

УДК 577.472 : 593.721/723.3 (261)

Р. Я. МАРГУЛИС

**ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ КРУПНОМАСШТАБНОЕ  
РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СИФОНОФОР ПОДОТРЯДОВ  
PHYSOPHORAE И CALYCOPHORAE  
В АТЛАНТИЧЕСКОМ ОКЕАНЕ**

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова  
Биологический факультет  
Кафедра зоологии и сравнительной анатомии беспозвоночных

Рассмотрены ареалы некоторых видов сифонофор подотрядов *Physophorae* и *Calycophorae*. Установлено, что крупномасштабное распределение этих животных связано в первую очередь с определенными водными массами. В пределах водной массы для разных видов более существенным оказывается либо продуктивность вод, либо комплекс абсолютных значений гидрологических характеристик. В случае зависимости распределения от продуктивности появляются экваториальные или периферические виды. Зависимость распределения от гидрологических факторов, чаще всего от температуры, приводит к тому, что границы ареалов видов проходят в разных частях одной водной массы.

В последние годы распределение в океане сифонофор привлекает к себе особое внимание в связи с тем, что они обитают на глубинах регистрации звукорассеивающих слоев [9, 10]. Материалом для этой статьи послужили результаты обработки сифонофор, собранных в Атлантическом океане во время работ НИС «Петр Лебедев» на 19 полигонах от южной части Норвежского моря до 42° ю. ш. Кроме того, для составления сводных карт распространения отдельных видов были использованы все опубликованные результаты обработки сифонофор из сборов экспедиций, работавших в Атлантическом океане [11—13, 18—23, 25].

В обширной литературе по сифонофарам Атлантики и других районов Мирового океана интерпретация географического распространения видов не выходит за рамки установления границ в пределах тех или иных широт или обсуждения вопросов об эндемиках Арктики и Антарктики. В данной работе сделана попытка объяснить распространение сифонофор в Атлантическом океане с позиции современных взглядов на биогеографию пелагиали.

На основании сводных карт распространения были проведены границы ареалов видов. Таким образом, получены карты «суммарных ареалов», что оказалось достаточным для установления общих закономерностей распространения сифонофор. Ниже приводятся данные по распространению тех видов сифонофор, ареалы которых представляют наибольший интерес<sup>1</sup>.

Атлантический океан узок и почти весь заполнен тропической водой. На севере и на юге тропическая вода ограничена субполярными фронтами. В северной части океана субполярная водная масса находится только на северо-западе, где имеется циклонический круговорот. Вся северо-восточная часть океана занята трансформированной тропической

<sup>1</sup> Из обсуждения исключены Арктика и Антарктика и соответственно виды, встречающиеся только в этих районах. Так же не рассматривается распространение *Dimorphyes arctica*, по-видимому, космополитического вида.

водой. В южной части океана важной гидрологической границей является субтропическая конвергенция, южнее которой находится субантарктическая водная масса, ограниченная на юге субполярным фронтом (антарктической конвергенцией). Субантарктическая и значительная часть антарктической воды вовлечены в циркумполярное течение Западных Ветров. Тропические воды Атлантики представлены Североатлантической Центральной водной массой и Южноатлантической Центральной водной массой. В пределах этих водных масс в каждом полушарии имеется по одному субтропическому и одному тропическому круговороту. В центре антициклонических субтропических круговоротов находятся галистазы. Тропические круговороты вытянуты в широтном направлении и не имеют галистаз. В экваториальной части Атлантического океана гидрологи, как правило, не выделяют экваториальную водную массу, хотя на этот счет нет единого мнения. Однако в этой части океана комплекс гидрологических условий достаточно своеобразен, на что, по-видимому, реагируют некоторые виды планктонных животных из разных систематических групп, обитающие только здесь и распространяющиеся с водой, сохраняющей характеристики экваториальной воды [4, 8, 14, 24].

Совокупность крупномасштабных круговоротов в океане рассматривается как деформационное поле с нейтральными областями, примыкающими к берегу [14, 1]. В Атлантике нейтральные области находятся между субтропическими и субполярными круговоротами, между субтропическими круговоротами и между тропическими круговоротами — всего десять нейтральных областей. Из-за того, что Атлантический океан узок, в нем плохо выражены широтные течения. В нейтральных областях и широтных течениях находятся вторичные водные массы.

В северной части океана в субарктической воде живет *Nanomia saga*, по-видимому, — единственный boreальный вид среди сифонофор (рисунок, В). Независимая популяция этого вида находится, вероятно, в круговороте субполярных вод западнее хребта Рейкьянес. *N. saga* встречается в Дэвисовом проливе, у южного и западного побережья Исландии, у побережья Норвегии до 70—72° с. ш. и в смешанных водах вокруг Англии и у северо-восточного побережья Америки (в «водах склона»).

Большинство сифонофор — тропические виды. Среди них можно выделить следующие группы: а) широкотропические виды, которые из центральных тропических вод заходят в переходные зоны и особенно интенсивно выселяются на севере; б) более строго тропические виды, избегающие переходные зоны; в) экваториальные виды, живущие в экваториальной воде.

Распространение видов группы «а», широкотропических, в северной части океана ограничено субполярным фронтом (рисунок, А). Эту границу не пересекает ни один тропический вид сифонофор. И если у юго-западного побережья Гренландии обнаружены тропические сифонофоры (*Lensia conoidea* и *Vogtia serrata*), то проникают они сюда с северо-востока с трансформированной водой, имеющей примесь центральных северо-атлантических вод. Границы ареалов всех видов этой группы тесно сходятся в районе 65—45° з. д., где гидрологические градиенты наиболее велики. Западнее 65° з. д., у побережья Америки границы ареалов несколько расходятся в небольшой нейтральной области. Восточнее 45° з. д. по мере трансформации вод в Северо-Атлантическом течении границы ареалов разных видов расходятся широким веером. Подобное распределение границ ареалов характерно для планктонных организмов в нейтральных областях с расхождением линий тока и размытыми гидрологическими границами [1]. Разные виды идут до определенного предела трансформации, их распространение ограничивается абсолютными значениями характеристик. Сходную картину распространения видов рода *Calanus* в этом районе обнаружил Грузов [3].

