

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СИФОНОФОР В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА

Э. И. Мусаева

До недавнего времени довольно большая группа планктона — сифонофоры — оставалась слабо изученной. Ее изучали в основном с точки зрения систематики, таксономии, морфологии, анатомии и филогении группы, а также онтогенеза отдельных видов. В последнее время появились работы по биогеографии (Маргулис, 1971), по роли в звукорассеивании (Bagham, 1963), по вертикальному распределению некоторых видов (Moore, 1953; Pugh, 1974). Но Индийский океан в этом отношении оставался совсем не изученным.

В данной работе рассматривается количественное горизонтальное и вертикальное распределение сифонофор в Индийском океане и факторы, их определяющие.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом наших исследований послужили сборы планктона во время 35-го рейса нис «Витязь», проходившего в восточной части Индийского океана в июле — ноябре 1962 г., в сезон летнего муссона. Были использованы также сборы планктона 50-го рейса нис «Витязь» на суточной ст. 6490 (8°22'5" ю. ш., 120°24'0" в. д.), выполненной 21—26 июня 1971 г. в море Сулу, где распределение гидрологических характеристик в верхнем 500-метровом слое воды и состав планктона существенно не отличаются от таковых в экваториальном районе океана (рис. 1).

Сифонофоры отбирались из проб планктона, собранного сетью Джеди-океанской модели (ДЖОМ) с диаметром входного отверстия 80 см, диаметром фильтрующего конуса 113 мм, мельничным ситом № 38.

В Индийском океане лов планктона проводился по стандартным горизонтам до глубины 500 м (0—25, 25—50, 50—100, 100—200 и 200—500 м). На суточной станции в море Сулу верхний 500-метровый слой воды облавливался по более дробным горизонтам: до глубины 150 м через каждые 10 м, а глубже — по слоям 150—200, 200—300, 300—400 и 400—500 м. Такая дробность облова дает возможность более четко выявить детали вертикального распределения сифонофор, обитающих в основном в довольно узком поверхностном слое океана.

Вся проба, фиксированная 4%-ным раствором формалина, просматривалась под биноклем в камере Богорова. Определялся видовой состав и учитывалось количество отдельных особей, из которых состоят колонии сифонофор. Поскольку целые колонии в фиксированных пробах встречаются крайне редко, то просчитывалось число экземпляров каждого типа (пневматофоры, нектофоры, бракты, гонофоры и пр.) особей в пробе. Всего обработано 353 пробы с 84 станций из Индийского океана и 77 проб с суточной станции в море Сулу.

Для характеристики горизонтального распределения сифонофор была подсчитана численность особей под 1 м² для столба воды 0—200 м.

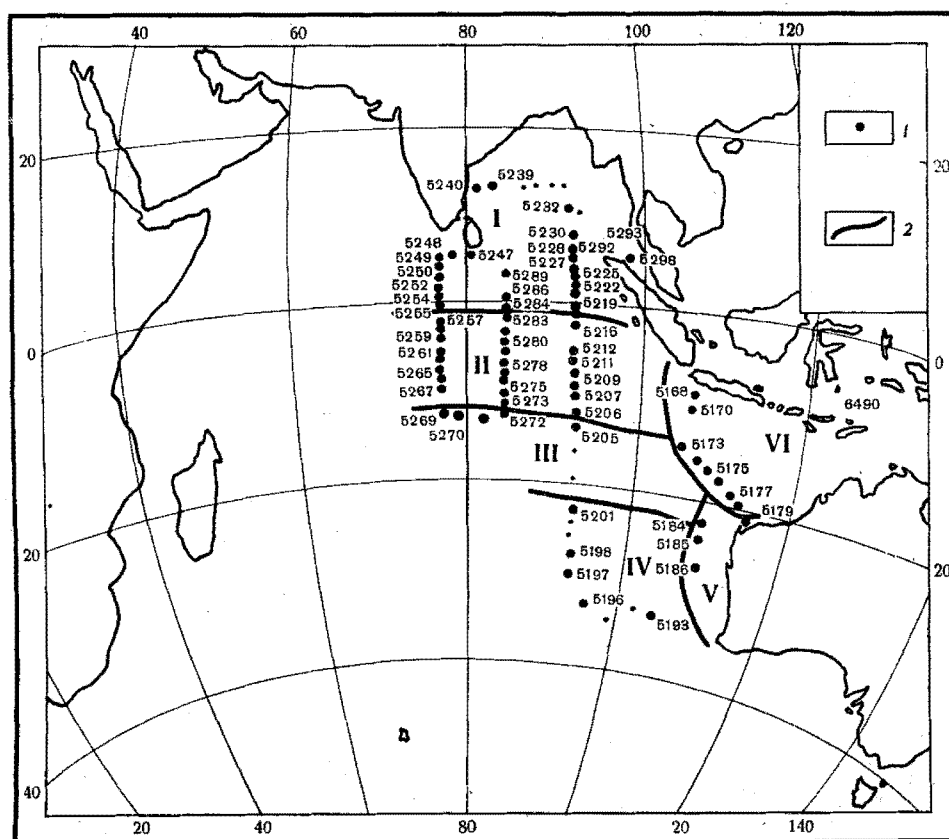


Рис. 1. Станции и районы

I — Северо-восточный район вод Аравийского моря; II — Экваториальный район; III — Южно-тропический район; IV — Южносубтропический район; V — Австралийский район; VI — Яванский район

1 — станции, 2 — границы районов

При изучении особенностей вертикального распределения и суточных миграций сифонофор для каждой станции (или для каждой серии ловов на суточной станции в море Сулу) послойно подсчитывалось количество особей каждого из изучаемых видов в процентах от их количества во всем слое облова. При рассмотрении особенностей вертикального распределения видов в Индийском океане в каждом однородном по своей гидрологической структуре районе были выделены «дневные» и «ночные» станции. Затем высчитывались средние результаты для каждого района отдельно для «дня» и «ночи». Дневными считались станции, взятые от 06 до 18 час., ночными — от 19 до 05 час.

Более четкое представление о вертикальном распределении видов дает рассмотрение не всей популяции сифонофор, а ее ядра. Если за 100% принято число особей в облавливаемом слое, то 25%-ный уровень — это глубина, выше которой поймано 25% всех сифонофор (или 25% особей одного вида), а 75%-ный уровень — глубина, выше которой поймано 75% всех сифонофор (или 75% особей одного вида). Часть популяции, заключенная между глубинами, на которых находятся 25 и 75% особей во всем облавливаемом столбе воды, т. е. 50% популяции, рассматривается как ядро популяции (Moore, 1953; Moore et al., 1957, 1963; Виноградов, Воронина, 1964; Виноградов, 1968). Расстояние между этими двумя уровнями — растянутость ядра популяции.

Виды сифонофор в Индийском океане и в море Сулу оказались почти одни и те же. Изучались особенности распределения в основном массо-

вых видов. К массовым были отнесены виды со средней численностью для всего района исследования не менее $0,03 \text{ экз/м}^3$ (в среднем для слоя облова 0—500 м). В общей сложности детально были изучены особенности распределения 12 видов каликофор.

ГИДРОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для периода летнего муссона В. Г. Нейман, Б. Н. Филюшкин, А. Д. Щербинин (1962) и А. Д. Щербинин (1971) выделяют следующие основные зоны конвергенций и дивергенций вод восточной части Индийского океана (рис. 2):

1) Северотропической дивергенции ($5-2^\circ \text{ с. ш.}$); 2) Экваториальной конвергенции (в самой западной экваториальной части исследованной акватории); 3) Южнотропической дивергенции между Муссонным и Пассатным течениями (примерно по 5° ю. ш.); 4) Южной субтропической конвергенции на южной периферии Пассатного течения; 5) Субтропической дивергенции (примерно по 18° ю. ш.); 6) Субантарктической дивергенции (примерно по 30° ю. ш.).

Проведенный термогалинный анализ (рис. 3) показал, что южная часть разреза по 91° в. д. (ст. 5198—5200) находится в области интенсивных вертикальных движений вод, являющейся периферией зоны Субтропической дивергенции. На поверхности происходит значительное осолонение вод. TS-кривая расположенной тут ст. 5198 характеризуется

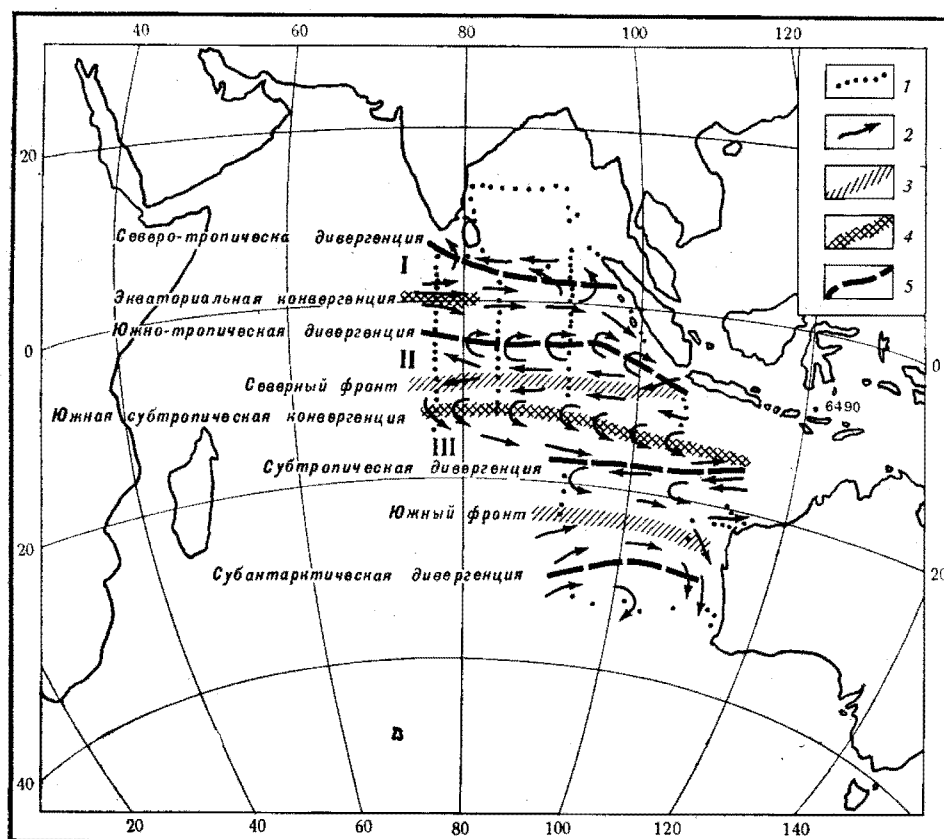


Рис. 2. Схема циркуляции вод в восточной части Индийского океана в период летнего муссона (Нейман и др., 1966, с дополнениями из Щербинина, 1971)

1 — маршрут рейса, 2 — направления течений, 3 — Муссонное течение, 4 — Пассатное течение, 5 — Южно-Индийское течение

