

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

Труды, том XX

ВИДОВОЙ СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОКЕАНИЧЕСКОГО ПЛАНКТОНА

отдельный оттиск

Proculus

*Distribution of Siphonophores in
the Atlantic Ocean - Families
Hydrozoidae, Physidae and
Aequidae (Suborder Calycophorae)*

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА

1974

О РАСПРОСТРАНЕНИИ В АТЛАНТИЧЕСКОМ ОКЕАНЕ СИФОНОФОР СЕМ. HIPPORODIIDAE, PRAYIDAE И ABYLIDAE (ПОДТРЯД CALYCOPHORAE)

Р. Я. Маргулис

Кафедра зоологии беспозвоночных Биолого-почвенного факультета МГУ

В Атлантическом океане в 1961—1964 и 1967 гг. с борта НИС «Петр Лебедев» собрана коллекция сифонофор, состоящая из 64 видов подотрядов Physophorae и Calycophorae. Сифонофоры Атлантического океана изучены сравнительно хорошо. Опубликованы результаты обработки этой группы планктонных организмов из сборов многих экспедиций (Naeskel, 1888; Chun, 1897; Bigelow, 1911, 1918; Moser, 1925; Leloup, 1934, 1955; Totton, 1954). Тем не менее полученные нами сведения позволяют уточнить и дополнить данные о распространении в Атлантике некоторых видов. В настоящей работе обобщаются имеющиеся в литературе и оригинальные данные о географическом распространении и вертикальном распределении видов сем. Hipporodidae, Prayidae и Abylidae. Подобные сведения о видах подотряда Physophorae, р. *Lensia* (подотряд Calycophorae, сем. Diphyidae) и сем. Diphyidae опубликованы (Маргулис, 1969, 1971а) или находятся в печати.

Нами сделана попытка определить типы ареалов сифонофор. Границы ареалов отдельных видов проведены на основании сводных карт находжений этих видов. При таком способе проведения границ ареалов они (ареалы) оказываются более протяженными, чем любой конкретный ареал (Беклемишев, 1969). Тем не менее анализ подобных ареалов позволяет установить закономерности распределения организмов в пелагиали. Общие закономерности распространения сифонофор в океане и возможные причины, определяющие тот или иной тип ареала сифонофор, были рассмотрены мною ранее (Маргулис, 1971б, 1972).

Материал собран тралом Айзекса — Кидда и ринг-тралом с различных горизонтов до глубины 2500 м.

СЕМЕЙСТВО HIPPORODIIDAE KÖLLIKER, 1853

1. *Hipporodius hippopus* (Forskål, 1776) известен в Атлантическом океане от Фареро-Исландского района — 62° с. ш. (Fraser, 1961) до 48° ю. ш. (Leloup, 1934) (рис. 1, 1). Этот вид широко представлен в ловах НИС «Петр Лебедев». Картину распространения вида значительно дополняют находжения в экваториальных водах Бразилии и в районе Антильских островов. Все новые находжения подтверждают широкотропическое распространение вида. Осно-

вы ареала *H. hipporpus* могут находиться в северном и южном тропических и субтропических круговоротах Атлантического океана и в Средиземном море. В северной части ареала этот вид интенсивно выселяется на северо-восток, где встречается у побережья Англии и Ирландии, заходит в северную часть Северного моря и в Фареро-Исландский район. Фрейзер считает, что *H. hipporpus* попадает в перечисленные районы с лузитанскими (средиземноморскими по происхождению) водами и называет этот вид в числе представителей лузитанской фауны (Fraser, 1955, 1961). Однако анализ распространения вида показывает, что и Северо-Атлантическое течение приносит *H. hipporpus* в указанные районы. По-видимому, более детальное изучение необходимо для выяснения вопроса о том, с какими водами связано распространение этого вида в северо-восточной Атлантике. В северо-западной части ареала, у Северной Америки, *H. hipporpus* встречается в «водах склона», где находится, вероятно, стерильная область выселения (Grice, Hart, 1962).

В южной части океана границей распространения вида является субтропическая конвергенция, за пределами которой известно лишь одно нахождение, скорее всего в стерильной области выселения. В северном и южном субтропических круговоротах *H. hipporpus* избегает районы галистаза.

Вид встречается в северо-западной части (до 40° с. ш.), тропических районах Тихого океана и в Индийском океане.

H. hipporpus обитает в океане преимущественно в верхних 500 м, но иногда встречается и глубже — до 1000—1500 м. В районе Бермудских островов вид не совершает суточных миграций, средний дневной уровень распределения колоний (50%) находится на 140 м. Однако в облачные дни колонии реагируют на изменение освещенности и поднимаются ближе к поверхности (Моогс, 1949). По сборам НИС «Петр Лебедев» представляется возможным рассмотреть некоторые особенности вертикального распределения колоний в разных районах океана. В трех районах (Северном, островов Зеленого Мыса и Южном)¹, где ночью планктон ловили от 80—30 м до нескольких сот метров, максимальное число колоний было на 80, 50—30 и 60 м соответственно. В районе островов Зеленого Мыса днем максимальное число колоний обнаружено на 140—114 м. Возможно, в этом районе *H. hipporpus* совершает суточные миграции. В районе Гольфстрима, где планктон ловили только днем, колонии найдены на всех обловленных горизонтах от 80—60 до 700—650 м, максимум на 80—60 м. В Саргассовом море днем *H. hipporpus* не был найден выше 340 м (на 340 м было больше всего колоний), а ночью обнаружено равномерное распределение колоний от 50 до 600—500 м. Такой же характер распределения установлен Альвариньо (Alvarinho, 1967) у некоторых видов каликофор, когда днем колонии концентрируются на определенном го-

¹ Координаты районов приводятся ниже.

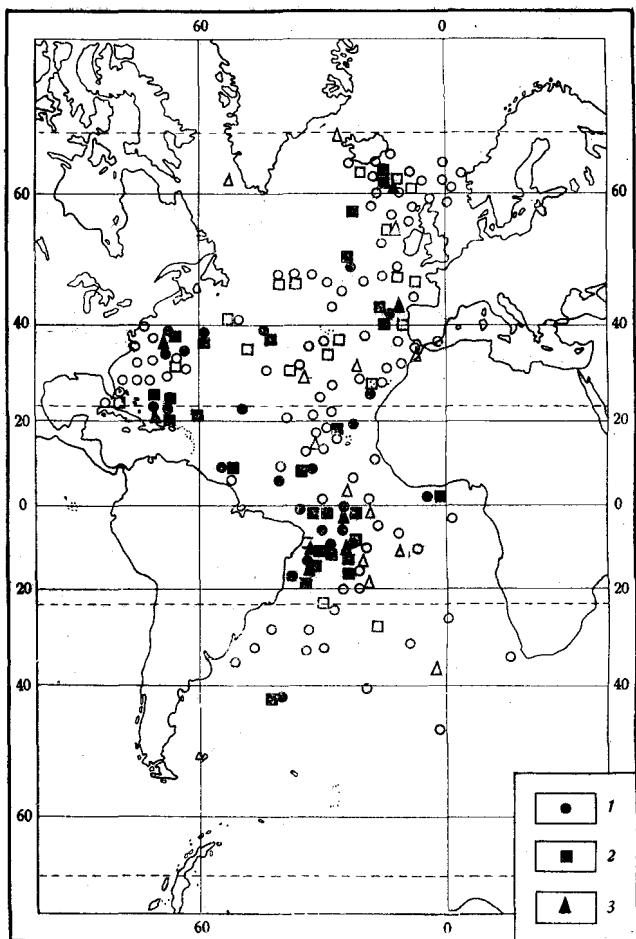


Рис. 1. Места лова *Hippodius hippopus* (1), *Vogtia glabra* (2), *V. serrata* (3), *V. spinosa* (4), *Nectopyramis natans* (5), *N. diomedea* (6), *N. spinosa* (7), *Praya dubia* (8), *N. thetis* (9), *Rosacea plicata* (10), *Amphicaryon acaule* (11), *Maresearsia praeclara* (12)

Светлые значки — нахождение видов по литературным данным, темные значки — собственные сборы

ризонте, а ночью более или менее равномерно рассеиваются в большем диапазоне глубин на шельфе Калифорнии.

Сезонные миграции *H. hippopus* описаны для Средиземного моря (Chun, 1897; Bigelow, Sears, 1937). С осени до ранней весны колонии держатся у поверхности, а летом уходят на глубину до 200 м. Иногда и зимой они встречаются глубже, чем осенью и весной. Сезонные миграции в океане не установлены.