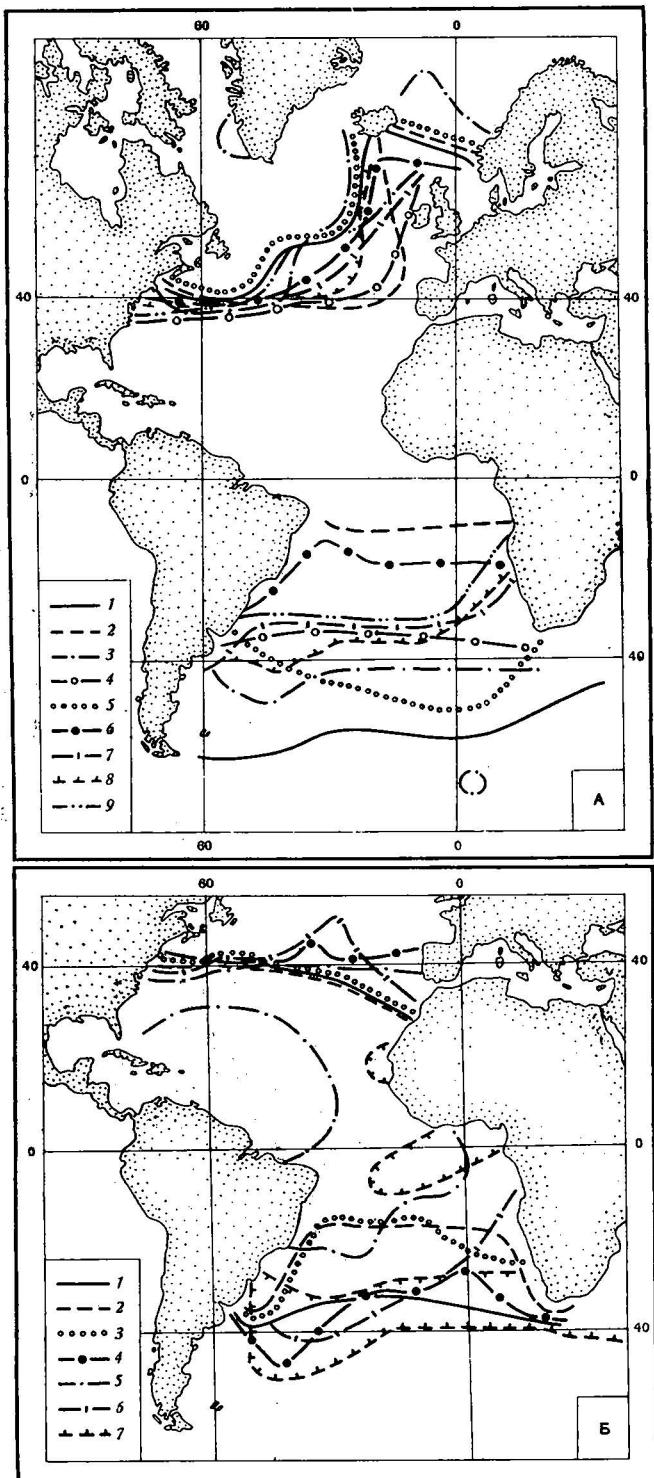
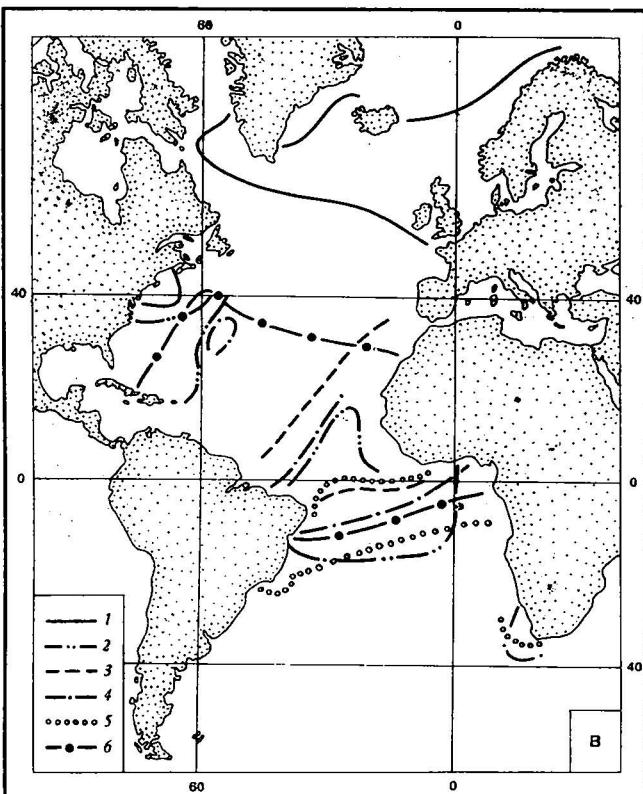


Рис. 1. Ареалы сифонофор Атлантического океана

A. 1 — *Rosacea plicata*; 2 — *Agalma elegans*; 3 — *Lensia conoidea*; 4 — *L. subtilis*; 5 — *Hippopodius hippopus*; 6 — *Enneagonum hualenum*; 7 — *Bassia bassensis*; 8 — *Chelophysa appendiculata*; 9 — *Ceratocydima sagittata*