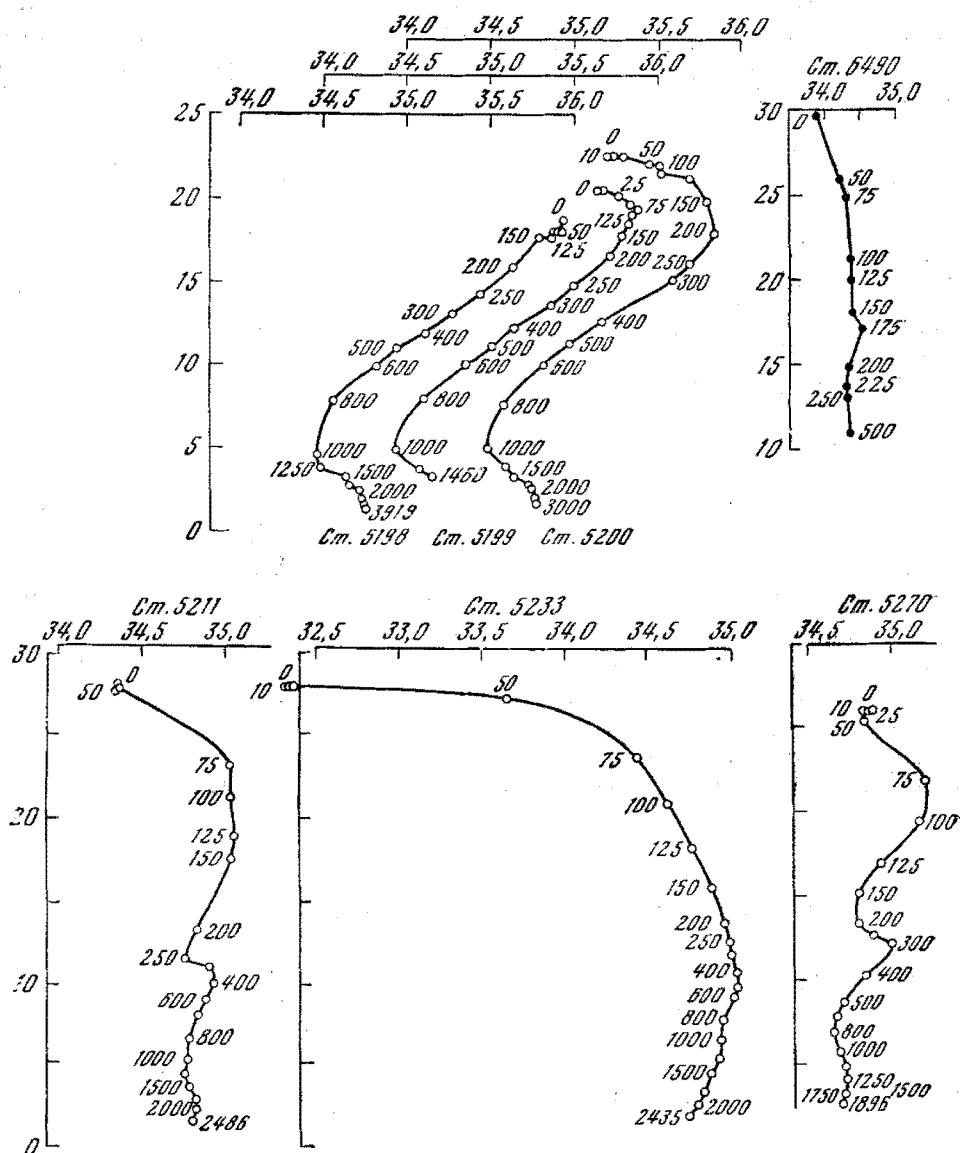


Рис. 3. TS-кривые исследованного района

отсутствием слоя скачка температуры. Опускание вод образует слой с постоянными градиентами температуры и солености до глубины около 600 м. TS-кривая ст. 5199 является показателем вод переходного типа, а на ст. 5200 видна ярко выраженная структура южнотропической области. Опустившиеся в зоне Южной субтропической конвергенции поверхностные воды распространяются к северу в виде подповерхностного слоя повышенной солености ($35,5-35,8\text{‰}$) на глубине 100—300 м. Антарктическая промежуточная вода пониженной солености ($34,3\text{‰}$) занимает слой от 900 до 1500 м. На разрезе по 91° в. д. эта структура прослеживается вплоть до $10-12^\circ$ ю. ш. При этом ее северной границей является экваториальная зона, проходящая в широтном направлении через весь океан. Эта зона делит восточную часть океана на две большие области с различным термогалинным строением. TS-кривые этой зоны (ст. 5211 и 5270) показывают несколько максимумов солености, основные из которых располагаются на глубине около 100 и 300 м.

Структура вод Бенгальского залива к северу от экваториальной зоны определяется проникновением сюда высокосоленных вод из Аравийского моря. Благодаря тому, что в период летнего муссона восточный перенос является преобладающим в северных широтах, почти вся толща океана в экваториальном районе занята водами высокой солености (хотя и ниже, чем в самых южных водах), за исключением самых поверхностных горизонтов. Типичная для этого района TS-кривая ст. 5233 указывает на значительные вертикальные градиенты солености в верхнем 100—125-метровом слое. Отмечается проникновение антарктической промежуточной воды севернее экваториальной зоны. Минимум солености на TS-кривой ст. 5211, расположенной севернее экваториальной зоны, имеет антарктическое происхождение.

Исходя из подразделений всей восточной части океана на три области, резко отличающиеся по своей термогалинной структуре, выделяют две основные фронтальные зоны, т. е. зоны, где имеет место максимум горизонтальных градиентов свойств морской воды (Иванов, Нейман, 1965).

Северная фронтальная зона, идущая в широтном направлении, располагается в стрежне Пассатного течения на границе двух круговоротов примерно на $7-8^{\circ}$ ю. ш.

Южная фронтальная зона, также имеющая большей частью зональный характер, находится в области Южно-Индийского течения, проходя примерно вдоль $22-23^{\circ}$ ю. ш.

С учетом особенности гидрологии восточной части Индийского океана исследованная часть его была условно разделена нами на шесть районов (см. рис. 1).

Первые четыре района — Северо-восточный район вод Аравийского моря, Экваториальный район, Южнотропический район и Южносубтропический район — приняты по данным А. Д. Щербинина (1962, 1971), основанным на выделении определенных водных масс, а Яванский и Австралийский районы были выделены, опираясь на данные Рочфорда (Rochford, 1962), так как А. Д. Щербинин не рассматривал прибрежных районов.

I. Северо-восточный район вод Аравийского моря занимает Бенгальский залив, Андаманское море и прилегающую к ним часть Индийского океана до $0-2^{\circ}$ ю. ш. Характерная TS-кривая для этого района — ст. 5233 (см. рис. 3) с резким опреснением поверхностных вод.

II. Экваториальный район своим северным краем прилегает с юга к предыдущему, а южная его граница проходит приблизительно по 14° ю. ш. Характерная TS-кривая — ст. 5211, т. е. с малым изменением солености по глубине.

Эти два района (I и II) отличаются неглубоким залеганием глубинных вод, богатых биогенными элементами. В этой области сильный ветер и волнения уже могут способствовать подъему вод и обогащению поверхностных горизонтов биогенными элементами, на основе которых происходит массовое развитие фито-, а затем и зоопланктона.

III. Южнотропический район — к югу от Экваториального и примерно до 21° ю. ш., т. е. в центральных водах, характеризуется TS-кривой ст. 5270, сходен с Экваториальным, однако термоклин и галоклин имеют тут относительно меньшие градиенты.

IV. Южносубтропический район, с юга прилегающий к предыдущему, характеризуется TS-кривыми ст. 5198—5200. Это воды с промежуточным максимумом солености больше 35‰.

Эти два района (III и IV) расположены к югу от фронтальной зоны, которая в летний период проходит примерно по $14-16^{\circ}$ ю. ш. и препятствует проникновению на север промежуточных антарктических вод.

лежащих глубже 500 м (Tchernia et al., 1958). На поверхности — это зона конвергенции между течением слабых западных ветров и Пассатным течением. Вся область, расположенная к югу от конвергенции, отличается низким положением слоя скачка, в связи с чем затруднено вовлечение вод, богатых биогенными элементами, в турбулентное перемешивание. Оба эти района отличаются бедностью планктона.

V. Австралийский район с востока ограничен Австралией, с запада граничит с Южнотропическим и Южносубтропическим районами. Этот район находится под влиянием вод различного происхождения: распресненных северных и высокосоленных вод Южно-Индийского течения. Самая высокая изогалина (35,8‰) не доходит до самого берега, а изотермы на меридиональном разрезе пересекают поверхность океана, т. е. температура воды уменьшается по направлению на юг. TS-кривая похожа на TS-кривую ст. 5198 (Южносубтропического района).

VI. Яванский район занимает акваторию от Явы до Австралии. Поверхностная вода здесь опреснена (34,2—35,0‰), а температура довольно высокая (25—28°) и постепенно уменьшается к югу.

Этот район, где формируется Южное Экваториальное течение, характеризуется довольно сложной структурой вод. Здесь наблюдается подъем глубинных вод к поверхности. Местоположение зоны подъема вод и его интенсивность изменяются под влиянием местной муссонной циркуляции вод. В период полного развития юго-восточного муссона (май — сентябрь) главный район подъема вод расположен к югу от Явы и Сумбавы, т. е. вдоль правого фланга Южного Экваториального течения. Виртки (Wyrтки, 1962) определяет скорость подъема воды в этот период, равной $50 \cdot 10^{-5}$ см/сек. Район подъема в этот сезон имеет ширину около 400 и длину — 1200 миль. В сезон северо-западного муссона вдоль южного побережья о-ва Ява развивается Яванское прибрежное течение, и Южное Экваториальное течение перемещается к югу. Подъем вод развивается на границе этих двух течений, но, как правило, слабее, чем в период юго-восточного муссона.

В море Сулу течения в районе суточной ст. 6490 слабые. В верхнем слое до 30 м — северного, северо-восточного направления, глубже — преимущественно северо-западного (Арсеньев, 1971).

Не имея свободного водообмена с океаном, море Сулу сформировало совершенно особую вертикальную гидролого-гидрохимическую структуру. Глубина порога порядка 250—500 м определила исходные величины температуры и солености.

Температура изменяется примерно от 29° на поверхности до почти 12° на 500 м (см. рис. 3). Наибольшие градиенты температуры лежат в слое от 50 до 200 м. Соленость возрастает от 33,3—33,8‰ на поверхности до максимума 34,5‰ — на глубине около 200 м. Глубже она остается почти постоянной.

Проведенный термогалинный анализ показал, что TS-кривая этой суточной станции похожа на TS-кривую Экваториального района исследованной части Индийского океана тем, что солености в обоих случаях мало меняются по глубине.

ГОРИЗОНТАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

В литературе по сифонофорам Индийского океана почти нет данных об их количественном распределении, местах их концентрации, особенностях распределения отдельных видов. Это, в первую очередь, связано, конечно, с трудностью учета численности сифонофор. В то же время сведения о количественном распределении сифонофор необходимы и

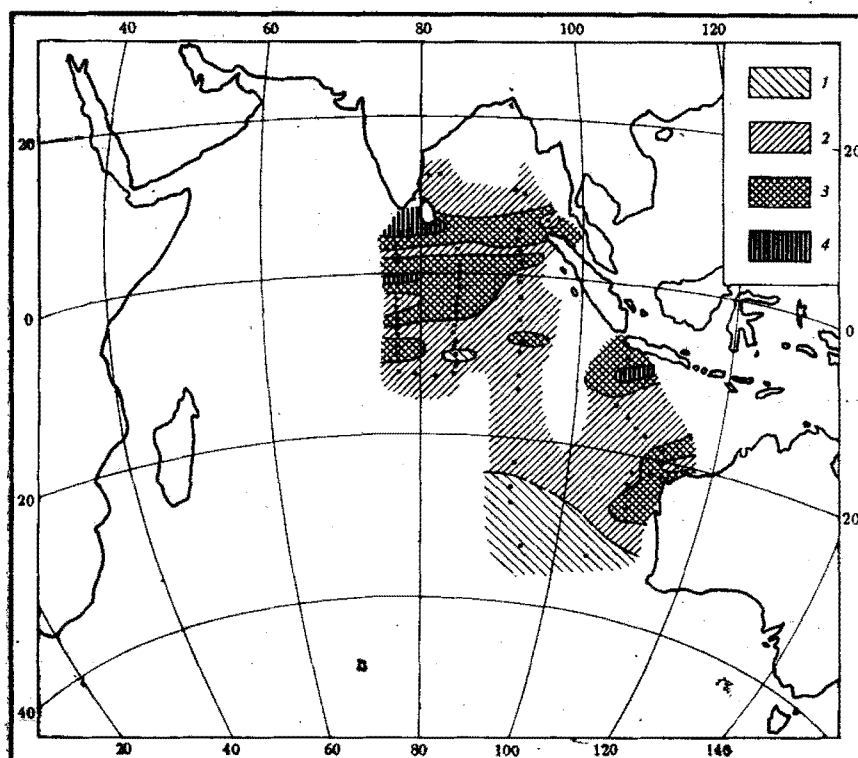


Рис. 4. Горизонтальное распределение сифонофор в слое 0—200 м (в экз/м²)
1 — <100; 2 — 100—300; 3 — 300—1000; 4 — >1000

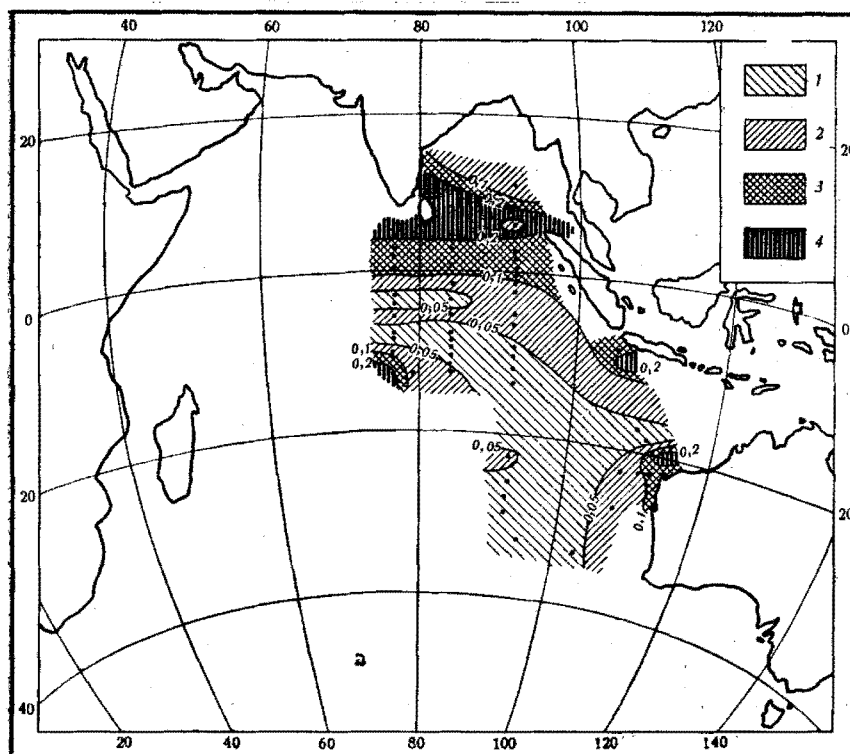


Рис. 5. Общая биомасса планктона в слое 0—100 м (в см³/м³),
по данным Сухановой (1962)

важны для понимания общей картины распределения планктона, так как сифонофоры — важная группа в пищевой цепи, планктонные хищники.

Горизонтальное распределение сифонофор в слое 0—200 м (рис. 4) в общих чертах соответствует распределению общей биомассы сетного планктона (рис. 5). Сравнивая эти две карты, можно отметить богатые северные районы и бедные южные. Выделяются одни и те же районы как по большой биомассе планктона, так и по высокой численности сифонофор.

К северу от фронтальной зоны, в районе южнотропической дивергенции, биомасса планктона возрастает до $0,1 \text{ см}^3/\text{м}^3$, а севернее экватора, в южной части Бенгальского залива, находится обширная область высокой биомассы планктона (больше $0,2 \text{ см}^3/\text{м}^3$). Южная граница этой области хорошо совпадает с положением северотропической дивергенции. Здесь же отмечается и наибольшая численность сифонофор. К югу от о-ва Шри Ланка численность сифонофор в слое воды 0—200 м была максимальной для всего района исследований ($1320 \text{ экз}/\text{м}^2$).

Отмечаются и другие места скоплений сифонофор: вблизи экватора, к югу от экваториальной конвергенции ($1100 \text{ экз}/\text{м}^2$), к югу от о-ва Ява ($1115 \text{ экз}/\text{м}^2$) и у северо-западной Австралии.

Район наименьшей численности сифонофор расположен в пределах района низкой биомассы планктона, к югу от северной фронтальной зоны, которая в летний период проходит по $14\text{--}16^\circ$ ю. ш. Численность сифонофор на этой бедной акватории была $42\text{--}98 \text{ экз}/\text{м}^2$, а на самой южной ст. 5193 отмечалась наименьшая для всего района исследования численность сифонофор ($15 \text{ экз}/\text{м}^2$).

В исследованном материале оказалось 59 видов сифонофор из восьми семейств — Physophoridae, Athorybiidae, Agalmidae, Hipporodidae, Prayidae, Diphyidae, Clausophyidae, Abylidae. Число видов сифонофор восточной части океана в районах с различными движениями вод для северо-восточного района Аравийского моря — 56; Экваториального — 45; Южнотропического — 27; Южносубтропического — 19; Австралийского — 25; Яванского — 31.

Наибольшее число видов отмечается в Северо-восточном районе вод Аравийского моря и Экваториальном районе, т. е. в районах подъема вод, где велика также и численность сифонофор. Наименьшее число видов отмечается в фаунистически бедных водах Южносубтропического района, где мала также и численность сифонофор. Относительно большое число видов отмечается в Яванском районе, так как он является как бы продолжением богатого Экваториального района. Аналогично Австралийский район сходен по числу видов с Южнотропическим. Увеличение числа видов совпадает с увеличением общего количества как зоо-, так и фитопланктона (Суханова, 1969).

С биогеографической точки зрения вся исследуемая акватория лежит в пределах тропической зоогеографической области, поэтому большинство рассматриваемых видов распространено по всей исследованной площади. Однако отдельные районы различаются по своим условиям, и потому количественное развитие видов в разных местах оказалось не одинаковым.

В табл. 1 приводится список видов по районам и указывается их биогеографическая принадлежность, которая дается в соответствии с терминологией К. В. Беклемишева (1969). Широкотропические виды встречены по всей тропической части океана, т. е. в круговоротах экваториальных и центральных вод. Крайние южные находения некоторых видов этой группы расположены уже в Субантарктике, за границами исследования нашего района. Одни из них входят и в прибрежные районы (Яванский и Австралийский), но некоторые там не встречались,

Таблица 1
Виды сифонофор в разных гидрологических районах

Виды	Северо-восточный район Аравийского моря	Экваториальный район	Южнотропический район	Южносубтропический район	Австралийский район	Яванский район	Море Сулу
Широкотропические							
<i>Agalma okeni</i> Eschscholtz, 1825	+	+	+	+		+	
<i>Agalma elegans</i> (Sars, 1846)	+	+		+		+	
<i>Halistemma rubrum</i> (Vogt, 1852)	+	+		+	+		
<i>Stephanomia bijuga</i> (Delle Chiaje, 1842)	+	+	+	+		+	+
<i>Hippopodius hippopus</i> (Forsskål, 1776)	+	+		+	+	+	+
<i>Vogtia pentacantha</i> Kölliker, 1853	+	+					
<i>Vogtia glabra</i> Bigelow, 1918	+	+		+	+	+	
<i>Rosacea plicata</i> Quoy and Gaimard, 1827	+	+					+
<i>Sulculeolaria quadridentata</i> (Quoy and Gaimard, 1834)	+	+			+		
<i>Sulculeolaria monoica</i> (Chun, 1888)	+	+		+			
<i>Sulculeolaria turgida</i> (Gegenbaur, 1853)	+	+					+
<i>Galetta chuni</i> (Lens et Van Riemsdijk, 1908)	+	+	+		+	+	+
<i>Galetta biloba</i> (Sars, 1846)	+	+		+			
<i>Diphyes dispar</i> Chamisso et Eysenhardt, 1821)	+	+	+	+	+	+	+
<i>Diphyes bojani</i> (Eschscholtz, 1825)	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lensia multicristata</i> (Moser, 1925)	+	+	+	+	+		+
<i>Lensia campanella</i> (Moser, 1925)	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lensia cossack</i> Totton, 1941	+	+			+	+	+
<i>Lensia hotspur</i> Totton, 1954	+	+	+		+	+	+
<i>Lensia subtilis</i> (Chun, 1886)	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lensia meteori</i> (Leloup, 1934)	+	+		+	+	+	+
<i>Lensia fowleri</i> Bigelow, 1911	+	+	+		+	+	+
<i>Chelophyes appendiculata</i> (Eschscholtz, 1829)	+	+	+	+	+	+	
<i>Chelophyes contorta</i> (Lens et Van Riemsdijk, 1908)	+	+	+		+	+	+
<i>Eudoxoides mitra</i> (Huxley, 1859)	+	+	+	+	+	+	+
<i>Eudoxoides spiralis</i> Bigelow, 1911	+	+	+	+	+	+	
<i>Chuniphyes multidentata</i> Lens et Van Riemsdijk, 1908	+	+			+	+	
<i>Ceratocymba sagittata</i> Quoy et Gaimard, 1827	+	+	+	+		+	
<i>Abylopsis eschscholtzii</i> (Huxley, 1859)	+	+	+	+	+	+	+
<i>Bassia bassensis</i> (Quoy et Gaimard, 1834)	+	+	+	+	+	+	+
Экваториальные							
<i>Vogtia spinosa</i> Keferstein et Ehlers, 1861	+	+					
<i>Amphicaryon acaule</i> Chun, 1888	+						+
<i>Nectopyramis spinosa</i> Sears, 1952	+	+					
<i>Galetta angusta</i> Totton, 1954	+	+	+			+	+

Таблица 1 (окончание)

Виды	Северо-восточный район Аравийского моря	Экваториальный район	Южнотропический район	Южносубтропический район	Австралийский район	Яванский район	Море Сулу
<i>Lensia subtiloides</i> (Lens et Van Riemsdijk, 1908)	+	+			+	+	+
<i>Lensia conoidea</i> Keferstein et Ehlers, 1860	+	+	+			+	+
<i>Ceratocymba leuckartii</i> Huxley, 1859	+	+	+		+	+	
<i>Abyla trigona</i> (Quoy et Gaimard, 1827)	+	+			+	+	
<i>Abyla haeckeli</i> Lens et Van Riemsdijk, 1908	+	+			+	+	
<i>Abyla bicarinata</i> Moser, 1925	+				+	+	
<i>Abyla schmidtii</i> Sears, 1953	+					+	
<i>Abylopsis tetragona</i> (Otto, 1823)	+	+	+		+	+	+
<i>Enneagonum hyalinum</i> Quoy et Gaimard, 1827)	+	+	+		+	+	+
Дальненеритические							
<i>Diphyes chamissonis</i> Huxley, 1859	+					+	+
Космополитические							
<i>Dimorphyes arctica</i> (Chun, 1897)	+		+				+
Виды с не определенными ареалами							
<i>Physophora hydrostatica</i> Forskål, 1775		+					+
<i>Melophysa melo</i> (Quoy et Gaimard, 1825)		+					
<i>Erenna richardi</i> Bedot, 1904	+						
<i>Vogtia serrata</i> Moser, 1913	+	+		+			
<i>Amphicaryon peltifera</i> (Haeckel, 1888)	+	+		+	+		
<i>Rosacea cymbiformis</i> (Delle Chiaje, 1822)	+						
<i>Praya dubia</i> (Quoy et Gaimard, 1824)	+	+					
<i>Lensia leloupi</i> Totton, 1954	+						
<i>Lensia hunter</i> Totton, 1941	+	+			+		
<i>Lensia challengerii</i> Totton, 1954	+	+					
<i>Lensia exeter</i> Totton, 1941	+	+			+		
<i>Lensia grimaldii</i> Leloup, 1933	+				+		
<i>Lensia tottoni</i> A et R. Daniel, 1963	+						
<i>Lensia lelouveteau</i> Totton, 1941							+
<i>Lensia asymmetrica</i> Stepanyants, 1970							+