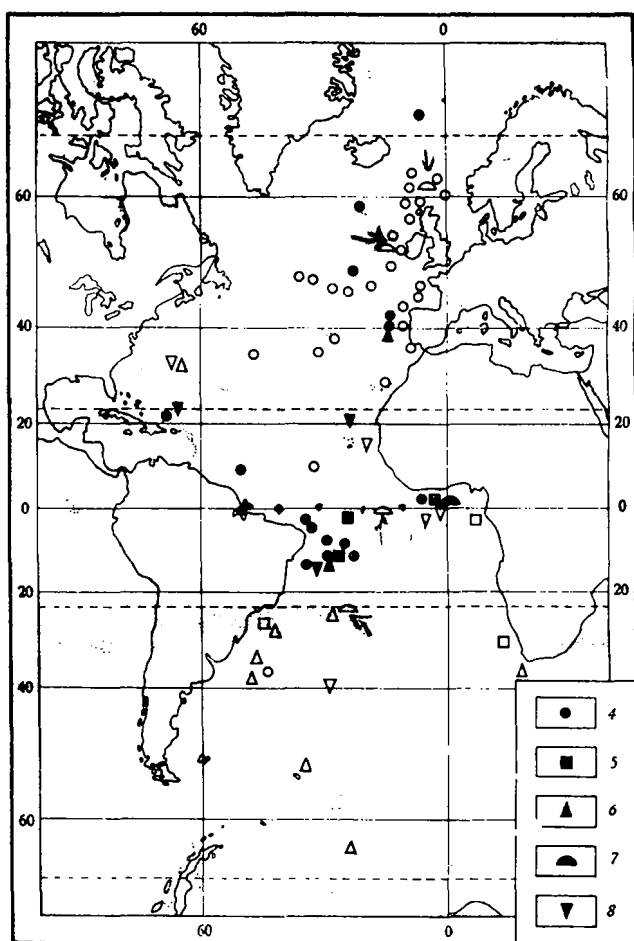


Рис. 1. Продолжение

Координаты районов работ НИС «Петер Лебедев»

Район	Широта Северная	Долгота Западная
Северный	49°37,0' — 49°41,0'	22°13,0' — 22°18,0'
Гольфстрим	38 04,7 — 39 12,8	57 57,5 — 58 09,2
Саргассово море	35 21,0 — 35 27,5	62 26,0 — 63 12,0
Тропический	21 12,5 — 23 35,6	66 20,7 — 66 55,0
Острова Зеленого Мыса	18 14,0 — 18 24,0	22 05,0 — 22 27,0
Гвинейский	01 13,0 — 02 25,0	03 53,0 — 04 00,0
	Южная	
	02 01,0 — 02 35,5	03 43,5 — 04 00,0
Экваториальный	01 13,0 — 02 25,0	34 30,0 — 34 52,5
Южный	41 45,0 — 42 20,0	38 58,5 — 39 08,0

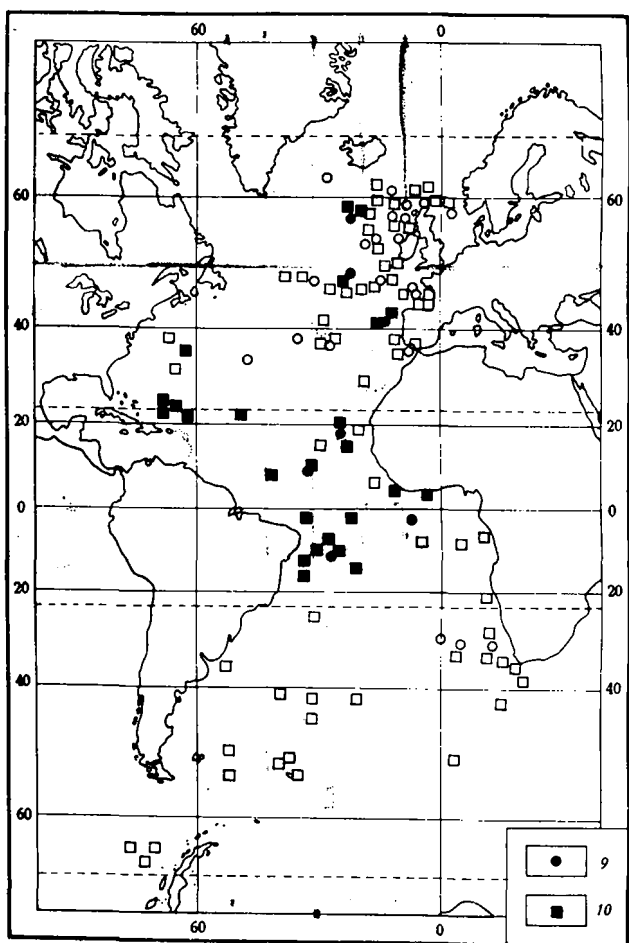


Рис. 1. Продолжение

2. *Vogtia glabra* Bigelow, 1918, известна в Атлантическом океане от 62° с. ш. до 42° ю. ш. по данным Фрейзера и ловам НИС «Петр Лебедев» (Fraser, 1961, рис. 1, 2). Многочисленные находения вида в ловах этого судна в районах, где он прежде не был известен (острова Зеленого Мыса, Гвинейский залив, Антильское течение, северное побережье Бразилии, экваториальные воды между 20-ми широтами), позволяют с уверенностью называть этот вид широкоэкваториальным и предполагать наличие основ ареала в субтропических и тропических круговоротах океана и в Средиземном море. В северо-восточной части океана, где находится область выселения, этот вид считается представителем лузитанской фа-

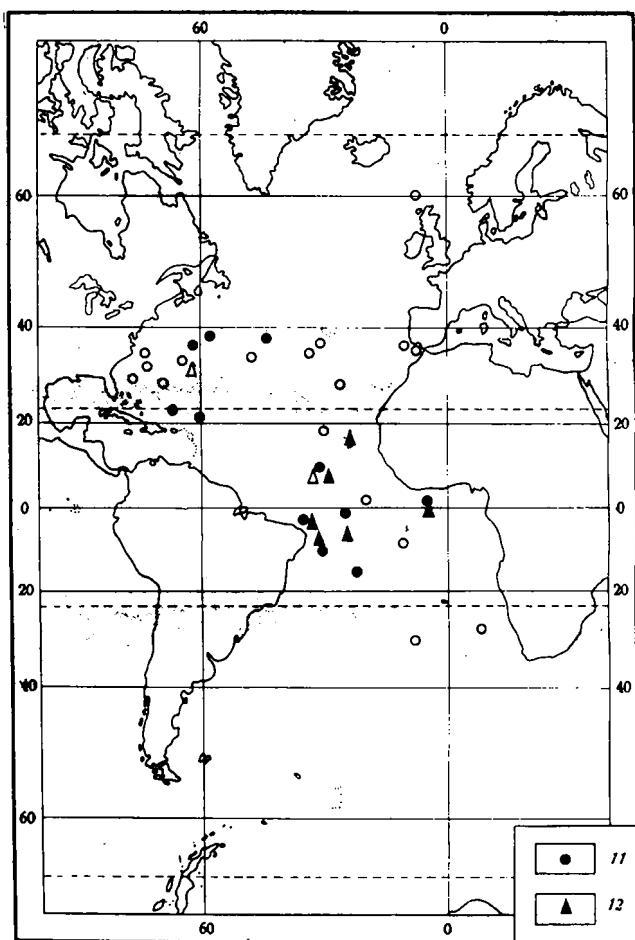


Рис. 1. Окончание

уны (Fraser, 1955, 1961), хотя несомненно попадает в этот район и с водами Северо-Атлантического течения. Поскольку воды средиземноморского происхождения не прослеживаются обычно севернее Фареро-Шетландского канала, нахождения вида у побережья Исландии не могут быть объяснены заносом этими водами.

В южной части океана *V. glabra* встречается до субтропической конвергенции. Как и на севере, в южных районах вид избегает олиготрофные области субтропических круговоротов. Кроме того, он не заходит в охлажденные воды Бенгельского течения.

V. glabra известна из Индийского океана и района Большого Барьерного рифа.

Вертикальное распределение вида представляется следующим образом. В ловах тралом Айзекса — Кидда колонии обнаружены от 100 до 2500 м, причем выше 200 м только ночью. Колонии присутствуют во всех ловах из верхних 1000 м. В материале э/с «Метеор» этот вид найден от горизонта 50—0 до 400—200 м (Leloup, 1934). Однако в Бискайском заливе он выловлен только глубже 500 м и до горизонта 4000—3000 м (Patriti, 1965). Возможно, в тропической части океана *V. glabra* обитает в основном глубже 200 м в промежуточных и глубинных водах и способна совершать значительные вертикальные миграции.

3. *V. serrata* (Moser, 1925) встречается в Атлантическом океане от 66° с.ш. до 35° ю. ш. (Kraup, 1942; Moser, 1925) (рис. 1, 3). В сборах НИС «Петр Лебедев» вид впервые найден в Гольфстриме, в районе Антильских островов и у побережья Бразилии. По известным находениям можно предположить, что основы ареала этого вида находятся в северном субтропическом круговороте и в обоих тропических круговоротах. В южном субтропическом круговороте колонии найдены только в самой северной части, куда они могли быть занесены из тропического круговорота. Самое южное нахождение вида на границе южного субтропического круговорота и субтропической конвергенции можно рассматривать как приходящееся на стерильную область выселения. В этом случае ареал *V. serrata* следует считать северо-центрально-экваториальным. Если вид будет обнаружен в других частях южного субтропического круговорота, то его ареал можно будет рассматривать как широкотропический.

При обсуждении путей выселения *V. serrata* в северной части океана приходится согласиться с допущением, что вид пока не был найден в Северо-Атлантическом течении. Хотя колонии этого вида, вероятно, приносятся в северо-восточные районы океана водами средиземноморского происхождения (в Средиземном море обитает, по-видимому, независимая популяция), как считает Фрейзер (Fraser, 1961, 1967), но появление *V. serrata* у побережья Исландии и Гренландии можно объяснить только принимая во внимание распространение, связанное с водами Северо-Атлантического течения.