B. 1 — *Abylopsis eschscholtzii*; 2 — *Eudoxoides mitra*; 3 — *Diphyes bojanii*; 4 — *D. dispar*; 5 — *Abyla trigona*; 6 — *Agalma okeni*; 7 — *Lensia hardyi*



B. 1 — *Nanomia cara*; 2 — *Ceratocymba dentata*; 3 — *Lensia hostile*; 4 — *Maresearsia praecleara*; 5 — *Nectopyramis natans*; 6 — *Melophysa melo*

На распространение широкотропических видов в северной части океана значительное влияние оказывают лузитанские воды. Это вторичная средиземноморская вода, характеризующаяся высокой соленостью. Она вытекает через Гибралтарский пролив и быстро погружается на глубину до 1000 м. На этой глубине средиземноморская вода распространяется на юг, запад и север, интенсивнее всего на север, где постепенно поднимается ближе к поверхности [5, 24]. Принято считать, что некоторые планктонные организмы появляются в северо-восточной части океана, у побережья Англии и в Фареро-Исландском районе только в результате заноса их сюда лузитанской водой. Эти организмы называют лузитанскими видами и выделяют в лузитанскую фауну в северо-восточной Атлантике [15—17]. Среди этих животных много видов сифонофор. При составлении сводных карт распространения сифонофор выяснилось, что некоторые виды, считавшиеся индикаторами средиземноморской воды, несомненно, приносятся в английские воды Северо-Атлантическим течением [6, 7]. Д-р Фрейзер, к которому я обратилась за разъяснениями по поводу уточнения понятия «лузитанская фауна», любезно пояснил следующее. Лузитанскими он считает не только те виды, которые приносятся лузитанской водой. Лузитанскими называются и те виды, которые живут и в воде Северо-Атлантического течения, и в средиземноморской воде, но численность их в последней значительно выше. Если при такой ситуации численность вида больше в североатлантической воде, то этот вид называют океаническим. Кроме того д-р Фрейзер считает, что лузитанская вода приносит не только средиземноморские виды, но и тропических животных, попадающих в эту воду по мере смешения ее с окружающей водой. Из сказанного следует, что понятие «лузитанская фауна» не имеет достаточно четкого и аргументированного определения.

При рассмотрении распределения планктона животных, в том числе сифонофор, большее значение имеет нахождение основ ареалов тех видов, которые приносятся в северо-восточную часть океана только лузитанской водой. Наиболее вероятно предположение, что независимые популяции таких видов обитают в Средиземном море. Существуют ли в океане на пути движения лузитанской воды достаточно устойчивые циркуляции, где также могли бы находиться независимые популяции этих видов, пока не известно. Если согласиться, что лузитанская вода несет и виды, попадающие в этот поток в результате смешения с соседними слоями, то основа ареала таких тропических видов может находиться в северном субтропическом круговороте. В восточную часть океана они могут попасть с водой Северо-Атлантического течения, а затем в средиземноморскую воду. Это должны быть достаточно эврибионтные виды, для которых такое смешение воды не является губительным.

Среди сифонофор ареалы типа *Agalma elegans* и *Lensia subtilis* показывают, что действительно есть виды, которые не идут в трансформированную воду Северо-Атлантического течения и таким путем не могут попасть на северо-восток, а появляются севернее границы центральных вод только в зоне влияния средиземноморской воды. Их можно назвать лузитанскими в узком смысле.

Южные границы ареалов широкотропических видов разобщены больше, чем на севере, так как здесь гидрологические градиенты меньше. Для некоторых видов этой группы границей распространения является субтропическая конвергенция. Границы ареалов этих видов расходятся в восточной нейтральной области, причем большинство границ поворачивает на север, по-видимому, под влиянием Бенгельского течения. У побережья Южной Америки границы ареалов почти всех видов отклоняются на юг с водами теплого Бразильского течения.

Южнее субтропической конвергенции проходят границы распространения *Hipporodius hippopus* и *Rosacea plicata*. Второй вид идет дальше других на юг, вероятно, до чистой антарктической воды. Два вида — *Agalma elegans* и *Eppieagonum hyalinum* — не заходят в центральную часть вод южноатлантической центральной водной массы, причем *A. elegans* отсутствует в Бразильском течении.

Границы ареалов тропических видов второй группы («б»), не идущих, как правило, в трансформированную воду, также более дружно проходят на севере, как и у предыдущей группы (рисунок, Б). В восточной нейтральной области Северного полушария границы ареалов расходятся, в основном отклоняясь на юг. Границы ареалов *Agalma okapi* и *Diphyes dispar* образуют изгиб к северу в районе 30—35° з. д., сходный с таким у других центральных тропических видов [2]. Возможно такой ход границы объясняется своеобразием гидрологических условий, так как на динамических картах видно, что в этом месте течения также образуют выгиб к северу. Южные границы ареалов проходят либо в районе субтропической конвергенции, либо по 20° ю. ш. в открытой части океана и спускаются на юг, вдоль побережий Африки и Южной Америки. По-видимому, некоторые виды второй группы избегают в какой-то степени воды южноатлантической центральной водной массы.