может быть, ввиду их редкости и малочисленности. Экваториальные виды, как следует из их определения, имеют основы ареала в экваториальных круговоротах и поэтому находятся в Северо-восточном и Экваториальном районах. Кроме того, некоторые из них встречаются и в Южнотропическом районе, который является северной частью круговорота центральных вод, где эти виды имеют уже области выселения. Многие экваториальные виды встречены также и в прибрежных районах (Яванском, Австралийском), т. е. сравнительно далеко на юг, что, как было показано Н. П. Маркиной (1974) на других группах планктонных животных, связано с переносом экваториальных видов течением вдоль

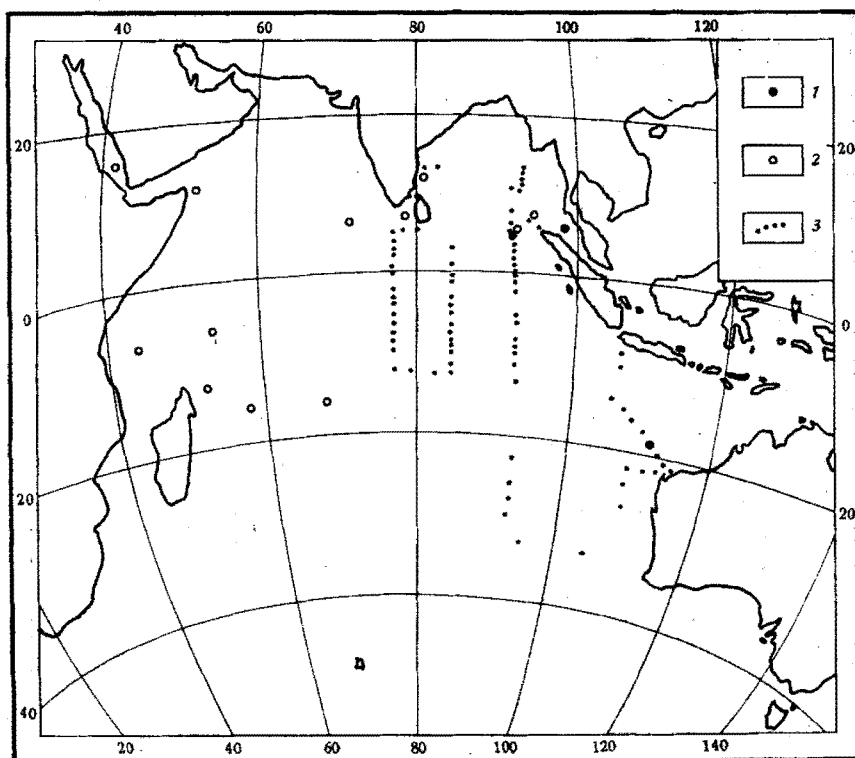


Рис. 6. Распределение дальненеритического вида *Diphyes chamissonis*
1 — собственные данные; 2 — литературные данные; 3 — станции 35-го рессанс «Витязь»

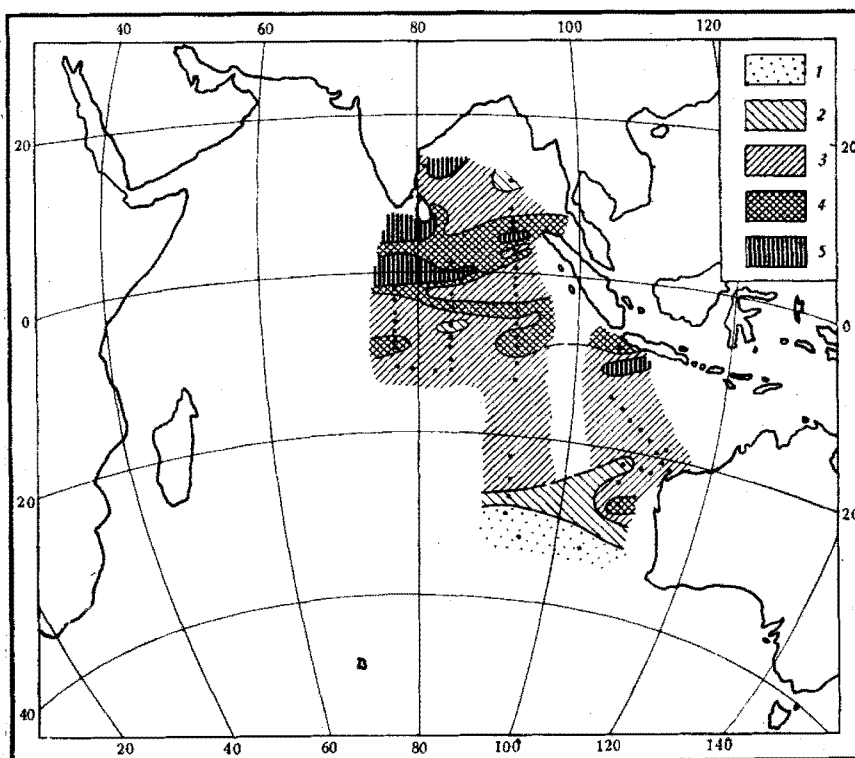


Рис. 7. Распределение *Abylopsis eschscholtzii* (в экз/м³)
1 — 0; 2 — 1–10; 3 — 11–50; 4 — 51–100; 5 — >100

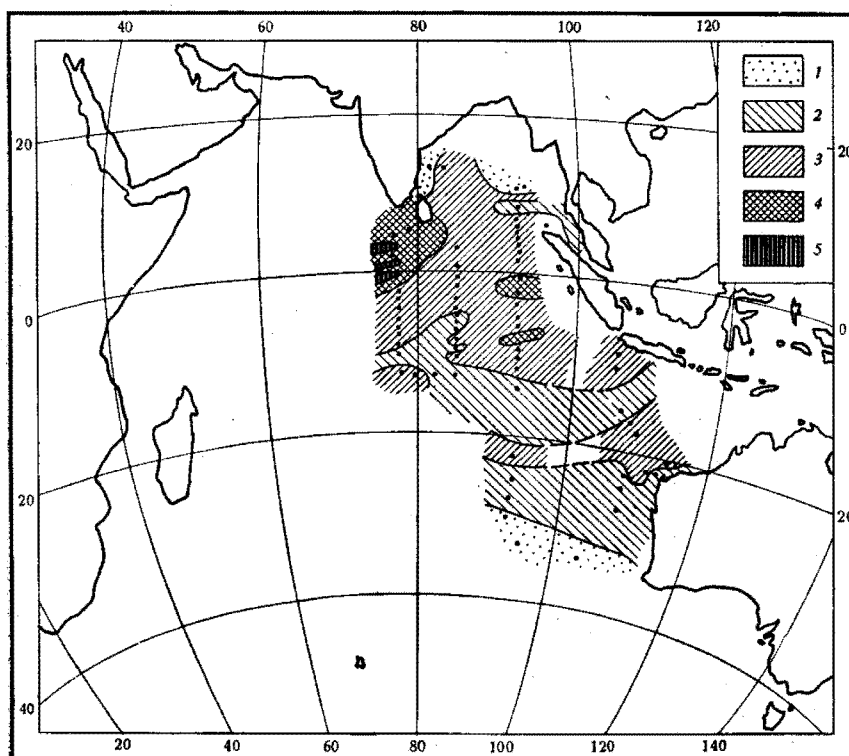


Рис. 8. Распределение *Diphyes bojani* (в экз/м³)

1 — 0; 2 — 1—10; 3 — 11—50; 4 — 51—100; 5 — >100

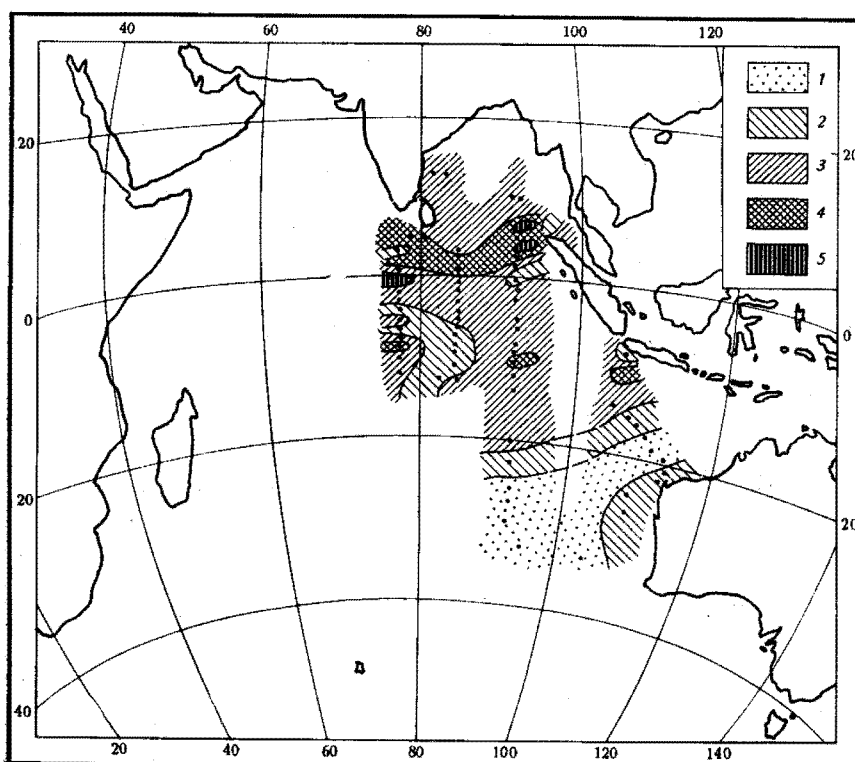
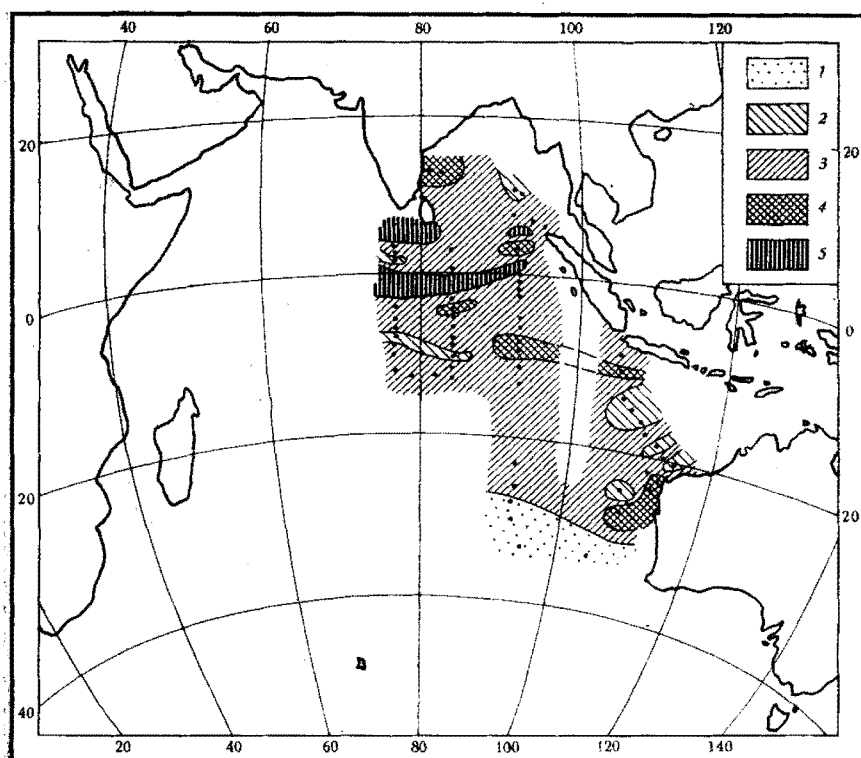
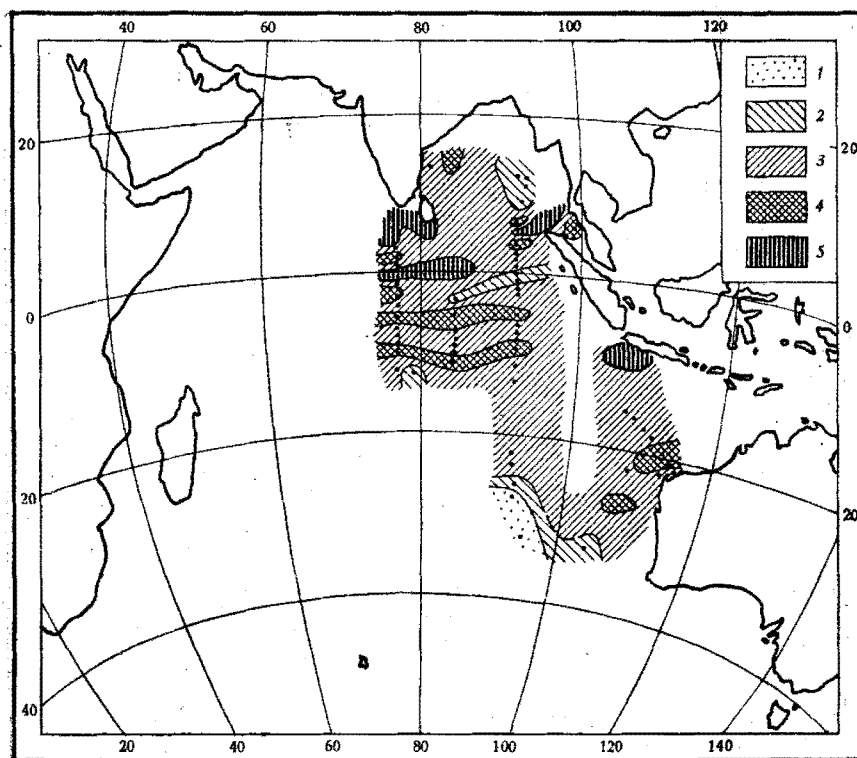


