri* области выселения значительно меньше, чем в Тихоокеанском секторе. По-види-

тому, в синоптических вихрях могут существовать зависимые популяции некоторых видов сифонофор, чьи эвдоксии, личинки и молодые колонии встречаются в Субантарктике: *Rosacea plicata*, *Physophora hydrostatica*, *Agalma elegans*, *Stephanomia bijuga*.

Рассмотренный материал показывает, что распространение широко-тропических сифонофор в областях выселения их из основ ареалов на границах субтропических и субарктических или субантарктических вод связано с определенными гидрологическими процессами. Конфигурация области выселения каждого вида определяется характером переноса вод и нормой реакции вида из популяции, обитающей в каждом из океанов, на степень трансформации воды из основы ареала. Нахождение тропических сифонофор в аркто-бореальных районах и в Антарктике, где следы субтропических вод не определяются инструментальными исследованиями гидрологов (В. А. Бурков, устное сообщение), позволяет рассматривать их как удобные индикаторы вод субтропического происхождения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арсеньев В. С. 1967. Течения и водные массы Берингова моря. М. Арсеньев В. С., Булатов Р. П., Гусарова А. Н. и др. 1975. Структура и динамика вод в районе исследования 11 рейса НИС «Академик Курчатов»//Тр. ИОАН. 103. 7—29. Баранов Е. И. 1984. О разветвлении Гольфстрима//Тр. ГОИН. № 175. 4—13. Беклемишев К. В. 1961. Зоопланктон северо-восточной части Тихого океана//Тр. ИОАН. 45. 142—171. Беклемишев К. В. 1969. Экология и биогеография пелагиали. М. Беклемишев К. В., Маргулис Р. Я., Перцова Н. М. 1978. Сравнение биологической структуры пелагической зоны океанических субарктических вод в Северной Атлантике и Северной Пацифике//Тр. ВГБО. 22. 32—56. Бродский К. А. 1955. Зоогеографическое районирование пелагиали дальневосточных морей и северной части Тихого океана//Докл. АН СССР. 102, № 3. 649—652. Бубнов В. А., Бурков В. А., Грачев Ю. М. 1984. Квазистационарный циклонический вихрь в Антарктическом циркуполярном течении к югу от Африки//Докл. АН СССР. 275, № 3. 737—740. Бурков В. А. 1966. Структура течений Тихого океана и их номенклатура//Океанология. 6, № 1. 3—17. Виноградов М. Е. 1956. Распределение зоопланктона в западных районах Берингова моря//Тр. ВГБО. 7. 173—203. Долженков В. Н. 1975. Зоопланктон антарктических вод Тихого океана: Автореф. канд. дис. Владивосток. Зеликман Э. А. 1970. Пелагические кишечноротовые как биоиндикаторы термического режима Баренцева моря//Тр. ПИНРО. № 27. 77—89. Маргулис Р. Я. 1972. Факторы, определяющие крупномасштабное распределение сифонофор подотрядов *Physophorae* и *Calysorphorae* в Атлантическом океане//Океанология. 12, № 3. 499—505. Маргулис Р. Я. 1978. Распределение сифонофор в Северо-Западной Атлантике//Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биол. № 3. 3—11. Маргулис Р. Я. 1980. О границах распространения сифонофор в Атлантическом секторе Субантарктики и Антарктики//Комплексные исследования природы океана. Вып. 7. М. С. 273—277. Наумов Д. В. 1951. Массовое появление теплолюбивой сифонофоры в планктоне Баренцева моря//Природа. 11. 62—63. Alvargiño A. 1971. Siphonophores of the Pacific with a review of the world distribution//Bull. Scripps. Inst. Oceanogr. Univ. California. Vol. 16. Fraser J. H. 1967. Siphonophora in the plankton to the North and West of the British Isles//Proc. Roy. Soc. 70, N 1. 1—30. Grice G. D., Hart A. D. 1962. The abundance, seasonal occurrence and distribution of the epizooplankton between New York and Bermuda//Ecol. Monogr. 32, N 4. 287—309. Kramp P. L. 1942. The Godthaab Expedition 1928. Siphonophora//Medd. Grønland. 80, N 8. 3—19. Mackintosh N. A. 1934. Distribution of the macroplankton in the Atlantic sector of the Antarctica//Discovery Rep. 9. 65—160. Moser F. 1925. Die Siphonophoren des Deutschen Süd-Polar Expedition 1901—1903//Ergebn. Deutsch. Süd-Polar Exp., 1925. Bd 17. Zool. 9. Radziejewska T., Chojnacki J., Masłowski J. 1973. New indicator in the Baltic Zooplankton in 1972//Mar. Biol. 23. 111—113. Schroeder E. A. 1965. Average monthly temperatures in the North Atlantic Ocean//Deep-Sea Res. 12, N 3. 323—343. Totton A. K. 1954. Siphonophora of the Indian Ocean together with systematic and biological notes on related specimens from other oceans//Discovery Rep. 27. 162.

Поступила в редакцию
16.11.87

R. Ya. Margulis

**DISTRIBUTION OF TROPICAL SIPHONOPHORA IN THE EXPATRIATION
AREAS IN THE NORTHERN AND SOUTHERN ATLANTIC AND PACIFIC**

Distribution of broadly tropical (tropical — subtropical) siphonophora in the northern and southern Atlantic and Pacific were studied. Bases of ranges for broadly tropical species is in central gyres in both oceans. Some species of siphonophora expatriated far from this gyres in transition zones where subtropical waters mixed with subarctic and arctic ones. The shape and size of expatriation areas depends of hydrological processes and the species react of transformation of subtropical waters. Some species of siphonophora found in the area where are no plankton species from other systematic groups.