Среди тропических сифонофор найдены два периферических вида. Один из них *Lensia hardyi* занимает южную периферию центральных вод в Южной Атлантике и встречается у западного побережья Африки. Это единственный известный в настоящее время тропический вид, заселяющий периферию южных центральных вод пасквоздь. Его независимая популяция может находиться в небольшом круговороте вод у побережья Южной Америки. Второй периферический вид *Abyla trigona* обитает на периферии вод северного центрального круговорота. Независимая популяция находится, вероятно, в противотечении у Багамских островов. Пока в Северном полушарии известно сравнительно немного перифери-

ческих видов беспозвоночных и все они не найдены в центральной части океана. *A. trigona* встречается в открытом океане в северной части ареала и, кроме того, пересекает океан на экваторе. В юго-западной части океана этот вид идет до 20—25° ю. ш., захватывая часть южноатлантических центральных вод, что, по-видимому, указывает на проникновение североатлантических центральных вод в этот район Южной Атлантики.

Распространение экваториальных видов представляет собой менее четкую картину, чем распространение широкотропических видов, возможно, вследствие того, что почти все экваториальные виды редко встречаются (рисунок, В). Границы ареалов этих видов в основном совпадают с границами распределения экваториальных планктонных животных, но сифонофоры, как правило, не встречаются в Бразильском течении. Интересно нахождение у юго-западного побережья Африки *Nectopugamis natans* и *Lensia hostile*. Из экваториальных видов в этом районе до сих пор была найдена только *Sagitta enflata*. Появление здесь экваториальных видов объясняется выходом вод экваториального подповерхностного противотечения.

В пределах сравнительно однородных по гидрологическим параметрам вод важным фактором для распространения сифонофор является продуктивность вод. По-видимому, связью с эвтрофной водой можно объяснить характер распространения периферических видов, которые живут не только на периферии центральных вод, но и в эвтрофных районах у побережья Африки и на экваторе. По этому же признаку, вероятно, выделяется группа экваториальных видов. Как уже было показано, границы ареалов большинства видов, живущих в Южной Атлантике до субтропической конвергенции, у южного побережья Африки отклоняются к северу. Границы ареалов видов, которые в открытом океане не встречаются южнее 20° ю. ш., у побережья Африки идут на юг до 35—40° ю. ш. Распространение сифонофор двух названных групп, скорее всего, обусловлено действием разных факторов: температуры и трофности вод. Виды первой группы избегают холодные воды Бенгельского течения. Виды второй группы не идут в олиготрофную воду южноатлантического субтропического круговорота, а по эвтрофным районам, вдоль побережья Африки и Южной Америки, они проникают на юг.

Сифонофоры Атлантического океана представлены boreальными, тропическими и экваториальными видами. Для ареалов широкотропических видов характерна асимметрия: виды, на севере встречающиеся до субполярного фронта, в южной части океана известны только до субтропической конвергенции. Некоторые тропические сифонофоры не живут в центральной части южного субтропического круговорота. Среди тропических сифонофор описаны два ареала периферических видов.

Сравнение ареалов сифонофор с ареалами других планктонных животных и с биогеографическими границами, установленными для Атлантического океана [2], показало, что их распределение в океане подчиняется ранее установленным на основе анализа распространения других групп планктона закономерностям. Для распространения сифонофор в океане важны те же факторы, что и для ранее изученных животных: разделение толщи вод на «термогалинные» водные массы, а в пределах этих водных масс для разных видов в разной степени существенны продуктивность и температура.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Беклемишев К. В. 1967. Биогеографическое деление пелагиали Тихого океана (в пределах поверхностных и промежуточных вод). Сб. «Тихий океан», VII. Биология Тихого океана, кн. 1. Планктон. «Наука».
2. Беклемишев К. В. 1969. Экология и биогеография пелагиали. «Наука».
3. Грузов Л. Н. 1963. Состав и распределение зоопланктона в северной части Атлантического океана в июле 1959 г. Тр. Атлант. н.-и. ин-та морск. рыбн. х-ва и океаногр., вып. X.

4. Ди трих Г. 1962. Общая океанография. Изд-во иностр. лит., М.
5. Жуков Л. А. 1967. К механизму распространения средиземноморской воды в Атлантическом океане. Океанология, VII, вып. 1.
6. Маргулис Р. Я. 1969. О распространении некоторых видов сифонофор подотряда Physophorae в Атлантическом океане. Вестн. Моск. гос. ун-та, № 2.
7. Маргулис Р. Я. 1971. Некоторые данные о распространении в Атлантическом океане сифонофор рода *Lensia* (подотряд Calycophora). Океанология, XI, вып. 1.
8. Муромцев А. М. (ред.) 1963. Основные черты гидрологии Атлантического океана. Гидрометеоиздат, Л.
9. Бархэм Е. Г. 1963. Siphonophores and the deep scattering layer. Science, 140, No. 3568.
10. Barham E. G. 1966. Deep scattering layer migration and composition: observations from the Diving Saucer. Science, 151, No. 3716.
11. Bigelow H. B. 1911. Biscayan Plankton collected during a Cruise of H. M. S. «Research», 1900. XIII. The Siphonophora. Trans. Linn. Soc. Zool., X, London.
12. Bigelow H. B. 1918. Some Medusae and Siphonophorae from the Western Atlantic. Bull. Museum Compar. Zool. Harvard Coll., LXII, No. 8.
13. Chun C. 1897. Die Siphonophoren der Plankton-Expedition. Ergebni. Plankton-Exp. II.
14. Defant A. 1961. Physical oceanography. 1, 2. Oxford.
15. Fraser J. H. 1955. The plankton of the waters approaching the British Isles in 1953. Dept. Agric. Fish. Scotland, Marine Res. Ser., No. 1.
16. Fraser J. H. 1961. The oceanic and bathypelagic plankton of the North-East Atlantic and its possible significance to fisheries. Dept. Agric. Fish. Scotland, Marine Res. Ser. No. 4.
17. Fraser J. H. 1967. Siphonophora in the plankton to the north and west of the British Isles. Proc. Roy. Soc., 70, No. 1, Edinburg.
18. Haekel E. 1888. Report on the Siphonophorae collected by H. M. S. Challenger during the years 1873—76. Rep. Sci. Results H. M. S. Challenger. Zool., XXVIII.
19. Kamp P. L. 1942. The Godthaab Expedition 1928. Siphonophora. Meddel. Grönland, 80, No. 8.
20. Leloup E. 1934. Siphonophores Calycophorides de l'Océan Atlantique tropical et Austral. Bull. Mus. Hist. Nat. Belg., X, No. 6.
21. Leloup E. 1955. Siphonophores. Rep. Sci. Res. «M. Sars» North Atlantic deep-sea expedition 1910, 5, No. 11.
22. Leloup E. 1955. Siphonophores. Exp. océanogr. Belge eaux côtières Africaines de l'Atlantique sud (1948—1949). Res. sci., III, f. 4.
23. Moser F. 1925. Die Siphonophoren der Deutschen Südpolar Expedition, 1901—1903. Dtsch. Südpol. Exp. XVIII, Zoologie, IX.
24. Svendrup H. U., Johnson M. W., Fleming R. H. 1942. The Oceans, their physics, chemistry and general biology. Prentice-Hall, N. Y.
25. Totton A. K. 1954. Siphonophora of the Indian Ocean together with systematic and biological notes on related specimens from other oceans. Disc. Res., XXVIII.