Рис. 9. Распределение *Chelophyes contorta* (в экз/м³)

1 — 0; 2 — 1—10; 3 — 11—50; 4 — 51—100; 5 — >100

Рис. 10. Распределение *Bassia bassensis* (в экз/м³)

1 — 0; 2 — 1—10; 3 — 11—50; 4 — 51—100; 5 — >100

Рис. 11. Распределение *Eudoxoides mitra* (в экз/м³)

1 — 0; 2 — 1—10; 3 — 11—50; 4 — 51—100; 5 — >100

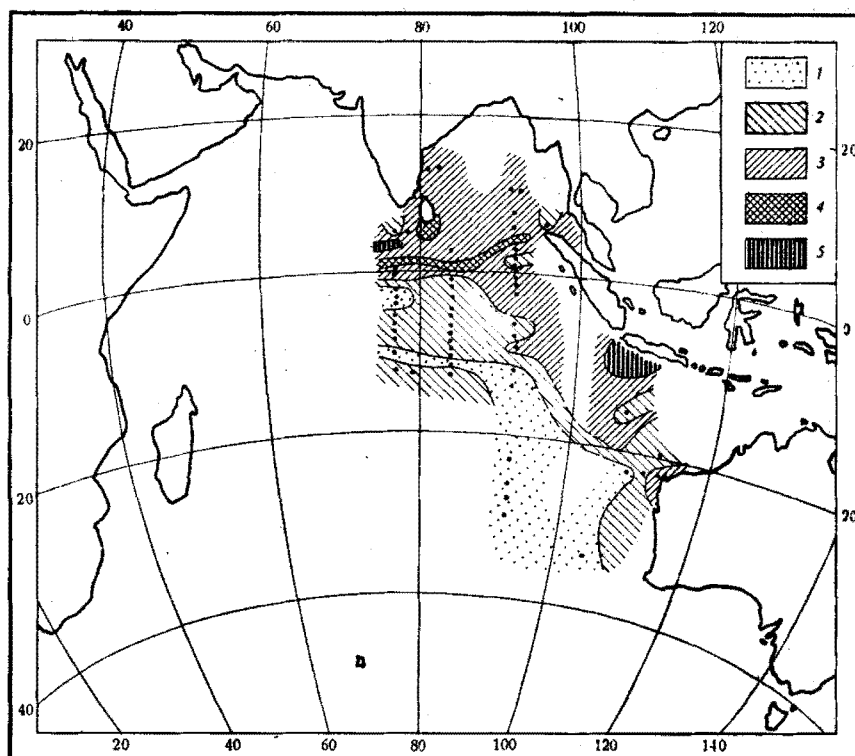


Рис. 12. Распределение *Diphyes dispar* (в экз/м³)

1 — 0; 2 — 1—10; 3 — 11—50; 4 — 51—100; 5 — >100

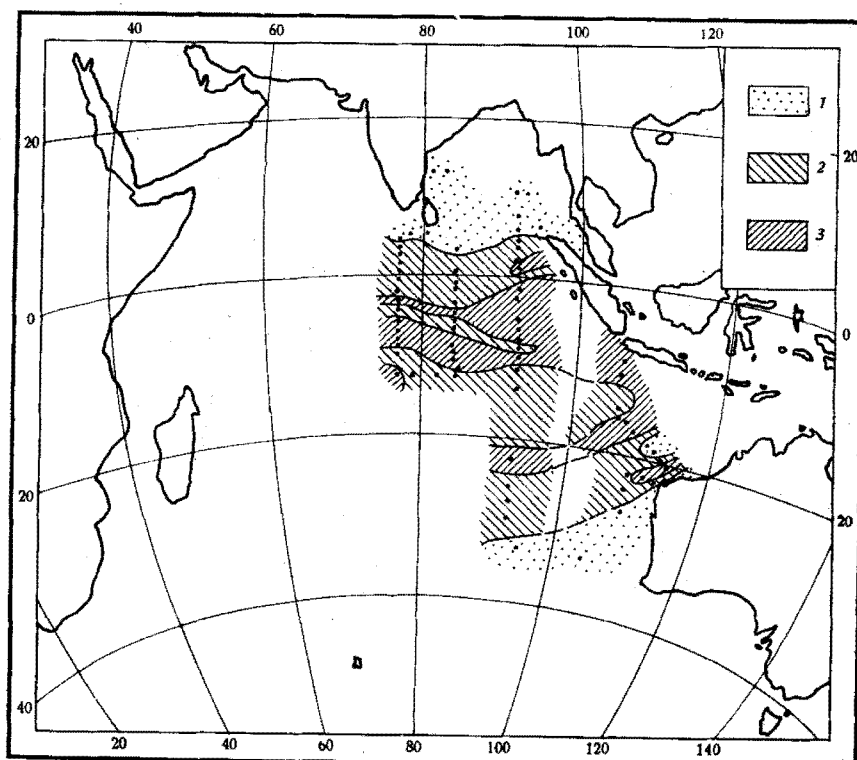


Рис. 13. Распределение *Chelophyes appendiculata* (в экз/м³)

1 — 0; 2 — 1—10; 3 — 11—50

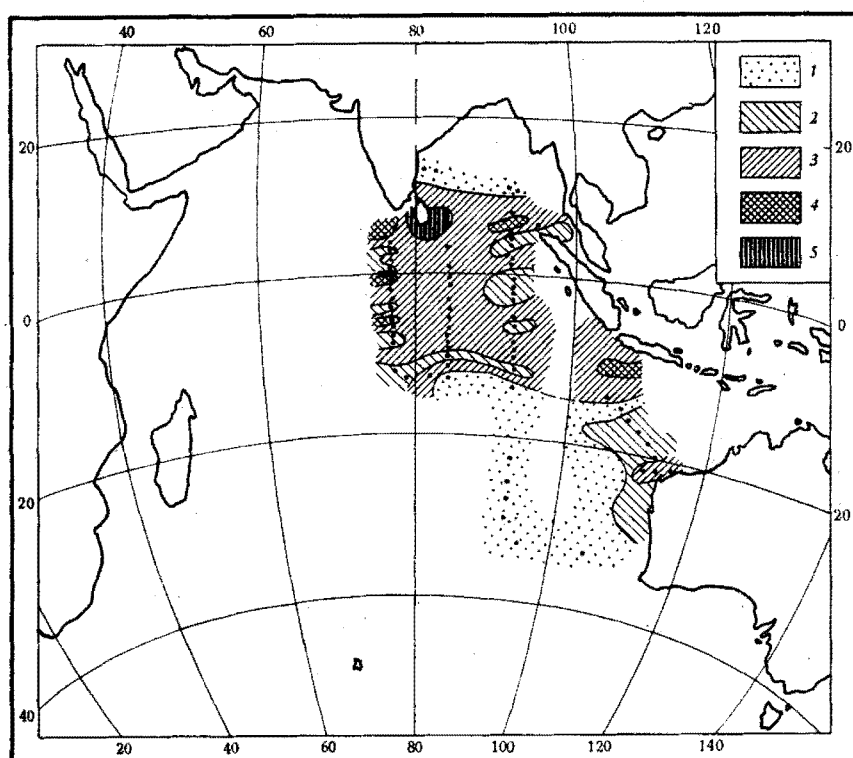


Рис. 14. Распределение *Abylopsis tetragona* (в экз/м³)

1 — 0; 2 — 1—10; 3 — 11—50; 4 — 51—100; 5 — >100

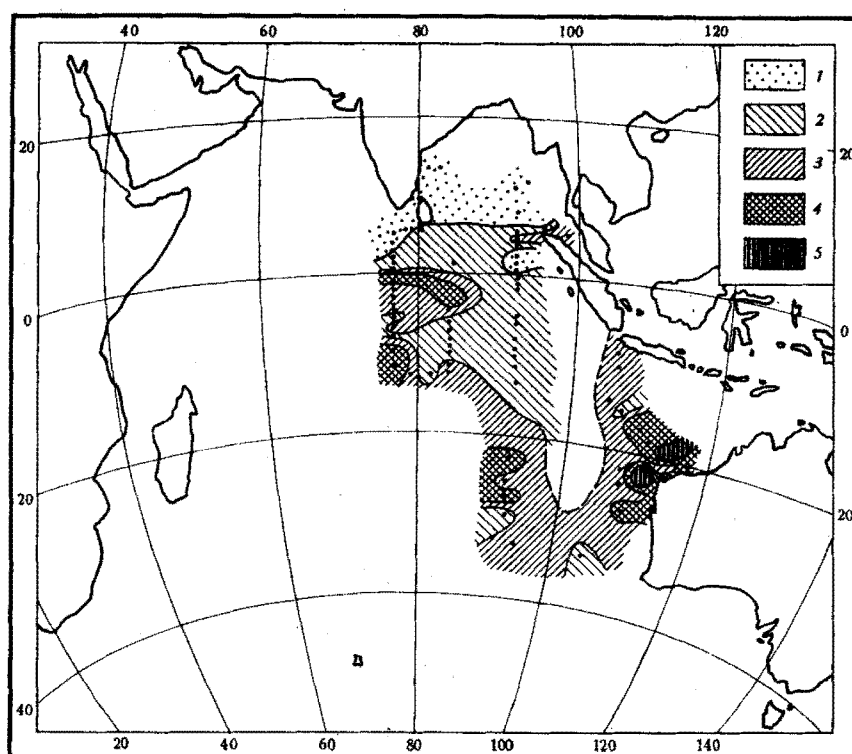


Рис. 15. Распределение *Eudoxoides spiralis* (в экз/м³)

1 — 0; 2 — 1—10; 3 — 11—50; 4 — 51—100; 5 — >100

берега на юг. Примером такого экваториального вида у сифонофор является *Abylopsis tetragona* (рис. 14). Дальненеритический вид (рис. 6) приурочен к нейтральным областям при расхождении Южнопассатного течения, связан с наиболее продуктивными водами и отсутствует в круговоротах экваториальных и центральных вод.