V. serrata найдена в Индийском и Тихом океанах.

Колонии *V. serrata* обнаружены в ловах от поверхности до 2000 м, чаще всего они встречаются глубже 500 м. Можно предположить, что вид живет в промежуточных водах, совершая значительные вертикальные миграции.

4. *V. spinosa* Keferstein et Ehlers, 1861 известна в Атлантическом океане от 69° с.ш. до 37° ю. ш. (Naeckel, 1888, и наши данные) (рис. 1, 4). Все нахождение в западной части океана, в районе Антильских островов, у северного и восточного побережья Бразилии, в экваториальных районах сделаны во время работ НИС «Петр Лебедев». По имеющимся сведениям о распространении ареал *V. spinosa* можно рассматривать как северо-центрально-

но-экваториальный, с основами ареала¹ в северном субтропическом и обоих тропических круговоротах.

В северной части ареала колонии выносятся в северо-восточные районы океана и иногда встречаются в южной части Норвежского моря. По-видимому, существуют два пути проникновения *V. spinosa* в эти районы: вынос из северного субтропического круговорота водами Северо-Атлантического течения и вынос из Средиземного моря и перенос на север с лузитанской водой. Фрейзер считает последний путь единственно возможным (Frasser, 1961, 1967), с чем я не могу согласиться, поскольку *V. spinosa* обнаружена в океане западнее 20° з. д. (севернее 55° с. ш.) на глубине 250—78 м, где нет влияния лузитанских вод. Эти колонии выловлены в водах Северо-Атлантического течения, которое и приносит их на северо-восток.

В южной части ареала *V. spinosa* проникает в самую северную область южного субтропического круговорота, вероятно, в результате турбулентного обмена вод между тропическим и субтропическим круговоротами. Южную границу ареала следует, по-видимому, проводить по 13° ю. ш., а не по 37° ю. ш., где была один раз поймана одна колония, скорее всего, в стерильной области выселения.

В Индийском и Тихом океанах известно несколько находжений вида.

Вертикальное распределение колоний *V. spinosa* такое же, как у *V. serrata*.

СЕМЕЙСТВО PRAYIDAE KÖLLIKER, 1853

5. *Nectopyramis diomedea* Bigelow, 1911, встречается в Атлантическом океане от 60° с. ш. до о-ва Южная Георгия (Fraser, 1961; Totton, 1965) (рис. 1, 6). В сборах НИС «Петр Лебедев» вид найден в районах, где он прежде не был известен. Хотя колонии и эвдоксии *N. diomedea* обнаружены в тотальных ловах, можно предположить, что распространение вида связано с промежуточными и глубинными водами океана, поскольку эти тотальные ловы обязательно захватывали горизонты промежуточной воды. Возможно, в Атлантике *N. diomedea* следует рассматривать как бицентральный вид, живущий в промежуточной воде, который на севере и на юге заходит в переходные зоны.

Из карты находжений *N. diomedea* в разных районах Мирового океана, составленной С. Д. Степаньянц (1963), следует, что в Тихом океане вид встречается в восточной части экваториальной провинции и в Аркто-Бореальной области. Эвдоксия этого вида была найдена в сборах дрейфующей станции СП-2 на горизонте 990—310 м (координаты не указаны, по точке на карте это примерно 76—77° с. ш. и 160° з. д.). Анализ вод Полярного бассейна показывает, что в этом районе на глубине от 750 м до 225 м, а иногда и до 100 м прослеживается влияние атлантической воды (Япнов, 1966).

С этими водами В. А. Яшнов связывает распространение *Dimorhyes arctica*. Вероятно, и *N. diomedea* в Арктике обитает в местах проникновения атлантической воды, но этот вид очень редко встречается, и в других районах пока не найден.

N. diomedea встречается в Индийском океане.

6. *N. natans* (Bigelow, 1911). Эта редкая каликофора известна от 2° с. ш. до 34° ю. ш. (Totton, 1954, и наши данные) (Рис. 1 Б). Сборы НИС «Петр Лебедев» удвоили число находжений вида. Несмотря на малое число точек на карте, ареал этого вида можно представить как узкоэкваториальный. Нахождение у юго-западного побережья Африки приходится на район, где выходят воды экваториального противотечения, и найдены еще одна экваториальная сифонофора *Lensia hostile*, а еще раньше — *Sagitta enflata* (Беклемишев, личное сообщение).

N. natans обитает, по-видимому, в промежуточных и глубинных водах, но иногда поднимается в верхние 100 м.

Колонии этого вида найдены в Тихом и Индийском океанах.

7. *N. spinosa* Sears, 1952 — очень редкая сифонофора, найдена в Атлантике от 60° с. ш. до 21° ю. ш. (Fraser, 1967; Totton, 1954) (рис. 1, 7). В ловах НИС «Петр Лебедев» вид впервые обнаружен в районе Португалии и Гвинейского залива. Это, вероятно, тропический вид, хотя трудно судить о распространении вида по нескольким находжениям. В северной части океана пока *N. spinosa* не найден в районах, где могла бы находиться основа ареала. В южной части океана колонии найдены в северной и западной частях южного субтропического круговорота.

Этот вид встречается в тропических районах Тихого и Индийского океанов.

По данным замыкающихся орудий лова, колонии *N. spinosa* присутствуют на горизонтах от 500—250 до 2400—1150 м. Другими словами, вид обитает в подповерхностных, промежуточных и глубинных слоях воды.

8. *N. thetis* Bigelow, 1911 известен в Атлантическом океане от 63° с. ш. до 34° ю. ш. (Kramp, 1942; Totton, 1954) (рис. 1, 9). Новые находжения вида в сборах НИС «Петр Лебедев» показали, что нет разрыва ареала вида в центральной Атлантике.

В северной части океана *N. thetis* найден в отдельных районах северного субтропического круговорота, в Северо-Атлантическом течении и в северо-восточной части океана до Фареро-Шетландского района и к западу от Исландии. Такое распространение позволяет предположить, что основа ареала вида находится в северном субтропическом круговороте, и колонии интенсивно выносятся Северо-Атлантическим течением на восток и северо-восток. Однако это предположение можно принять только в том случае, если отсутствие вида в западной части круговорота и в Гольфстриме объясняется тем, что этот сравнительно редкий вид не был там пока найден. Трудно согласиться с мнением Фрейзера (Fraser, 1961), что это лузитанский вид, хотя бы потому, что его нет в Средизем-

ном море ¹, и нахождения западнее Исландии свидетельствуют о несомненной связи распространения вида с североатлантической водой. В южной Атлантике *N. thetis* найден в северной и юго-восточной частях субтропического круговорота. С некоторыми оговорками можно считать этот вид широко-тропическим и предполагать, что основы ареала находятся в субтропических и тропических круговоротах.

В Тихом и Индийском океанах *N. thetis* найден в тропических районах.

Этот вид обитает на глубинах более 500 м, возможно до 1500 м, хотя изредка появляется в верхних 100 м. По-видимому, *N. thetis*, как и другие представители этого рода, живет в промежуточных водах, иногда проникая в поверхностные и глубинные воды.

9. *Rosacea plicata* Quoy et Gaimard, 1827 — одна из наиболее массовых каликофор в Атлантике, встречается от Фареро-Исландского района до 54° ю. ш. (Totton a. Fraser, 1955a; Totton, 1954) (рис. 1, 10). Сборы НИС «Петр Лебедев» позволили уточнить распространение вида особенно в западных районах океана. *R. plicata* — широко-тропический вид, основы ареала которого могут находиться в тропических и субтропических круговоротах, причем в субтропических круговоротах он избегает олиготрофные районы. Отсутствие вида в Гольфстриме можно объяснить тем, что фауна сифонофор этого района изучена недостаточно.

В северной части ареала у этого вида имеются обширные области выселения: северо-восточные районы океана до Фареро-Исландского района и северной части Северного моря. Как большинство сифонофор, встречающихся здесь, *R. plicata* причисляется Фрейзером к лузитанским видам (Fraser, 1955, 1961, 1967). Не исключена возможность того, что часть колоний *R. plicata* действительно приносится сюда водой средиземноморского происхождения. Однако несомненно, что часть их попадает в северо-восточную Атлантику с водами Северо-Атлантического течения. Поэтому нельзя считать этот вид лузитанским в строгом смысле, и каждое появление его у побережья Великобритании объяснять притоком средиземноморской воды.

В южной части ареала области выселения вида также велики. *R. plicata* найдена за пределами южного субтропического круговорота в переходной зоне и южнее антарктической конвергенции. В последнем случае колонии встречаются только в глубинных водах, которые приходят сюда из Атлантики. По данным Тоттона, и в Субантарктике и в северных районах Антарктики встречаются эвдоксии и личинки (Totton, 1954). Это заставляет предположить, что *R. plicata* размножается в этих районах. В таком случае, в Субантарктике в течении Западных Ветров должна находиться независимая популяция вида. В северной Атлантике пере-

¹ Лузитанские виды, по-видимому, должны иметь основу ареала в Средиземном море или в круговороте вод западнее Гибралтара (Маргулис, 1971а, 1972).