Поступила в редакцию  
24.V.1971

#### R. Ya. MARGULIS

### FACTORS DETERMINING THE LARGE-SCALE DISTRIBUTION OF SIPHONOPHORES OF THE SUBORDERS PHYSOPHORAE AND CALYCOPHORAE IN THE ATLANTIC OCEAN

#### Summary

The distribution areas of some siphonophore species of the suborders Physophorae and Calycophorae are considered. The large-scale distribution of these animals was found to be related, first of all, to definite water masses. Within a particular water mass, either water productivity or a complex of absolute hydrological parameters prove to be more essential for different species. If the distribution depends on productivity, equatorial or peripheral species develop. The dependence of the distribution on hydrological factors most often on temperature results in that boundaries of the distribution areas of the species lie in different parts of the water mass.

# **FACTORS DETERMINING THE LARGE-SCALE DISTRIBUTION OF SIPHONOPHORES OF THE SUBORDERS PHYSOPHORAE AND CALYCOPHORAE IN THE ATLANTIC OCEAN**

R. Ya. Margulis

The ranges of some siphonophore species of the suborders Physophorae and Calycophorae are examined. The large-scale distribution of these animals is associated chiefly with certain water masses. Within a particular water mass either water productivity or a combination of absolute hydrologic characteristics is more important for a given species. Equatorial or peripheral species appear if the distribution is related to productivity. The dependence of the distribution on hydrologic factors, especially temperature, causes the boundaries of the species ranges to lie in different parts of a single water mass.

The distribution of siphonophores in the ocean has been attracting unusual attention in recent years because they live at depths where sound-scattering layers have been recorded [9, 10]. This article is based on the results of an analysis of the siphonophores collected in the Atlantic Ocean during the voyages of the R/V Petr Lebedev in 19 polygons from the southern part of the Norwegian Sea to 42°S. In addition, all the published results of analyses of siphonophores from collections made during expeditions in the Atlantic Ocean were used to compile composite maps showing the distribution of individual species [11-13, 18-23, 25].

In the extensive literature on siphonophores of the Atlantic and elsewhere in the World Ocean, the interpretation of the geographic distribution of the species does not go beyond establishment of the boundaries within particular latitudes or discussion of endemics of the arctic or antarctic. This article attempts to explain the distribution of siphonophores in the Atlantic Ocean in line with current views on the biogeography of the pelagic zone.

Boundaries of the ranges of the species were drawn on the basis of composite maps. In this way we obtained maps of "total ranges" which proved to be sufficient to establish the general

patterns of siphonophore distribution. We present below data on the distribution of those species whose ranges are of most interest.\*

The Atlantic Ocean is narrow and almost entirely filled with tropical water. The tropical water is bounded on the north and south by subpolar fronts. The subpolar mass in the northern part is found only in the northwest where there is a cyclonic circulation. The entire northeastern part of the ocean is occupied by transformed tropical water. In the southern part of the ocean, an important hydrologic boundary is the subtropical convergence. South of it is the subantarctic water mass which is bounded on the south by the subpolar front (antarctic convergence). The subantarctic water and much of the antarctic water are drawn into the West Wind Drift. The tropical waters of the Atlantic consist of the north and south central Atlantic water masses. Within these masses are one subtropical and one tropical gyre in each hemisphere. At the center of the anticyclonic subtropical gyres there are halistases. The tropical gyres extend latitudinally and do not have a halistasis. Hydrologists generally do not distinguish an equatorial water mass in the equatorial Atlantic, although there is no consensus on the subject. However, the hydrologic conditions in this part of the ocean are quite peculiar and some species of planktonic animals react to them. These plankters are from different taxonomic groups and they dwell only here, spreading with water that retains its equatorial characteristics [4, 8, 14, 24].

The combination of large-scale circulations in the ocean is regarded as a deformation field with neutral regions abutting on the shore [14, 1]. The neutral regions in the Atlantic are between subtropical and subpolar gyres, between subtropical gyres, and between tropical gyres, 10 neutral regions in all. Since the Atlantic Ocean is narrow, latitudinal currents are not very pronounced. Secondary water masses occur in neutral regions and in latitudinal currents.

Nanomia cara, apparently the only boreal species among the siphonophores, lives in the northern part of the ocean in subtropical water (Fig. 1 C). An independent population of this species is probably to be found in the circulation of subpolar waters west of the Reykjanes ridge. N. cara occurs in Davis Strait, off the southern and western coasts of Spain, and off the coast of Norway as far as 70-72°N, in mixed waters around England, and off the northeast coast of America (in "slope waters").