Основу численности сифонофор в районе исследования (в слое 0—200 м) составляют девять видов (рис. 7—15): *Abylopsis eschscholtzii* (частота встречаемости 95%), *Bassia bassensis*, *Eudoxoides mitra* (частота встречаемости 93%), *Diphyes bojani*, *Chelophyes contorta* (частота встречаемости 85%), *Eudoxoides spiralis* (частота встречаемости 82%), *Abylopsis tetragona* (частота встречаемости 78%), *Diphyes dispar* (частота встречаемости 76%) и *Chelophyes appendiculata* (частота встречаемости 70%).

Распространение отдельных видов достаточно пестро. По распределению по площади океана можно выделить несколько групп видов. Первая группа видов — *Abylopsis eschscholtzii* (рис. 7), *Diphyes bojani* (рис. 8) и *Chelophyes contorta* (рис. 9) — распространены в основном в круговороте экваториальных вод с максимумами численности, как и у всех сифонофор в целом. Их скопления приурочены к зонам подъема вод. Вторая группа видов — *Bassia bassensis* (рис. 10) и *Eudoxoides mitra* (рис. 11) — более или менее равномерно распределены в круговоротах экваториальных и центральных вод. Их скопления приурочены к зонам конвергенций или вблизи от них. Третья группа — *Diphyes dispar* (рис. 12) — отсутствует в круговороте центральных вод. Четвертая группа — *Chelophyes appendiculata* (рис. 13) и *Abylopsis tetragona* (рис. 14) — отсутствует в Бенгальском заливе. *Chelophyes appendiculata* имеет минимальную численность в наиболее продуктивном районе. *Abylopsis tetragona* отсутствует в круговороте центральных вод и вообще его распределение оказалось наименее зонально из всех изученных видов. Наиболее отлично из всех распределение олиготрофного вида *Eudoxoides spiralis* (рис. 15), который имеет довольно высокую численность в фаунистически бедных центральных водах.

Главная причина такого различного характера распределения видов, по-видимому, заключается в своеобразии гидрологии Индийского океана, где наблюдается сезонная смена ветров и течений, связанная с режимом муссонов, и в связи с этим — подвижность зон конвергенций. Возможно, когда линия конвергенции сдвигается в ту или иную сторону, сифонофоры все еще продолжают оставаться на прежнем месте. Следующая причина (Виноградов, Воронина, 1962) — расстояние между ближайшей дивергенцией и конвергенцией и их интенсивность. Если конвергенция находится на большом расстоянии от дивергенции или скорость меридионального переноса мала, то в зоне опускания вод может иметься максимум хищников, и в том числе сифонофор.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И СУТОЧНЫЕ МИГРАЦИИ

Значительное число исследований, посвященных изучению вертикального распределения планктона в тропических районах, достаточно ясно показало, что различия в гидрологических условиях накладывают существенный отпечаток как на вертикальное распределение видов вообще, так и на интенсивность их вертикальных миграций (Виноградов, Воронина, 1962, 1963, 1964; Виноградов, 1967, 1968; Цалкина, 1970).

Важным условием при исследованиях вертикального перемещения планктонных животных, и в частности сифонофор, является не только возможно более дробный облов, но и наличие стационарных условий, при которых ловы не только проводились бы на одном месте, в течение

суток, но и не происходило бы резкой смены гидрологических условий, и перемещения вод были бы незначительны. Такие условия были на суточной станции в море Сулу. В Индийском океане выбирались однородные по гидрологической структуре районы. Интенсивность миграций видов в том или ином районе рассчитывалась на основании осредненных данных по ночным и дневным станциям в каждом при осреднении как можно большего числа данных.

Нам удалось довольно подробно изучить особенности вертикального распределения и суточных миграций некоторых видов сифонофор на суточной станции в море Сулу и сравнить с особенностями их вертикального распределения и суточных миграций в Экваториальном районе Индийского океана. Эти два района, как уже говорилось, оказались схожими по гидрологическим условиям. Кроме того, в Экваториальном районе Индийского океана было сделано больше всего дневных и ночных станций по сравнению с другими изученными районами восточной части Индийского океана.

Популяция обычно бывает очень растянута по глубине. Поэтому более четкое представление о вертикальном распределении видов дает рассмотрение не всей популяции, а ее ядра.

Работами Мура с сотрудниками (Moore et al., 1953, 1963, 1966) и М. Е. Виноградова и Н. М. Ворониной (1962, 1964), М. Е. Виноградова (1968) и А. В. Цалкиной (1970) было показано, что глубина опускания нижней границы ядра популяций в значительной степени определяется температурой воды. Температура на глубине нахождения нижней границы ядер популяций одних и тех же видов в разных районах довольно постоянна. Температура на глубине дневного нахождения верхней границы ядра популяции колеблется гораздо больше и не может служить определяющим фактором.

Для Индийского океана были осреднены данные по всем сделанным в рейсе меридиональным разрезам. Сначала изотермы на каждом разрезе сглаживались путем осреднения скользящим методом, а затем было вычислено среднее для всех разрезов распределение температуры вдоль меридиана. На эти осредненные температуры мы нанесли дневное положение нижней границы ядер популяции некоторых видов (рис. 16). Из этого рисунка видно, что днем нижние границы ядер популяции большинства видов (кроме *Bassia bassensis* и *Chelophyes appendiculata*) находятся при близкой температуре в Экваториальном и Северо-восточном районах и при более низких температурах — в Южнотропическом. В Экваториальном и Северо-восточном районах нижние границы ядер популяций располагаются в середине, над или под слоем с максимальным температурным градиентом, который в этих районах одинаков и равен 0,08 градусов на метр. В Южнотропическом районе, где температурный градиент равен 0,04 градуса на метр, нижние границы ядер популяций у всех видов, кроме *Diphyes dispar*, расположены глубже.

По расположению ядер популяций были прослежены особенности вертикального распределения видов в разных районах океана, т. е. в водах различной гидрологической структуры (рис. 17). Как правило, в районах подъема вод (Северо-восточном, Экваториальном и Австралийском) ядра популяций большинства видов располагаются ближе к поверхности. В Южнотропическом районе эти виды занимают более глубокие слои, и ядра их популяций больше растянуты. В Яванском районе со сложными гидрологическими условиями, где зоны подъема и опускания вод находятся близко друг от друга, четких закономерностей не наблюдается.

Взятые средние значения растянутости ядер популяций изученных видов сифонофор также показали, что в прозрачных, бедных водах

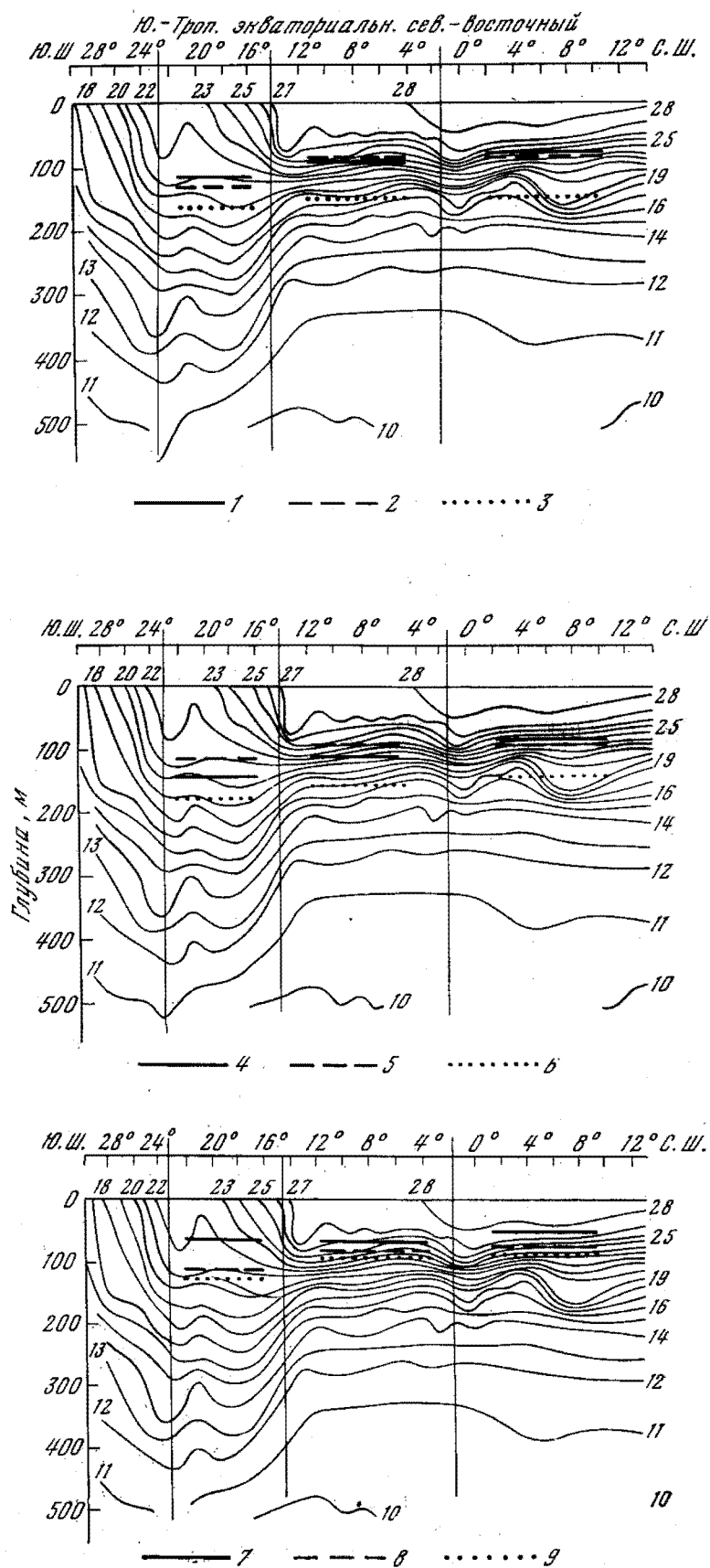


Рис. 16. Дневное положение нижней границы ядер популяции видов сифонофор
 1 — *Eudoxoides spiralis*; 2 — *E. mitra*; 3 — *Ch. appendiculata*; 4 — *A. eschscholtzii*; 5 — *A. tetragona*;
 6 — *B. bassensis*; 7 — *D. dispar*, 8 — *D. bojani*, 9 — *Ch. contorta*