ходная зона является только областью выселения, так как вид не найден в «водах склона», где находятся основы ареалов северных переходных видов. В Аркто-Бореальной области этот вид не встречается. Следовательно, *R. plicata* распространена не симметрично в северной и южной Атлантике. Объяснение этому следует искать, скорее всего, в неоднородности вида¹. Возможно, в разных районах океана обитают разные подвиды этого вида.

Хотя о распространении *R. plicata* в Индийском и Тихом океанах мало сведений, области выселения его в этих океанах совпадают с тем, что известно для Атлантического океана.

R. plicata встречается в ловах от поверхности до 2500—2000 м, но чаще в верхних 500 м. Тоттон отмечал, что в многочисленных ловах э/с «Дискавери» наибольшее число особей полигастрической стадии найдено в верхних 300 м (Totton, 1954). Вероятно, вид обитает преимущественно в поверхностных водах в тропических районах океана и в верхних горизонтах глубинных вод в Субантарктике и Антарктике.

10. *Praya dubia* (Quoy et Gaimard, 1834) — редко встречающаяся очень крупная каликофора, известна в Атлантике от 60° с. ш. до 40° ю. ш. (Fraser, 1961; Totton, 1965) (рис. 1, 8). По большинству находений этот вид можно было бы считать экваториальным, но его появление у северных берегов Англии заставляет думать, что это широкотропический вид. Отсутствие находений в Гольфстриме, Северо-Атлантическом течении и Средиземном море оставляет открытым вопрос о путях проникновения *P. dubia* в северо-восточную Атлантику. Распространение вида в Тихом океане подтверждает мнение о том, что это широкотропический вид. Он найден в тропических районах от Калифорнии до Австралии и заходит на севере до 47° с. ш.

Колонии *P. dubia* обнаружены в ловах от поверхности до 1500 м. Большинство ловов — тотальные.

11. *Amphicaryon acaule* Chun, 1888, встречается в Атлантическом океане от 60° с. ш. до 32° ю. ш. (Fraser, 1961; Moser, 1925) (рис. 1, 11). В сборах НИС «Петр Лебедев» этот вид впервые найден в районе Антильских островов, Гвинейского залива и в экваториальной части океана западнее ранее известных находений. Определение ареала вида вызывает некоторые затруднения. В северной части ареала *A. acaule* встречается на периферии северного субтропического круговорота, что позволяет рассматривать его как периферический вид. В таком случае основа ареала должна находиться в круговороте вод в районе Багамских островов. Нахождения колоний в районе Антильских островов в водах противотечения (глубина 200, 350 и 450—400 м) должны рассматриваться как вынос в область выселения. Распространения *A. acaule* в

¹ Тщательное исследование широко распространенных (часто космополитических) видов из разных систематических групп показало, что, как правило, рассматривалось распространение либо близких видов, либо разных подвидов одного вида (Яшинов, 1961; Бродский, 1965).

экваториальной части океана от берега до берега характерно для периферических видов в Атлантическом океане. Нахождения вида в южной части ареала позволяют предположить, что он заселяет и южную периферию южного субтропического круговорота, хотя бы частично.

В Средиземном море обитает независимая популяция *A. acaule*. По-видимому, колонии выносятся из Средиземного моря, чем объясняется нахождение вида в районе Португалии и единственное нахождение в Фареро-Шетландском районе. Случаи выселения этого вида за пределы северного субтропического круговорота неизвестны.

Следует отметить, что для некоторых видов сифонофор, в том числе и для *A. acaule*, характерно, что особи из популяции, обитающей в центральных атлантических водах северного субтропического круговорота, не выносят трансформацию этих вод и не встречаются за пределами круговорота. В то же время особи средиземноморской популяции не погибают при значительной трансформации средиземноморской воды и могут быть вынесены далеко на север в районы, где прослеживаются лишь следы вод средиземноморского происхождения.

A. acaule найден в тропических районах Индийского и Тихого океанов.

Вид встречается от поверхности до 1500 м, чаще всего в верхних 500 м.

12. *Maresearsia praeclara* Totton, 1954 известна в Атлантическом океане от Бермудских островов до 10° ю. ш. (Totton, 1954 и наши данные) (рис. 1, 12). Почти все нахождение вида в ловах НИС «Петр Лебедев» являются новыми. *M. praeclara* — экваториальный вид с основами ареала в тропических круговоротах. В районе Бермудских островов находится область выселения, общая для многих экваториальных видов из других систематических групп (Беклемишев, 1969).

В Индийском океане этот вид найден также в экваториальном районе.

Колонии *M. praeclara* обнаружены в ловах от 200 до 572—520 м по данным замыкающихся орудий лова.

СЕМЕЙСТВО ABYLIDAE TOTTON, 1932

13. *Abyla trigona* Quoy et Gaimard, 1827 встречается в Атлантическом океане от 42° с. ш. до 28° ю. ш. (Gegenbaur, 1859; Leloup, 1934) (рис. 2, 13). Анализ известных находений *A. trigona* позволяет рассматривать его ареал как периферический и считать этот вид северным периферическим видом. Основы ареала могут находиться в противотечении у Багамских островов и в нейтральных областях между северным субтропическим и тропическим и между двумя тропическими круговоротами у побережья Африки. В отличие от других беспозвоночных периферической части северного

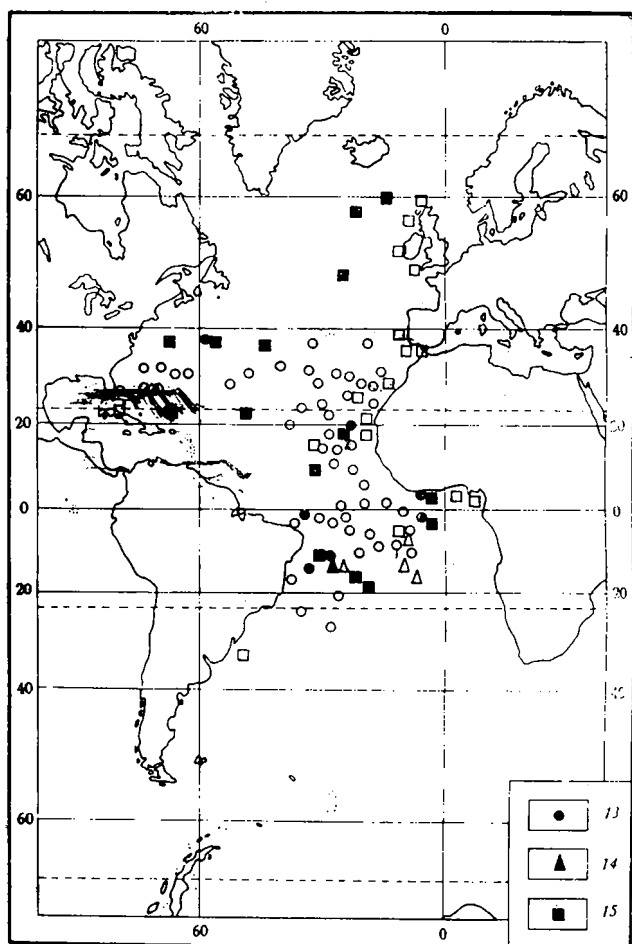


Рис. 2. Места лова *Abyla trigona* (13), *A. tottoni* (14), *Enneagonum hyalinum* (15), *Abylopsis eschscholtzii* (16), *Certocymba sagittata* (17), *A. tetragona* (18), *C. leuckartii* (19), *Bassia bassensis* (20), *C. dentata* (21)

Условные обозначения те же, что и на рис. 1

субтропического круговорота этот вид заселяет всю периферию. Кроме того, он пересекает океан в области евтрофных экваториальных вод. Самые юго-западные находения вида, возможно, следует объяснять проникновением североатлантических вод в южную Атлантику и рассматривать как находящиеся в области выселения.

A. trigona найдена в Индийском и Тихом океанах, причем в последнем в районах, где обычно встречаются периферические виды.

Колонии вида обнаружены в ловах от поверхности до 900 м. В верхних 100 м только ночью.