Most of the siphonophores are tropical species. The following groups can be distinguished among them: (i) broadly tropical species which extend from the central tropical waters to the transitional zones and very intensively move north; (ii) the more strictly tropical species which avoid the transitional zones; and (iii) the equatorial species which live in equatorial water.

The distribution of the first group of species, the broadly tropical, in the northern part of the ocean is limited by the subpolar front (Fig. 1 A). No tropical siphonophore species crosses this boundary. And while tropical siphonophores (Lensia conoidea and Vogtia serrata) are found off the southwest coast of Greenland, they penetrate there from the southeast with transformed water admixed with north central Atlantic water. The boundaries of the ranges of this group of species converge around 65-45°W where the hydrologic gradients are greatest. West of 65°W off the coast of America, the boundaries of the ranges diverge slightly in a small neutral region. East of 45°W, as the water is transformed in the North Atlantic current, the boundaries of the ranges of the different species diverge in a broad fan. This distribution of the boundaries of the ranges is characteristic of planktonic organisms in the central regions with diverging flow lines and diffuse hydrologic boundaries [1]. The different species go to a certain limit of transformation and their distribution is limited by absolute characteristics. Gruzov observed a similar pattern of distribution of species from the genus Calanus in this region [3].

The distribution of broadly tropical species in the northern part of the ocean is greatly influenced by Lusitanian waters. These are secondary highly saline Mediterranean waters. They flow through the Strait of Gibraltar and quickly sink to a depth of about 1000 m. At this depth the Mediterranean waters spread south, west, and especially north where they gradually rise to the surface [5, 24]. Some planktonic organisms are thought to appear in the northeastern part of the ocean off England and in the Faeroes-Iceland region only as a result of being transported there by Lusitanian waters. These organisms are called Lusitanian species and classified with the Lusitanian fauna in the northeast Atlantic [15, 16, 17]. They include many siphonophore species. After compiling composite maps of the distribution of siphonophores, we found that some species regarded as indicators of Mediterranean water are undoubtedly carried into the English waters by the North Atlantic current [6, 7]. Dr. Fraser, whom I asked to clarify the concept of "Lusitanian fauna," kindly explained it in the following way. He regards as Lusitanian not only those species which are transported by Lusitanian water, but species that

\*The arctic and antarctic along with the species found only in these regions are excluded from the discussion. The distribution of Dimophyes arctica, apparently a cosmopolitan species, is likewise not considered.

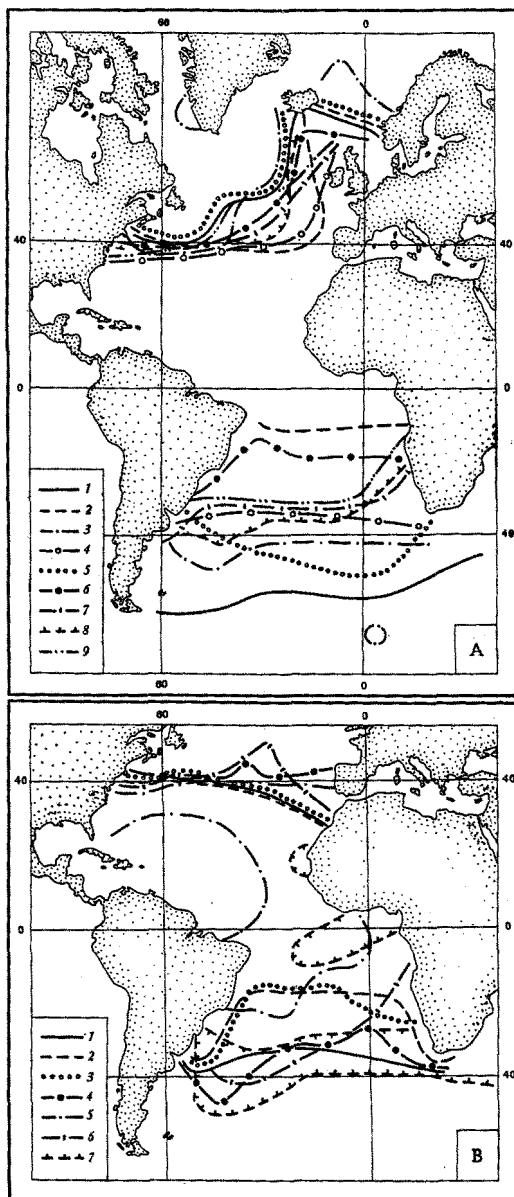


Fig. 1. Ranges of Atlantic Ocean siphonophores.

- A: 1) *Rosacea plicata*; 2) *Agalma elegans*; 3) *Lensia conoidea*; 4) *L. subtilis*; 5) *Hippopodius hippopus*; 6) *Enneagonum hualynum*; 7) *Bassia bassensis*; 8) *Chelophyses appendiculata*; 9) *Ceratocymba sagittata*. B: 1) *Abylopsis eschscholtzii*; 2) *Eudoxoides mitra*; 3) *Diphyes bojani*; 4) *D. dispar*; 5) *Abyla trigona*; 6) *Agalma okeni*; 7) *Lensia hardy*.

live both in the water of the North Atlantic current and in Mediterranean water, but are much more abundant in the latter. If in this situation the abundance of a species is higher in North Atlantic water, such a species is called oceanic. Dr. Fraser also thinks that Lusitanian water brings not only Mediterranean species but also tropical animals that enter this water when it is mixed with the surrounding water. It follows from the foregoing that the concept of "Lusitanian