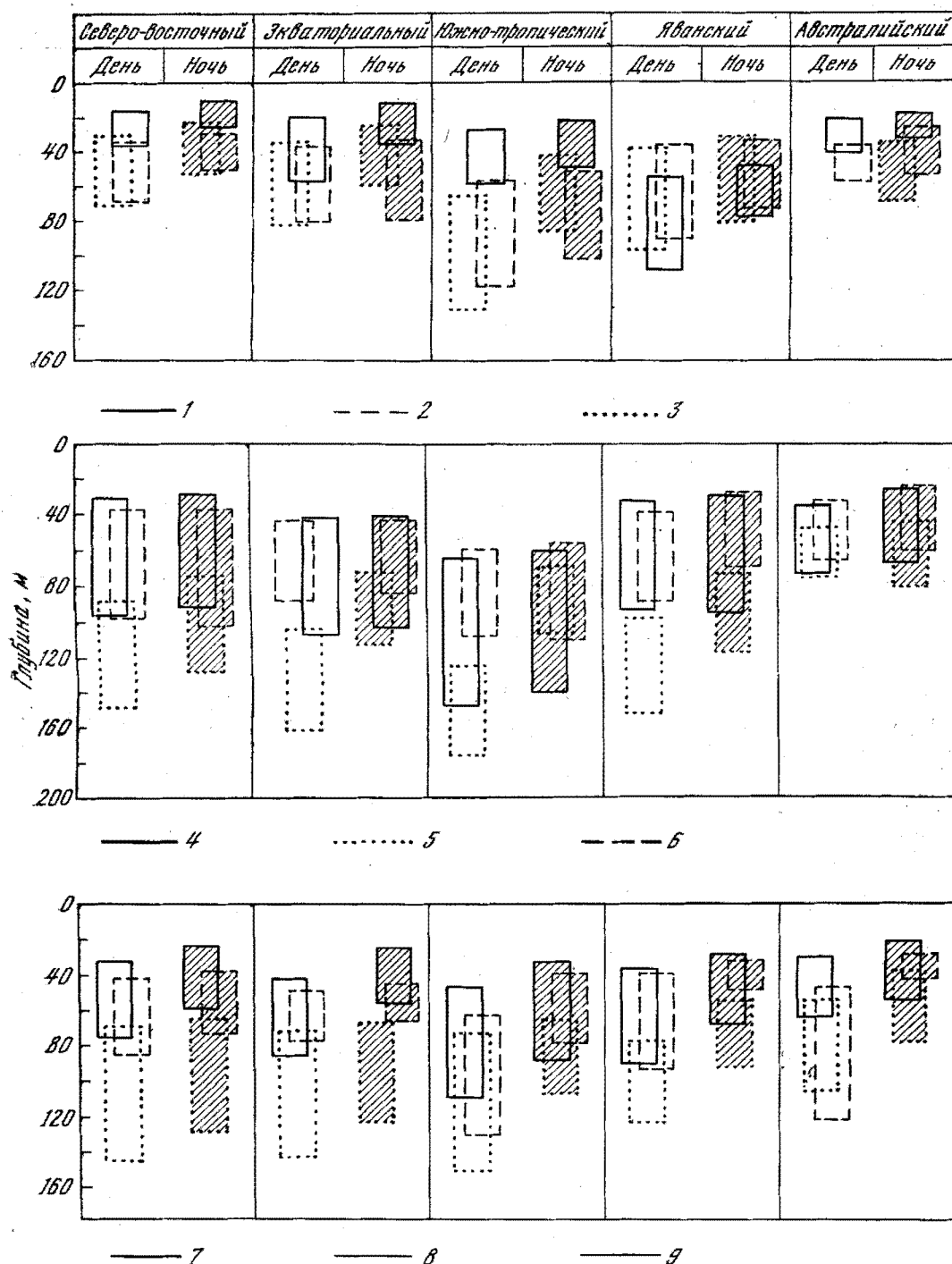


Рис. 17. Распределение по вертикали видов сифонофор в водах различной структуры
 1 — *D. dispar*; 2 — *D. bojanii*; 3 — *Ch. contorta*; 4 — *A. eschscholtzii*; 5 — *A. tetragona*; 6 — *B. bassensis*;
 7 — *E. spiralis*; 8 — *E. mitra*; 9 — *Ch. appendiculata*

Т а б л и ц а 2
Величины растянутости ядер популяций массовых видов в водах (в м) различных районов

Виды	Южнотропический		Северо-восточный		Австралийский	
	день	ночь	день	ночь	день	ночь
<i>Eudoxoides spiralis</i>	63	56	43	35	34	33
<i>Chelophyes appendiculata</i>	67	40	43	38	55	13
<i>Abylopsis eschscholtzii</i>	84	80	65	63	40	42
<i>Diphyes bojani</i>	59	51	36	21	20	28
<i>Chelophyes contorta</i>	67	44	40	28	—	35
<i>Diphyes dispar</i>	31	27	20	15	20	14
<i>Abylopsis tetragona</i>	50	37	60	54	27	37
<i>Bassia bassensis</i>	50	54	61	65	37	34
<i>Eudoxoides mitra</i>	76	50	76	64	52	42
Среднее	61	49	50	43	36	31

Южнотропического района растянутость ядер популяций наибольшая (табл. 2).

У сифонофор так же, как и у других групп планктонных животных (Moore et al., 1953, 1957; Цалкина, 1970; Воронина, 1972), растянутость ядра тем больше, чем глубже обитает вид. Эту закономерность мы проследим на примере 8 массовых видов сифонофор на суточной станции в море Сулу (рис. 18). Днем ближе всего к поверхности располагаются ядра популяций *Chelophyes contorta* (растянутость ядра 17 м), *Diphyes dispar* (растянутость ядра 15 м), *Lensia subtiloides* (растянутость ядра 18 м). Ночью ядра популяций этих видов тоже занимают самое верхнее положение. Растянутость ядер популяций ночью сокращается до 13 м (у *Chelophyes contorta*) и до 7 м (у *Diphyes dispar* и *Lensia subtiloides*).

Глубже всех днем расположены ядра популяций *Eudoxoides mitra* (растянутость ядра 30 м), *Lensia campanella* (растянутость ядра 17 м) и *Diphyes bojani* (растянутость ядра 25 м). Ночью ядра популяций этих видов тоже поднимаются к поверхности, но занимают более низкие глубины по сравнению с первыми (из рассмотренных) видами. Ночная растянутость ядра 20, 19 и 18 м соответственно.

Мы сравнили положение ядер популяций одних и тех же массовых видов на суточной станции в море Сулу и в Экваториальном районе Индийского океана (табл. 3). Как видно из этой таблицы, ядра популяций *Diphyes dispar* и *Chelophyes contorta* занимают самое верхнее положение и ночью, и днем в обоих районах. Самый глубокий слой занимает ядро популяций *Eudoxoides mitra*. У всех этих видов растянутость ядра ночью меньше, чем днем.

Сравнение этих двух сходных по гидрологическим характеристикам районов показало, что сохраняется общий порядок расположения по вертикали ядер популяций массовых видов, а также сходными оказались и некоторые другие характерные особенности вертикального распределения. Так, глубина нахождения ядер популяций, а также величина растянутости ядер популяций массовых видов в обоих исследованных районах оказались близкими. Это вполне понятно, так как рассеяние популяции по вертикали в первую очередь определяется такими факторами, как температура и освещенность. Естественно поэтому, что в

водах сходной гидрологической структуры все характерные особенности вертикального распределения будут практически одинаковыми.

Итак, вертикальное распределение сифонофор очень зависит от изменения гидрологических характеристик и мутности вод, и в водах различной гидрологической структуры глубина нахождения ядер популяций изученных массовых видов (в целом) различна. В Южнотропическом районе, где глубинные воды залегают глубоко, тот слой воды, где происходит миграция сифонофор, имеет небольшой градиент температуры (0,04 градуса на метр); продуктивность всего планктона мала, а прозрачность вод велика, изучаемые виды сифонофор распространены до больших глубин, чем в других районах.

В Экваториальном, Северо-восточном и Австралийском районах глубинные воды залегают ближе к поверхности, слой скачка температуры лежит на небольшой глубине, тот слой воды, где происходит миграция сифонофор, имеет высокий градиент температуры (0,08 градуса на метр); продуктивность планктона в связи с этим высока, а прозрачность вод мала. Соответственно уменьшается глубина распространения сифонофор.

Большинству видов тропического планктона, независимо от приуроченности ядер их популяций к определенным горизонтам, свойственна зависимость диапазонов вертикального распределения и положения максимума численности (которое соответствует положению 25 или 30%-ного уровня) от типа вод. Самое высокое положение максимума наблюдается на дивергенциях, в водах экваториальных течений оно глубже, а в центральных водах — наиболее глубоко (Гейнрих, 1961; Виноградов, Воронина, 1962, 1964; Виноградов, 1968; Цалкина, 1970).

Ниже мы рассмотрим положение 25%-ного уровня, считая что и у сифонофор оно связано с положением максимальной численности. На рис. 19 видно, что максимум численности сифонофор в различных водах лежит на разной глубине. Глубже всего он расположен в Южнотропическом районе, т. е. в фаунистически бедных, прозрачных централь-

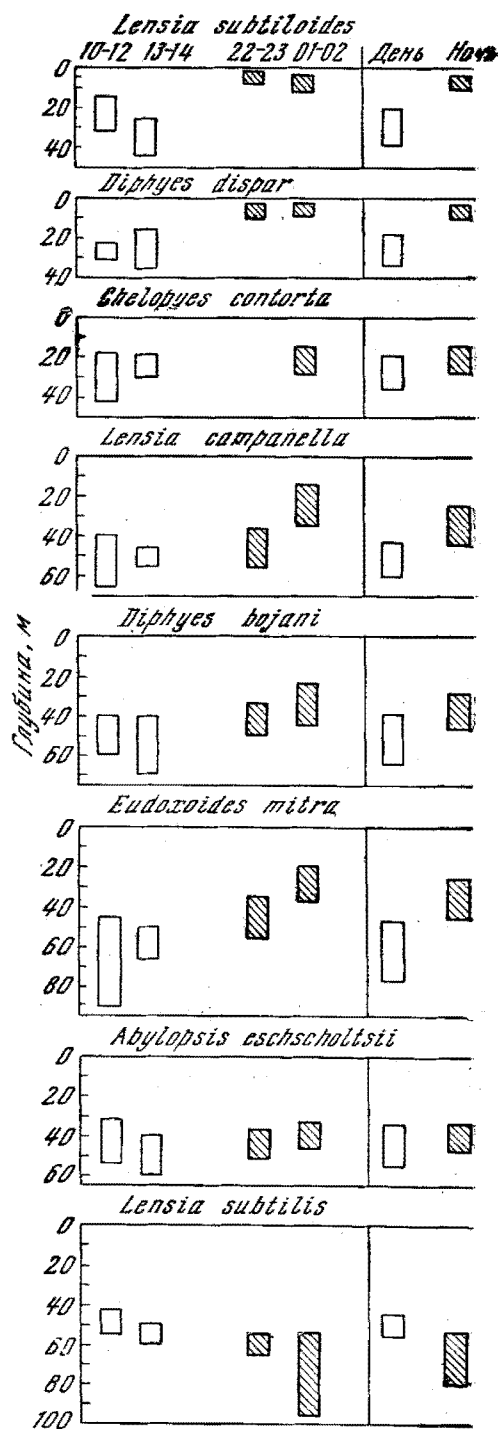


Рис. 18. Распределение по вертикали видов сифонофор в море Сулу

Таблица 3

Глубина нахождения ядер популяций массовых видов (в м) и величина растянутости ядер их популяций (в м) в водах сходной структуры

Вид	Глубина ядра популяции*, м		Растяннутость ядра, м		Глубина ядра популяции, м		Растяннутость ядра, м	
	день	ночь	день	ночь	день	ночь	день	ночь
	Море Сулу				Индийский океан			
<i>Diphyes dispar</i>	19—34	3—10	15	7	19—56	11—34	37	23
<i>Chelophyes contorta</i>	19—36	15—28	17	13	33—81	23—58	48	35
<i>Diphyes bojani</i>	40—65	30—48	25	18	35—79	32—77	44	35
<i>Abylopsis eschscholtzii</i>	36—57	35—49	21	14	41—107	40—103	66	63
<i>Eudoxoides mitra</i>	48—78	27—47	30	20	72—143	67—124	71	57

* Первая цифра — глубина положения 25%-ной границы распределения вида, вторая — 75%-ной границы.