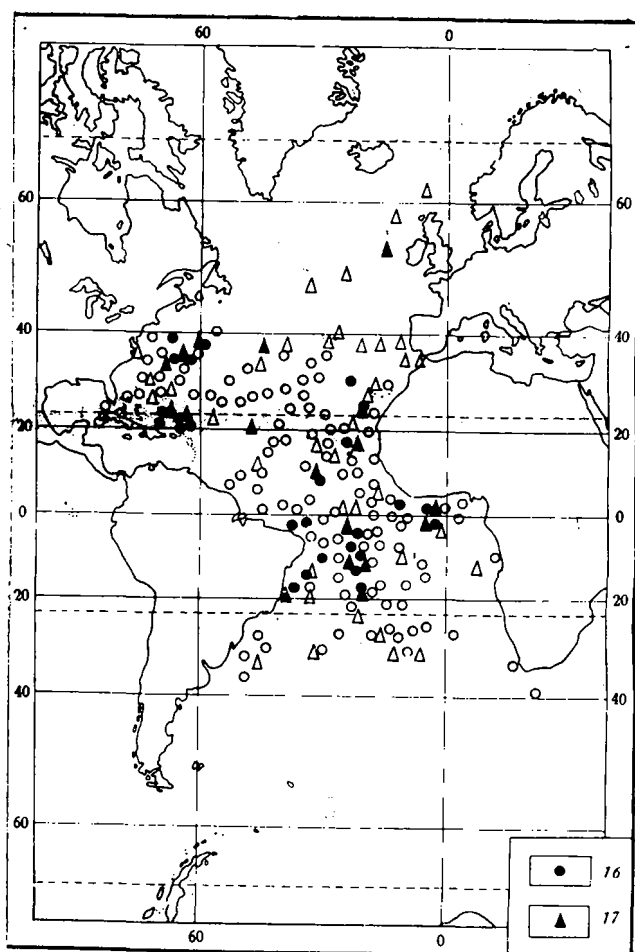


Рис. 2. Продолжение

14. *Abyla tottoni* Sears, 1953 — редкая сифонофора, известна в Атлантике от 5° до 15° ю. ш. (Sears, 1953) (рис. 2, 14). Ареал вида экваториальный или южноэкваториальный, поскольку вид найден только в южном тропическом круговороте, где, вероятно, и находится основа ареала.

Единственное нахождение вида за пределами Атлантики у побережья Новой Гвинеи также приходится на экваториальный район.

A. tottoni обитает преимущественно в верхних 100 м, хотя колонии встречаются в ловах до 1000 м.

15. *Cerotocymba dentata* (Bigelow, 1918) встречается в Атлантическом океане от 39° с. ш. до 16° ю. ш. (Sears, 1953, и наши данные).

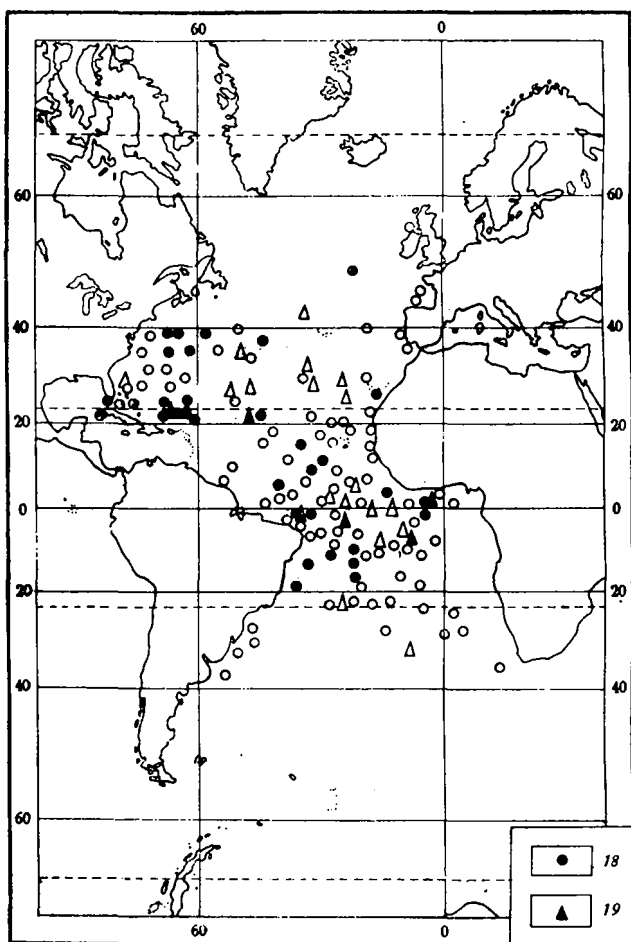


Рис. 2. Продолжение

(рис. 2, 21). Бóльшая часть находжений сделана во время работ в океане НИС «Петр Лебедев». *C. dentata* — по-видимому, экваториальный вид, с основами ареала в тропических круговоротах, интенсивно выселяющийся на северо-запад. В северо-западной части ареала он обходит Бермудские острова с запада, что характерно для экваториальных видов (Лука и Павелко, 1961; Беклемишев, 1969). В Гольфстриме может находиться стерильная область выселения.

В южной части ареала *C. dentata* почти не выходит за пределы южного тропического круговорота.

Распространение вида в Индийском и Тихом океанах подтверждает его экваториальную природу. В Индийском океане он най-

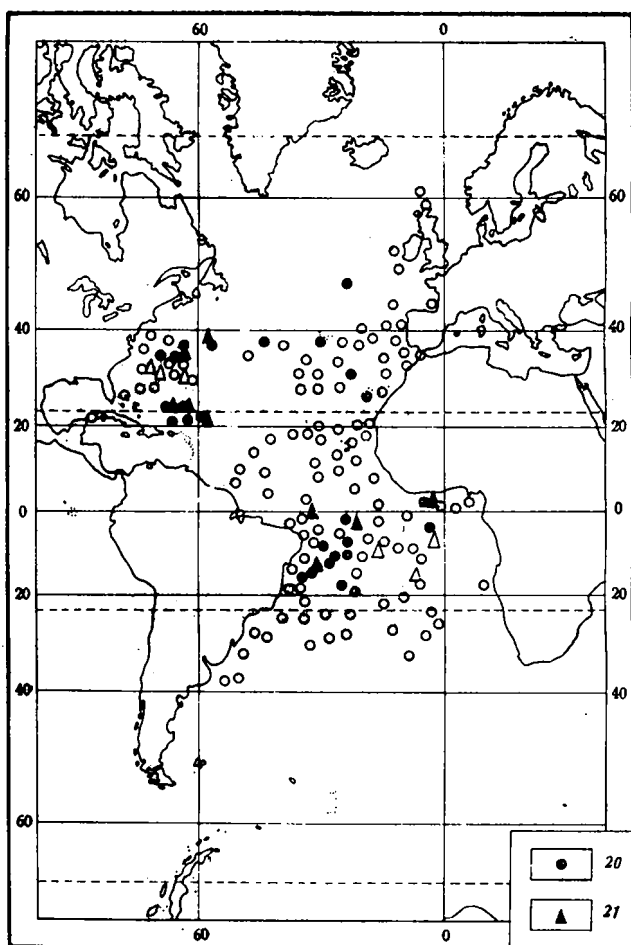


Рис. 2. Окончание

ден в восточных районах в границах распространения экваториальных видов, а в Тихом океане — в пределах распространения экваториально-западноцентральных видов.

Колонии и эвдоксии *C. dentata* присутствуют в ловах от поверхности до 1600 м, преимущественно в верхних 500 м, а в верхних 100 м только ночью. Вероятно, вид обитает в поверхностных и промежуточных водах и совершает вертикальные миграции.

16. *C. leuckartii* (Huxley, 1859) известна в Атлантическом океане от 42° с. ш. до 32 ю. ш. (Moser, 1925; Sears, 1953) (рис. 2, 19). *C. leuckartii* следует, по-видимому, рассматривать как северо-центрально-экваториальный вид, имеющий основы ареала в северном субтропическом и обоих тропических круговоротах. В северную

часть южного субтропического круговорота колонии *C. leuckartii* могут попадать в результате турбулентного обмена вод между этим круговоротом и южным тропическим круговоротом. Эта часть ареала, вероятно, является областью выселения.

В Индийском океане *C. leuckartii* встречается преимущественно в экваториальных районах. В Тихом океане, как и в двух других океанах, нахождение в южных центральных водах крайне редки, и приходится, скорее всего, на область выселения.

C. leuckartii обитает в поверхностных водах.

17. *C. sagittata* (Quoy et Gaimard, 1827) — наиболее широко распространенный представитель этого рода, встречается в Атлантическом океане от Фареро-Шетландского пролива до 33° ю. ш. (Fraser, 1967; Leloup, 1932) (рис. 2, 17). Сборы НИС «Петр Лебедев» значительно дополнили сведения о распространении вида. *C. sagittata* — широко-тропический вид, основы ареала которого могут находиться в северном и южном субтропических круговоротах, в северном южном и юго-восточном тропических круговоротах. На севере вид выносится из субтропического круговорота и с водой Северо-Атлантического течения попадает в северо-восточные районы океана. Возможно, этот вид выселяется и из Средиземного моря, где, по-видимому, обитает его независимая популяция. Но маловероятно, что он попадает этим путем в северо-восточные районы, как считает Фрейзер (Fraser, 1967), поскольку вид никогда не был найден ни в районе Бискайского залива, ни в Кельтском море, где обычно встречаются виды, выносимые на север средиземноморской водой.

В южной части ареала *C. sagittata* не входит в периферические воды субтропического круговорота и избегает Бенгельское течение. Этот вид известен из тропических районов Индийского и Тихого океанов.

C. sagittata обитает преимущественно в верхних 500 м, хотя колонии и эвдоксии бывали найдены в ловах до 1500 м.

18. *Abylopsis eschscholtzii* (Huxley, 1859) — обычная в тропических районах Атлантики каликофора, границей распространения которой являются 40 широты (Grice a. Hart, 1962; Leloup, 1934) (рис. 2, 16).

A. eschscholtzii — широко-тропический вид, имеющий основы ареала в тропических и субтропических круговоротах. Распространение его ограничено, как правило, центральными водами, трансформацию которых он, по-видимому, не выносит. В «водах склона», где колонии обнаружены только в июле, скорее всего находится стерильная область выселения вида.