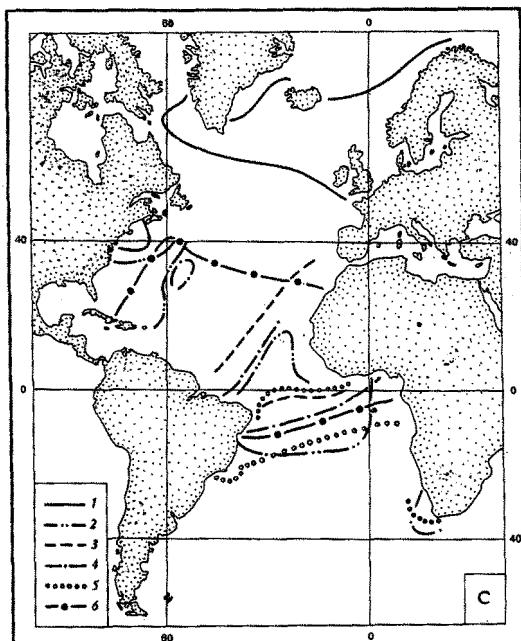


Fig. 1. (Continued).

C: 1) Nanomia cara; 2) Ceratocymba dentata;  
3) Lensia hostile; 4) Maresearsia praecleara;  
5) Nectopyramis natans; 6) Melophysa melo.

"fauna" is not very precise or properly substantiated. In studying the distribution of planktonic animals, including siphonophores, it is important to find the starting points of the ranges of those species which are borne into the northeastern part of the ocean by the Lusitanian water alone. The most plausible assumption is that independent populations of these species live in the Mediterranean. It is still not known whether fairly stable circulations exist in the path of the Lusitanian water where independent populations of these species could also be found. If it is agreed that Lusitanian water carries species that enter it as a result of mixing with the adjacent layers, the starting point of these tropical species may lie in the northern subtropical gyre. They may enter the eastern part of the ocean with the North Atlantic current and then penetrate into Mediterranean water. They would have to be eurybiont species for which such mixing of the water is not lethal.

The ranges of such siphonophores as Agalma elegans and Lensia subtilis showed that there actually are species which do not enter the transformed water of the North Atlantic current and thus cannot reach the northeast. However, they appear north of the boundary of the central waters only in the zone of influence of the Mediterranean water. They can be called Lusitanian in the narrow sense of the word.

The southern boundaries of the ranges of the broadly tropical species are more scattered than in the north because the hydrologic gradients here are smaller. The subtropical convergence is the boundary of the distribution of some species of this group. The boundaries of the ranges of these species diverge in the eastern neutral region. Most of the boundaries turn to the north, apparently under the influence of the Benguela Current. Off South America the boundaries of the ranges of almost all the species swerve to the south with the waters of the warm Brazil Current.

The boundaries of the distribution of Hippopodius hippopus and Rosacea plicata lie south of the subtropical convergence. The latter species goes farther south than the others, probably as far as the pure Antarctic water. Two species, Agalma elegans and Enneagonum hyalinum, do not reach the central part of the south central Atlantic waters and A. elegans is likewise not found in the Brazil Current.

The boundaries of the ranges of the second group ("B") of tropical species, which do not, as a rule, go into transformed water, move more closely together northward as in the preceding

group (Fig. 1 B). In the eastern neutral region of the Northern Hemisphere, the boundaries of the ranges diverge as they swerve mostly to the south. The boundaries of the Agalma okeni and Diphyes dispar ranges curve to the north in the vicinity of 30–35°W as in the case of the other central tropical species [2]. This pattern of the boundary is probably attributable to peculiar hydrologic conditions because maps of dynamic topography show that the currents in this place also curve out to the north. The southern boundaries lie either in the region of the subtropical convergence or along 20°S in the open sea. They descend to the south along the coasts of Africa and South America. Some species of the second group apparently tend to avoid the south central Atlantic waters.

Two peripheral species are found among the tropical siphonophores. One of them, Lensia hardyi, occupies the southern periphery of the south central Atlantic waters and occurs off west Africa. It is the only tropical species now known to settle the entire periphery of south central waters. An independent population may be found in the waters of a small gyre off South America. The second peripheral species, Abyla trigona, lives on the periphery of the waters of the north central gyre. An independent population can probably be found in the countercurrent off the Bahamas. Comparatively few peripheral invertebrate species still occur in the Northern Hemisphere but not in the central part of the ocean. A. trigona is found in the open ocean in the northern part of the range and it also crosses the ocean at the equator. In the southwestern part of the ocean this species goes as far as 20–25°S, occupying part of the south central Atlantic waters, an indication that the north central Atlantic waters reach this region of the South Atlantic.

The distribution of equatorial species presents a less clear-cut picture than does that of the broadly tropical species, possibly because all the equatorial species are rarely found (Fig. 1 C). The boundaries of the ranges of these species more or less coincide with those of the distribution of equatorial planktonic animals, but siphonophores are usually not found in the Brazil Current. It is interesting to note that Nectopyramis natans and Lensia hostile are found off the southwest coast of Africa. Among the equatorial species, only Sagitta enflata has thus far been found in this region. The appearance of equatorial species here is due to emergence of the waters of the equatorial subsurface countercurrent.

Within hydrologically comparatively homogeneous waters, productivity has an important bearing on the distribution of siphonophores. The connection with eutrophic water may be explained by the nature of the distribution of the peripheral species which live not only on the periphery of the central waters but in the eutrophic regions off the coast of Africa and at the equator. The group of equatorial species is probably outstanding in this respect. As already shown, the boundaries of the ranges of most of the species living in the South Atlantic as far as the subtropical convergence swerve to the north off South Africa. The boundaries of the ranges of the species that are not found in the open ocean south of 20°S proceed south off the African coast to 35–40°S. The distribution of these two groups of siphonophores is most likely caused by different factors: temperature and trophic state of the water. The first group of species avoids the cold waters of the Benguela Current. The second group of species does not go into the oligotrophic water of the South Atlantic subtropical circulation, but penetrates to the south in eutrophic regions along the coasts of Africa and South America.