В южных районах ареала *A. eschscholtzii* не известна из центральной части юго-восточного тропического круговорота и района галистазы субтропического круговорота.

Этот вид найден в тропических районах Индийского и Тихого океанов, причем в последнем его распространение ограничено центральными водами, как в Атлантике.

Колонии и эвдоксии *A. eschscholtzii* встречаются в ловах от поверхности до 600—400 м. В ловах НИС «Петр Лебедев» колонии обнаружены на глубине 1700—1500 м, но в этом случае возможен прилов из верхних горизонтов. В районе Бермудских островов средний дневной уровень распределения колоний (50%) находится на 40 м. В ловах э/с «Метеор» вид присутствует преимущественно в верхних 100 м (Leloup, 1934). По-видимому, в этом слое в основном и обитает *A. eschscholtzii* совершая миграции в пределах подповерхностных вод.

19. *A. tetragona* (Otto, 1823) встречается в Атлантическом океане от 57° с. ш. до 37° ю. ш. (Fraser, 1967; Leloup, 1934) (рис. 2, 18). Материал, собранный во время работы НИС «Петр Лебедев», позволил уточнить распространение вида, в частности, обнаружить его в Английском и Северо-Атлантическом течениях. Основы ареала этого широко-тропического вида находятся в субтропических и тропических круговоротах, в юго-восточном тропическом круговороте и в Средиземном море.

В северной части ареала *A. tetragona* выносятся из субтропического круговорота водами Северо-Атлантического течения. Вероятно, существует вынос колоний и из Средиземного моря и их перенос на север водами средиземноморского происхождения. Однако нахождение вида в Северо-Атлантическом течении не позволяет называть этот вид лузитанским, как это делает Фрейзер (Fraser, 1967).

Южнее экватора распространение вида представляется следующим образом. О существовании независимой популяции в южном субтропическом круговороте можно говорить только предположительно, так как *A. tetragona* не найдена в южной части круговорота. Если здесь нет независимой популяции, то в западную часть круговорота колонии попадают из тропического круговорота с водами Бразильского течения, а в северные районы — в результате турбулентного обмена вод между двумя круговоротами и с Бенгельским течением из юго-восточного тропического круговорота.

A. tetragona известна из тропических районов Индийского и Тихого океанов. В северной части Тихого океана вид выселяется в переходную зону, как в Атлантике.

Колонии и эвдоксии *A. tetragona* обнаружены в океане от поверхности до 1500 м, чаще всего в верхних 500 м. В трех тропических районах по сборам НИС «Петр Лебедев», в Гвинейском, Экваториальном и Тропическом максимальное число колоний было ночью на глубине 50—30 м, 65 м и 90 м, а днем — на глубине 420 м, 550—350 м и 350 соответственно. Возможно, такое распределение является результатом суточных вертикальных миграций. Известно, что в районе Бермудских островов этот вид совершает суточные миграции, а средний дневной уровень распределения колоний (50%) находится на 55 м (Moore, 1949). В Средиземном море *A. tetragona* совершает сезонные миграции. Летом колонии встречаются,

как правило, в верхнем 50-метровом слое, а зимой опускаются на глубину более 200 м (Bigelow a. Sears, 1937). Из сказанного видно, что *A. tetragona* обитает преимущественно в поверхностных водах.

20. *Bassia bassensis* (Quoy et Gaimard, 1834) известна в Атлантическом океане от Фареро — Шетландского района до 37° ю. ш. (Totton a. Fraser, 1955b; Leloup, 1934). (Рис. 2 (20)) Это широко-тропический вид, основы ареала которого находятся, вероятно, в северном и южном субтропических, северном, южном и юго-восточном тропических круговоротах и в Средиземном море. В северной части ареала его распространение подобно таковому *Abylopsis tetragona*.

В южных районах ареала этот вид не встречается в центральной части юго-восточного тропического круговорота, в Бенгельском течении и на периферии субтропического круговорота.

В Тихом и Индийском океанах *B. bassensis* встречается в тропических районах.

Колонии и эвдоксии *B. bassensis* находятся в ловах от поверхности до 1700—1500 м. По данным ловов э/с «Метеор» они предпочитают верхние 100 м (Leloup, 1934). Такое же распределение установлено для Средиземного моря (Bigelow, Sears, 1937). В районе Бермудских островов средний дневной уровень распределения колоний (50%) находится на 50 м (Moore, 1949). Вероятно, этот вид обитает преимущественно в поверхностных водах.

21. *Enneagonum hyalinum* Quoy et Gaimard, 1827 найден в Атлантическом океане от 61° с. ш. до 32° ю. ш. (Leloup, 1934 и наши данные) (рис. 2, 15). Многочисленные находения вида в сборах НИС «Петр Лебедев» не только позволили уточнить распределение, но и радикальным образом изменили ареал вида. *E. hyalinum* — северо-центрально-экваториальный вид, основы ареала которого находятся, вероятно, в северном субтропическом, в северном, южном и юго-восточном тропических круговоротах. В Средиземном море обитает, по-видимому, независимая популяция. В северной части ареала пока известно мало находений, однако ясно, что вид выселяется в «воды склона» и на северо-восток, к побережью Великобритании. В северо-восточные районы океана вид приносится также водами средиземноморского происхождения.

В южной части ареала *E. hyalinum* выносится из тропического круговорота вдоль восточного побережья южной Америки Бразильским течением и доходит до района встречи Бразильского течения с Фольклендским. Нет полной уверенности, что в юго-восточном тропическом круговороте обитает независимая популяция вида, так как колонии не найдены в южной части круговорота. Если независимой популяции там нет, то распространение колоний вдоль берега Африки идет в водах Ангольского течения, где в этом случае будет находиться область выселения вида. Кроме того, *E. hyalinum* выселяется в северную часть южного субтропического круговорота либо в результате турбулентного обмена вод

между этим круговоротом и тропическим круговоротом, либо в результате выноса экваториальным противотечением.

E. hyalinum известен из тропических районов Индийского и Тихого океанов.

Этот вид встречается в ловах от поверхности до 1500 м, преимущественно в верхних 500 м.

Из рассмотренного выше распространения сифонофор из сем. Hipporodiidae, Prayidae и Abylidae следует, что все эти семейства представлены в Атлантическом океане тропическими видами. Большинство видов имеет широко-тропическое распространение (рис. 3, А). Это *Hippodius hippopus*, *Vogtia glabra*, *Nectopyramis spinosa*, *N. theyis*, *Rosacea plicata*, *Praya dubia*, *Ceratocymba sagittata*, *Abylopsis eschscholtzii*, *A. tetragona*, *Bassia bassensis*. Основы ареалов таких видов находятся в северных и южных субтропических и тропических круговоротах. Виды этой группы части встречаются в нейтральных областях, где в местных круговоротах могут обитать их независимые популяции. Все названные виды, кроме *A. eschscholtzii*, имеют более или менее обширные области выселения. Наиболее интенсивно сифонофоры, как и другие тропические планктонные животные Атлантики, выселяются в северной части ареала, *R. plicata* и *H. hippopus* — и на юге. В северо-западной Атлантике область выселения тропических сифонофор находится в западной нейтральной области в районе Ньюфаундленда, у побережья Америки в «водах склона» и на шельфе. Из рассмотренных видов в первый район не проникает ни один вид, а в двух других встречаются почти все перечисленные виды. Самая обширная область выселения находится в северо-восточной Атлантике. Как известно, в северной части Атлантического океана широтное течение почти не выражено, и западная нейтральная область переходит в восточную сразу восточнее Ньюфаундленда. Границы восточной нейтральной области совпадают с границами Северо-Атлантического течения, и тропические виды попадают в эту область в основном с водами названного течения. Северные границы ареалов *H. hippopus*, *R. plicata* и *V. glabra* проходят в районе субполярного фронта по самой северной ветви Северо-Атлантического течения. Эти виды переносят значительную трансформацию тропической воды и встречаются у южного побережья Исландии. Границы ареалов других видов проходят в разных частях восточной нейтральной области, образуя типичное для нейтральных областей расхождение границ ареалов. В таких районах хорошо видно влияние отдельных гидрологических факторов на распространение видов. Распространение сифонофор в восточной нейтральной области ограничено, скорее всего, температурой. Все рассматриваемые виды сифонофор, кроме *N. thetis*, имеют в Средиземном море независимые популяции, могут быть вынесены из Средиземного моря и распространяться в океане с водами средиземноморского происхождения. По-видимому, часть колоний этих видов приносятся в