Atlantic siphonophores consist of boreal, tropical, and equatorial species. The ranges of the broadly tropical species are assymetrical. Species found in the north up to the subpolar front are known in the southern part of the ocean only as far as the subtropical convergence. Some tropical siphonophores do not live in the center of the southern subtropical gyre. Two ranges of peripheral species of tropical siphonophores have been described.

A comparison of the ranges of siphonophores with those of other plankters and with the biogeographical boundaries established for the Atlantic Ocean [2] showed that their distribution in the ocean follows the pattern previously established from an analysis of the distribution of other plankton groups. The same factors are important for the distribution of siphonophores in the ocean as for earlier studied animals, i.e., division of the water into "thermohaline" masses. Within these water masses productivity and temperature vary in significance from species to species.

#### REFERENCES

1. Beklemishev, K.V. Biogeographical division of the pelagic region of the Pacific Ocean (within surface and intermediate waters). In: Tikhoy ocean (Pacific Ocean). Vol. 7. Biologiya Tikhogo okeana (Biology of the Pacific Ocean). Book 1. Plankton. Nauka, 1967.
2. Beklemishev, K.V. Ekologiya i biogeografiya pelagiala (Ecology and biogeography of the pelagic zone). Nauka, 1969.

3. Gruzov, L.N. Composition and distribution of zooplankton in the North Atlantic in July 1959. *Tr. Atlant. n.-i. inst. morsk. rybn. khoz. i okeanogr.*, 10, 1963.
4. Dietrich, H. General oceanography. Moscow, Foreign Literature Press, 1962.
5. Zhukov, L.A. Mechanism of distribution of Mediterranean water in the Atlantic Ocean. *Okeanologiya*, 7, No. 1, 1967.
6. Margulis, R.Ya. Distribution of some siphonophore species of the suborder Physophorae in the Atlantic Ocean. *Vestn. Mosk. gos. univ.*, No. 2, 1969.
7. Margulis, R.Ya. Some data on the distribution of siphonophores of the genus Lensia (sub-order Calycophora) in the Atlantic Ocean. *Okeanologiya*, 11, No. 1, 1971.
8. Muromtsev, A.M., ed. *Osnovnyye cherty hidrologii Atlanticheskogo okeana* (Main features of Atlantic Ocean hydrology). Leningrad, Gidrometeoizdat, 1963.
9. Barham, E.G. Siphonophores and the deep scattering layer. *Science*, 140, No. 3568, 1963.
10. Barham, E.G. Deep scattering layer migration and composition: observations from the Diving Saucer. *Ibid.*, 151, No. 3716, 1966.
11. Bigelow, H.B. Biscayan plankton collected during a cruise of H.M.S. Research, 1900.  
13. The Siphonophora. *Trans. Linn. Soc. Zool.*, London, 10, 1911.
12. Bigelow, H.B. Some Medusae and Siphonophorae from the Western Atlantic. *Bull. Museum Compar. Zool. Harvard Coll.*, 62, No. 8, 1918.
13. Chun, C. Die Siphonophoren der Plankton-Expedition. *Ergebn. Plankton-Exp.*, 2, 1897.
14. Defant, A. Physical oceanography. Vols. 1 and 2, Oxford, 1961.
15. Fraser, J.H. The plankton of the waters approaching the British Isles in 1953. *Dept. Agric. Fish. Scotland, Marine Res. Ser.*, No. 1, 1955.
16. Fraser, J.H. The oceanic and bathypelagic plankton of the North-East Atlantic and its possible significance to fisheries. *Ibid.*, Ser. No. 4, 1961.
17. Fraser, J.H. Siphonophora in the plankton to the north and west of the British Isles. *Proc. Royal Soc., Edinburg*, 70, No. 1, 1967.
18. Haeckel, E. Report on the Siphonophorae collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-76. *Rept. Sci. Results H.M.S. Challenger. Zool.*, 28, 1888.
19. Kramp, P.L. The Godthaab expedition 1928. *Siphonophora. Meddel. Grönland*, 80, No. 8, 1942.
20. Leloup, E. Siphonophores Calycophorides de l'Océan Atlantique tropical et Austral. *Bull. Mus. Hist. Nat. Belg.*, 10, No. 6, 1934.
21. Leloup, E. Siphonophores. *Rept. Sci. Res. "M. Sars" North Atlantic Deep-Sea Expedition* 1910, 5, No. 11, 1955.
22. Leloup, E. Siphonophores. *Exp. océanogr. Belge eaux côtières Africaines de l'Atlantique sud (1948-1949)*. *Res. Sci.*, 3, No. 4, 1955.
23. Moser, F. Die Siphonophoren der Deutschen Südpolar Expedition, 1901-1903. *Dtsch. Südpol. Exp.*, 18, *Zoologie*, 9, 1925.
24. Sverdrup, H.U., M.W. Johnson and R.H. Fleming. The oceans, their physics, chemistry and general biology. N.Y., Prentice-Hall, 1942.
25. Totton, A.K. Siphonophora of the Indian Ocean together with systematic and biological notes on related specimens from other oceans. *Discovery Rept.*, 28, 1954.

M.V. Lomonosov Moscow State University,  
 Faculty of Biology and Soil Science,  
 Department of Zoology and  
 Comparative Intervertebrate Anatomy

Received  
 May 24, 1971