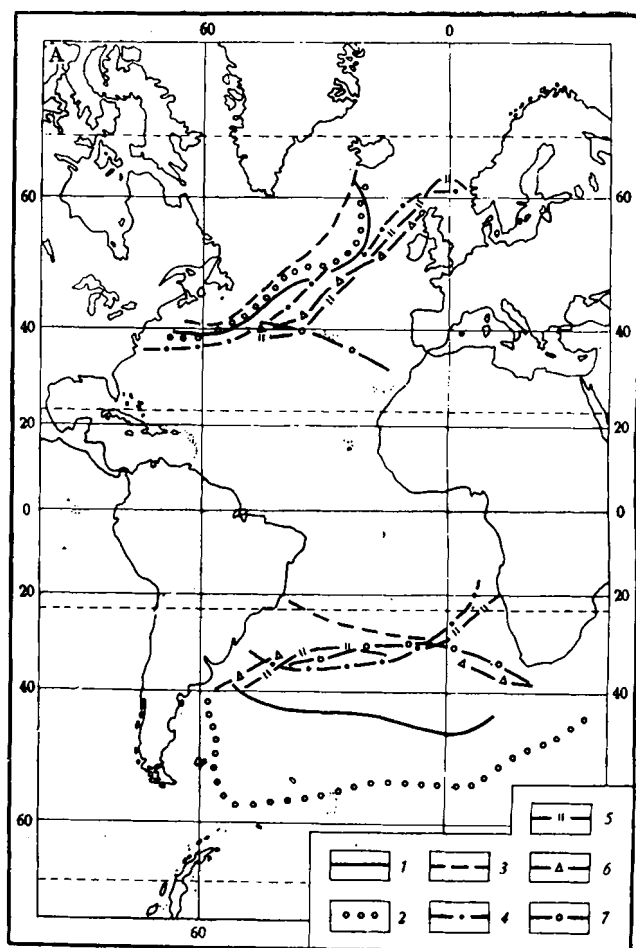


Рис. 3. Границы ареалов

А — широко-тропические виды: *Hippopodius hippopus* (1), *Rosacea plicata* (2), *Vogtia glabra* (3), *Ceralocymba sagittata* (4), *Bassia bassensis* (5), *Abylopsis tetragona* (6), *A. eschscholtzii* (7);

северо-восточные районы Атлантики, в частности, к побережью Великобритании именно этими водами. Фрейзер называет такие виды лузитанскими и рассматривает их как индикаторы вод средиземноморского происхождения. Эти взгляды Фрейзера (Fraser, 1955, 1961, 1967) вызывают возражения, поскольку, как уже было показано в процессе обсуждения, все перечисленные виды сифонофор могут быть принесены в северо-восточные районы и водами Северо-Атлантического течения. Подробнее этот вопрос уже обсуждался ранее (Маргулис, 1971).

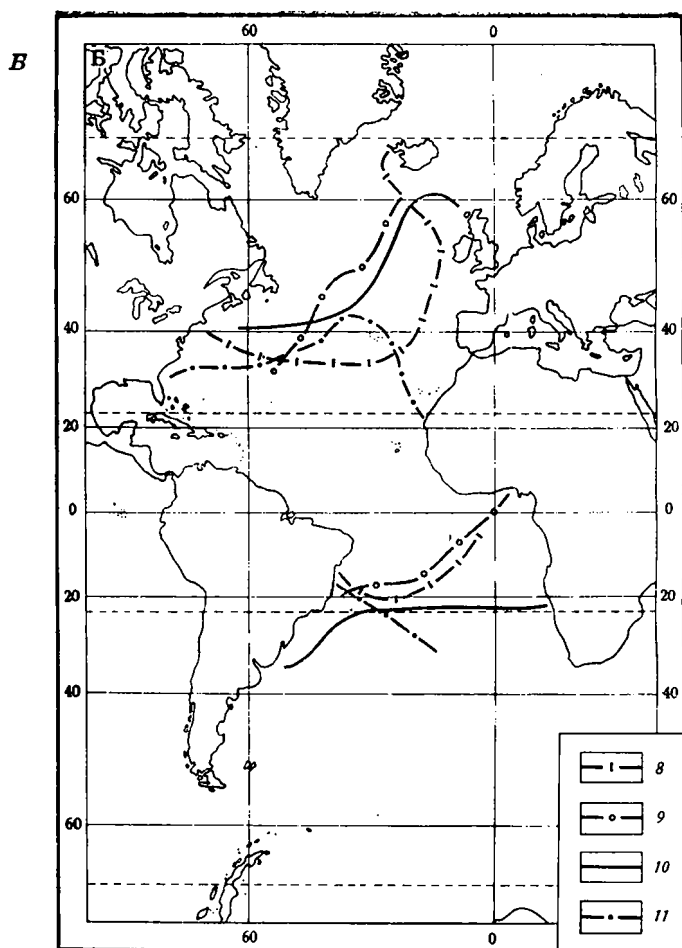


Рис. 3. Продолжение:

Б — северо-центрально-экваториальные виды: *Voglia serrata* (8), *V. spinosa* (9), *Enneagonum hyalinum* (10), *Ceratocymba leuckartii* (11);

Южные границы ареалов широко-тропических видов расходятся в переходной зоне, подобно тому, что мы видим в северо-восточной нейтральной области. Для большей части видов граница распространения проходит в районе субтропической конвергенции, и лишь *R. plicata* доходит до антарктической конвергенции (южного субполярного фронта). В нейтральной области у побережья Африки границы ареалов *B. bassensis* и *C. sagittata* отклоняются к северу под влиянием вод холодного Бенгельского течения. Другие виды не реагируют на это течение и границы их ареалов отклоня-

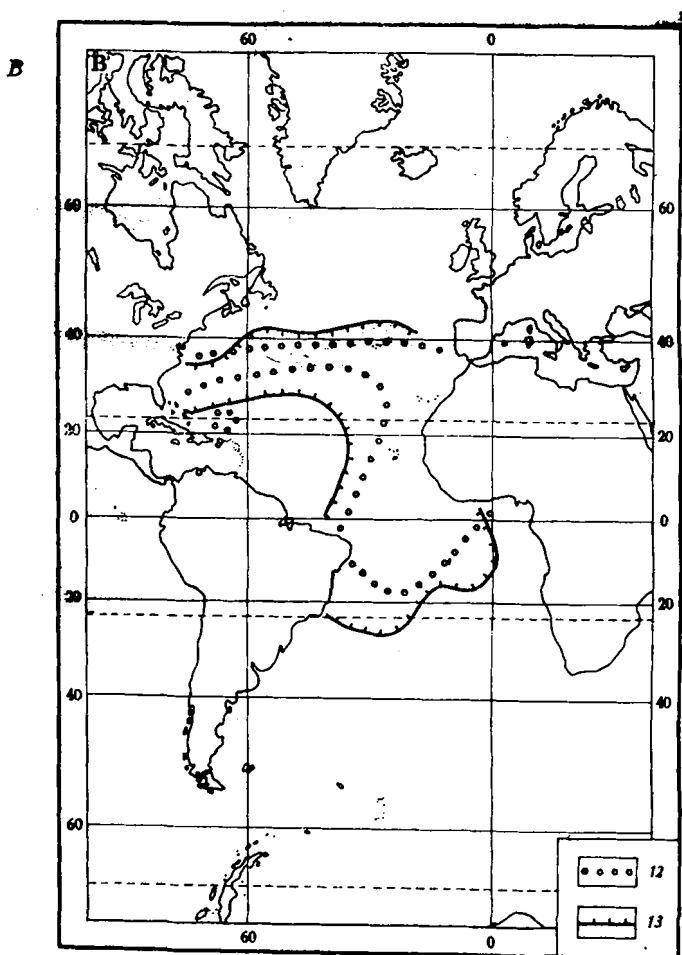


Рис. 3. Продолжение:

В — периферические виды: *Amphicaryon acaule* (12), *Abyla trigona* (13);

ются к югу у южного побережья Африки. У южного побережья южной Америки ни одна из широко-тропических сифонофор не заходит в воды Фолклендского течения.

Два вида *Amphicaryon acaule* из сем. Prayidae и *Abyla trigona* из сем. Abylidae рассматриваются как периферические виды, обитающие на периферии северного субтропического круговорота, а *A. trigona*, возможно, и на южной периферии южного субтропического круговорота (рис. 3, В). Оба вида заселяют всю северную периферию северного субтропического круговорота, пересекают океан в экваториальной части и более или менее далеко проникают в северные районы южного субтропического круговорота. Основы

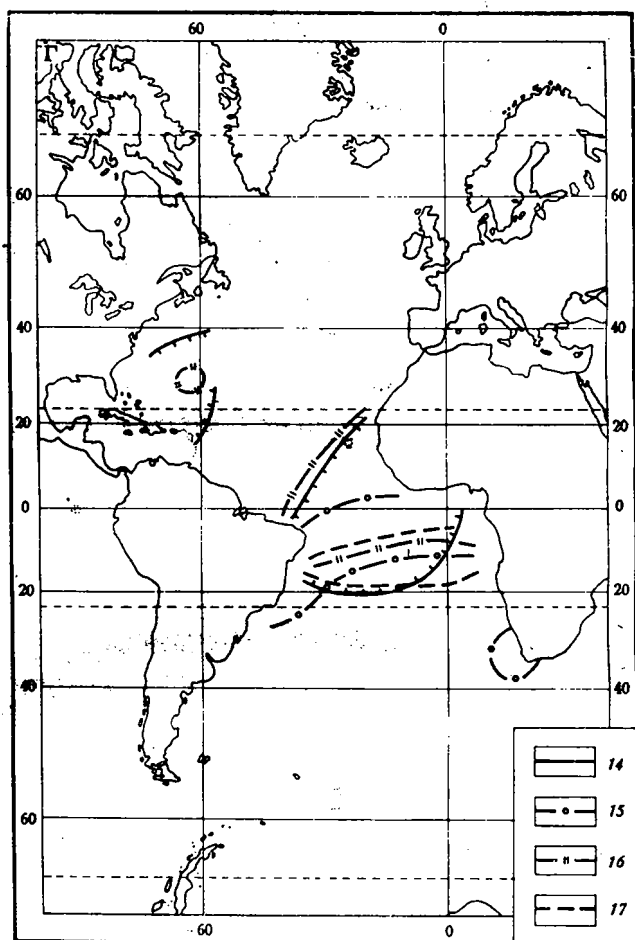


Рис. 3. Продолжение:

Г — экваториальные виды: *Ceratocymba dentata* (14), *Nectopyramis natans* (15), *Maresearsia praeclara* (16), *Abila tottoni* (17)

ареалов периферических видов находятся, по-видимому, в противотечении у Багамских островов и в нейтральных областях у побережья Африки, а в северной части южного субтропического круговорота и в районе Антильских островов — области выселения.

Интересным представляется распространение *Vogtia serrata*, *V. spinosa*, *Ceratocymba leuckartii* и *Enneagonum hyalinum* (рис. 3, Б). Это виды, избегающие Центральную водную массу, другими словами, они не живут в южном субтропическом круговороте. Такой тип распространения я называю северо-центрально-экваториальным. Основы ареалов этих видов находятся, вероятно в се-

верном субтропическом круговороте и в обоих тропических круговоротах. В северной части ареала распространение их сходно с распространением широко-тропических видов. Южные границы северо-центрально-экваториальных видов проходят в районе южного Пассатного течения, которое частично входит в тропический и субтропический круговороты. В северную часть южного субтропического круговорота эти виды попадают в результате турбулентного обмена вод между тропическим и субтропическим круговоротами. Этот район следует рассматривать как область выселения. По-видимому, в экваториальных районах и северной части южного субтропического круговорота северо-центрально-экваториальные виды могут обитать только благодаря притоку в эти районы вод североатлантического происхождения (Маргулис, 1971).

В экваториальной части океана обитают *Nectopyraxis natans*, *Maresearsia praeclara*, *Abyla tottoni* и *Ceratocymba dentata* (рис. 3, Г). Основы ареалов экваториальных видов могут находиться в тропических круговоротах или в поверхностных течениях и подповерхностных противотечениях у видов, совершающих вертикальные миграции. Области выселения находятся в Гольфстриме и в районе Бермудских островов (*C. dentata* и *M. praeclara*), в районе островов Зеленого Мыса и Канарских островов и у юго-западного побережья Африки (*N. natans*).

Анализ распространения видов сифонофор из семейств Hipporodiidae, Prayidae и Abylidae показал, что это распространение определяется в первую очередь связью видов с определенными водными массами, а затем распределением в пределах этих водных масс различных характеристик, гидрологических или трофических. Так ход границ ареалов широко-тропических и северо-центрально-экваториальных видов определяется, по-видимому, распространением центральных вод и температурными характеристиками вод в переходных зонах. Распространение же периферических и экваториальных видов определяется в первую очередь трофической характеристикой вод.

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев К. В. 1969. Экология и биогеография пелагиали. М., «Наука».
- Бродский К. И. 1965. Систематика морских планктонных организмов и океанологии.— Океанология, т. 5, вып. 4, стр. 577—591.
- Лука Г. И., Павелко А. И. 1961. Краткая характеристика планктона северо-западной части Атлантики в летние месяцы 1960 г. — Научно-техн. бюлл. ПИНРО, № 1 (15), стр. 36—38.
- Маргулис Р. Я. 1969. О распространении некоторых видов сифонофор подотряда Physophorae в Атлантическом океане.— Вестник МГУ, № 2, стр. 17—25.
- Маргулис Р. Я. 1971а. Некоторые данные о распространении в Атлантическом океане сифонофор р. *Leptia* (подотряд Calysophorae).— Океанология, т. 11, вып. 1, стр. 99—104.

- Магзулис Р. Я. 1971б. Сифонофоры Атлантического океана (видовой состав и распределение). Автореф. канд. дисс., М.
- Магзулис Р. Я. 1972. Факторы, определяющие крупномасштабное распределение сифонофор подотрядов Physophorae и Calycophorae в Атлантическом океане.— Океанология, т. 12, вып. 3.
- Магзулис Р. Я. 1972. Сифонофоры сем. Diphyidae. Некоторые данные о распределении в Атлантическом океане. Комплексные исследования природы океана, вып. 3. Изд-во Московского ун-та, стр. 212—228.
- Магзулис Р. Я. 1973. О закономерностях распространения сифонофор в Атлантическом океане. Всес. совещ. по макропланктону морей и океанов. Тезисы докладов. Изд. ОНТИ ВНИРО. М., стр. 36—38.
- Степаньянц С. Д. 1963. Обнаружение сифонофоры *Nectopuramis diomedea* Bigelow, 1911 в Арктическом бассейне.— Зоол. журнал, т. XII, вып. 12, стр. 1866—1869.
- Степаньянц С. Д. 1970. Сифонофоры района южной части Курило-Камчатского желоба и прилежащих акваторий.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 86, стр. 222—235.
- Яшнов В. А. 1961. Водные массы и планктон. I. Виды *Calanus finmarchicus* как индикаторы определенных водных масс.— Зоол. журнал, т. X, вып. 9, стр. 1314—1334.
- Яшнов В. А. 1966. Водные массы и планктон. 4. *Calanus finmarchicus* и *Dimorphyes arctica* как индикаторы атлантических вод в Полярном бассейне.— Океанология, т. 6, вып. 3, стр. 493.
- Alvarino A. 1967. Bathymetric distribution of Chaetognata, Siphonophorae, Medusae and Ctenophorae off San Diego, California.— Pacif. Sci., v. 21, N 4.
- Bigelow H. B. 1911. The Siphonophorae.— Mem. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll., v. 38, N 2.
- Bigelow H. B. 1918. Some Medusae and Siphonophorae from the Western Atlantic.— Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll., v. 62, N 8.
- Bigelow H. B., Sears M. 1937. Siphonophorae. Rept. Danish Oceanogr. Exped. Mediter and Adjacent Seas, 2, Ser. Biol.
- Chun C. 1897. Die Siphonophoren der Plankton-Expedition.— Ergebn. Plankton — Exped., 2.
- Fraser J. H. 1955. The plankton of the waters approaching the British Isles in 1953.— Dept Agric. Fish. Scotland, Marine Res. Series, N 4.
- 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. Series, N 4.
- Fraser J. H. 1967. Siphonophora in the plankton to the North and West of the British Isles.— Proc. Roy. Soc. Edinburgh Biol., v. 70, pt I.
- Gegenbaur C. 1859. Neue Beiträge zur näheren Kenntniss der Siphonophoren. Nova acta Acad. Caes. Leop., t. 27.
- Grice C. D., Hart A. D. 1962. The abundance, seasonal occurrence and distribution of the epizooplankton between New York and Bermuda. Ecol. Monographs, 32, No 4.
- Haeckel E. 1888. Siphonophorae of the Challenger. Rep. Sci. Results... H. M. S. Challenger. Zoology, 28.
- Kramp P. L. 1942. The Godthaab Expedition 1928. Siphonophora.— Medd. Grønland, bd. 80, N 8.
- Leloup E. 1932. Contribution à la répartition des Siphonophores Calycophores.— Bull. Mus. Hist. Natur. Belg., t. 8.
- Leloup E. 1934. Siphonophores Calycophores de l'Océan Atlantique et Austral.— Bull. Mus. Hist. Natur. Belg., t. 10, N 6.
- Leloup E. 1955. Siphonophores.— Rept Scient. Res. «M. Sars» North Atlant. Deep-Sea Exped. Bergen, v. 5, N 11.
- Moore H. B. 1949. The zooplankton of the upper waters of the Bermuda Area of North Atlantic.— Bull. Bingham Oceanogr. Collect., v. 12, N 2.
- Moser F. 1925. Die Siphonophoren der Deutschen Südpolar Expedition 1901—1903.— Dtsch. Südpol. Exped., 17, Zool., 9, 9.

- Patriti G.* 1965. Contribution à l'étude de Siphonophores Calycophores recueillies dans le Golfe de Gascogne. Note prelim.— Recuil Trav. Stat. mar. Endoume, N 53.
- Sears M.* 1953. Note on Siphonophores. II. Revision of the Abylidae. Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll., v. 1.
- Totton A. K.* 1954. Siphonophora of the Indian Ocean together with systematic and biological notes on related specimens from other oceans.— Discovery Repts, v. 28.
- Totton A. K.* 1965. A synopsis of the Siphonophora. Trustees Brit. Mus. Natur. Hist., London.
- Totton A. K., Fraser J. H.* 1955a. Siphonophora. Sub-order: Calycophorae. Family: Prayidae. Conseil Internat. Explorat. Mer. Zool. Sheet 58.
- Totton A. K., Fraser J. H.* 1955b. Siphonophora. Sub-order: Calycophorae. Family: Abylidae. Conseil Internat. Explorat. Mer. Zool. Sheet 60.