ных водах с низким залеганием слоя скачка температуры и плотности и с малым градиентом температуры в слое воды, где происходит миграция сифонофор. Более верхнее положение максимума численности сифонофор отмечается в районах подъема вод и в прибрежных водах, т. е. там, где велика продуктивность всего планктона, прозрачность вод в связи с этим мала, слой скачка температуры и плотности лежит ближе к поверхности и высок температурный градиент в слое, где происходит миграция сифонофор.

Рассмотрев особенности вертикального распределения массовых видов сифонофор, мы можем заключить, что они — обитатели поверхностного слоя, и в глубже лежащих слоях их нахождения единичны. В связи с этим мы рассматриваем интенсивность перемещений массовых видов сифонофор по вертикали только в верхнем 100-метровом слое. Интенсивность миграций — $K_{100\%}$ (в процентах от максимально возможной интенсивности миграции при амплитуде 100 м) рассчитана по методу М. Е. Виноградова (1968). Результаты вычисленной интенсивности суточных вертикальных миграций на суточной станции в море Сулу приведены ниже.

Вид	$K_{100\%}$	Вид	$K_{100\%}$
<i>Abylopsis eschscholtzii</i>	5,0	<i>Lenia campanella</i>	23,3
<i>Diphyes bojani</i>	12,2	<i>Lenia subtiloides</i>	26,7
<i>Diphyes dispar</i>	16,5	<i>Eudoxoides mitra</i>	30,3
<i>Chelophyes contorta</i>	17,4	<i>Lenia subtilis</i>	18,0

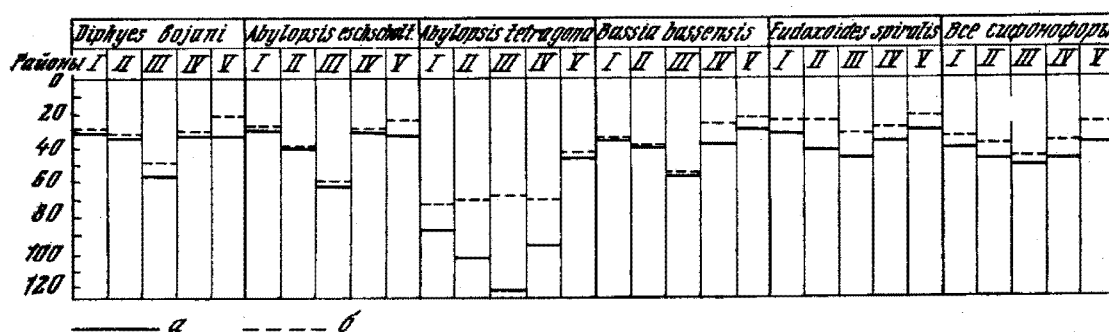


Рис. 19. Положение 25%-ной границы ядер популяций видов сифонофор в водах различной структуры

a — день; б — ночь; I — Северо-восточный район; II — Экваториальный; III — Южнотропический; IV — Яванский; V — Австралийский

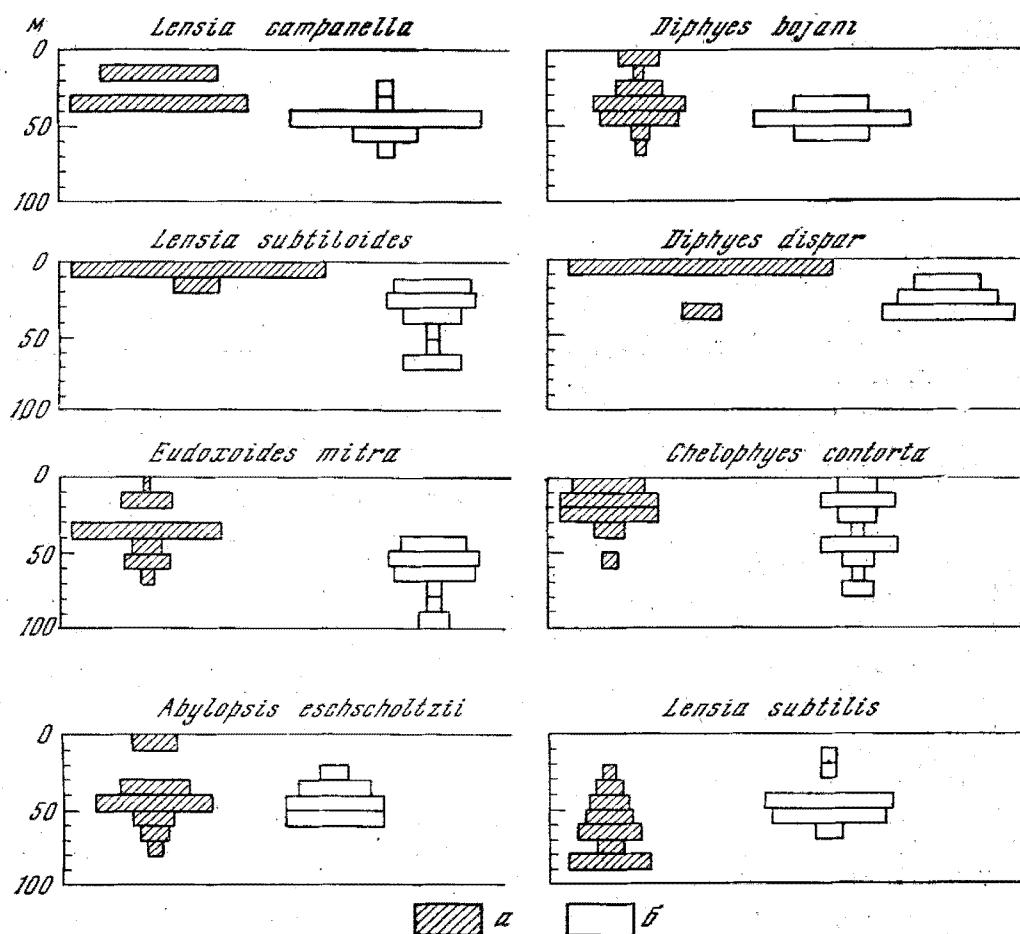


Рис. 20. Распределение по вертикали сифонофор в течение суток в море Сулу (по слоям, в % от общего количества сифонофор каждого вида в слое воды 0—500 м)
а — ночь; б — день

На основании полученных данных и согласно классификации А. В. Цалкиной (1970), для Cycloroida, исследованные виды сифонофор были разделены на три группы (рис. 20).

Виды, не мигрирующие

К этой категории видов мы отнесли *Abylopsis eschscholtzii*, для которого $K_{100\%} = 5\%$. Основная масса популяции этого вида круглосуточно находится в пределах 40—60 м. Максимальная концентрация *A. eschscholtzii* днем наблюдалась в слое 40—60 м (14 экз/м², т. е. 66% всей популяции), а ночью — в слое 40—50 м (18 экз/м², т. е. 45% популяции).

Виды, мигрирующие со слабой интенсивностью ($K_{100\%} = 12—20\%$)

К этой категории видов мы отнесли *Diphyes bojani*, *D. dispar* и *Chelophyes contorta*. Все эти виды совершают суточные вертикальные миграции обычного типа, опускаясь днем в более глубокие слои и поднимаясь ночью к поверхности. Максимальная концентрация *Diphyes bojani* днем наблюдалась в слое 40—50 м (15 экз/м², т. е. 52% популяции), а ночью — в слое 30—40 м (18 экз/м², т. е. 30% популяции).

Максимальная концентрация *Diphyes dispar* днем была в слое 30—40 м (4 экз/м², т. е. 44% популяции), а ночью — в слое 0—10 м (27 экз/м², т. е. 87% популяции).

Максимальная концентрация *Chelophyes contorta* днем наблюдалась в слое 40—50 м (15 экз/м², т. е. 25% популяции), а ночью — в слое 10—30 м (28 экз/м², т. е. 64% популяции).

**Виды, совершающие суточные миграции
значительной интенсивности ($K_{100\%}$ = более 20%)**

К этой категории мы отнесли *Lensia campanella*, *Lensia subtiloides* и *Eudoxoides mitra*.

Максимальная концентрация *Lensia campanella* днем была в слое 40—50 м (12 экз/м², т. е. 63% популяции), а ночью — в слое 30—40 м (3 экз/м², т. е. 60% популяции).

Максимальная концентрация *Lensia subtiloides* днем была в слое 20—30 м (8 экз/м², т. е. 29% популяции), а ночью — в слое 0—10 м (33 экз/м², т. е. 85% популяции).

Максимальная концентрация *Eudoxoides mitra* днем была в слое 50—60 м (12 экз/м², т. е. 30% популяции), а ночью — в слое 30—40 м (62 экз/м², т. е. 51% популяции).

Последний из изученных видов — *Lensia subtilis* имеет максимальную концентрацию днем в слое 40—50 м (9 экз/м², т. е. 43% популяции), а ночью опускается в глубже лежащие слои и имеет максимум концентрации в слое 80—90 м (14 экз/м², т. е. 27% популяции). Похоже, что этот вид, во всяком случае в районе исследования, имеет инвертированную миграцию.

Интересно было посмотреть, как и насколько отличается интенсивность суточных вертикальных миграций одних и тех же видов сифонофор в двух близких по гидрологическим характеристикам районах — в море Сулу и в Экваториальном районе Индийского океана.

Оказалось, что и в Экваториальном районе Индийского океана у тех же массовых видов сифонофор величина интенсивности миграции в верхних 100 м оказалась очень близкой (табл. 4).

На рис. 21 представлено распределение по вертикали популяций некоторых видов сифонофор днем и ночью (по слоям, в процентах от общего количества сифонофор каждого вида в столбе воды 0—100 м). Здесь изображена суточная миграция тех видов, основная масса популяций которых держится в верхнем 100-метровом слое (в Экваториальном районе Индийского океана).

Максимальная концентрация *Diphyes bojani* днем находилась в слое воды 50—100 м (14 экз/м², т. е. 57% всей популяции), а ночью — в слое 25—50 м (6 экз/м², т. е. 40% популяции).

Diphyes dispar на всех дневных станциях в этом районе океана ни разу не был обнаружен на горизонте 25—50 м. Его максимальная концентрация днем была в верхнем горизонте 0—25 м (1,3 экз/м², т. е. 54%

Таблица 4
Интенсивность суточных вертикальных миграций ($K_{100\%}$) видов, общих для вод
моря Сулу и Экваториального района Индийского океана

Вид	Море Сулу	Экватори- альный район Индийского океана	Вид	Море Сулу	Экватори- альный район Индийского океана
<i>Diphyes bojani</i>	12,2	8,3	<i>Lensia campanella</i>	23,3	20,6
<i>Diphyes dispar</i>	16,5	11,0	<i>Lensia subtiloides</i>	26,7	38,0
<i>Chelophyes contorta</i>	17,4	14,7	<i>Abylopsis eschscholtzii</i>	5,0	0,3
<i>Eudoxoides mitra</i>	30,3	25,3			

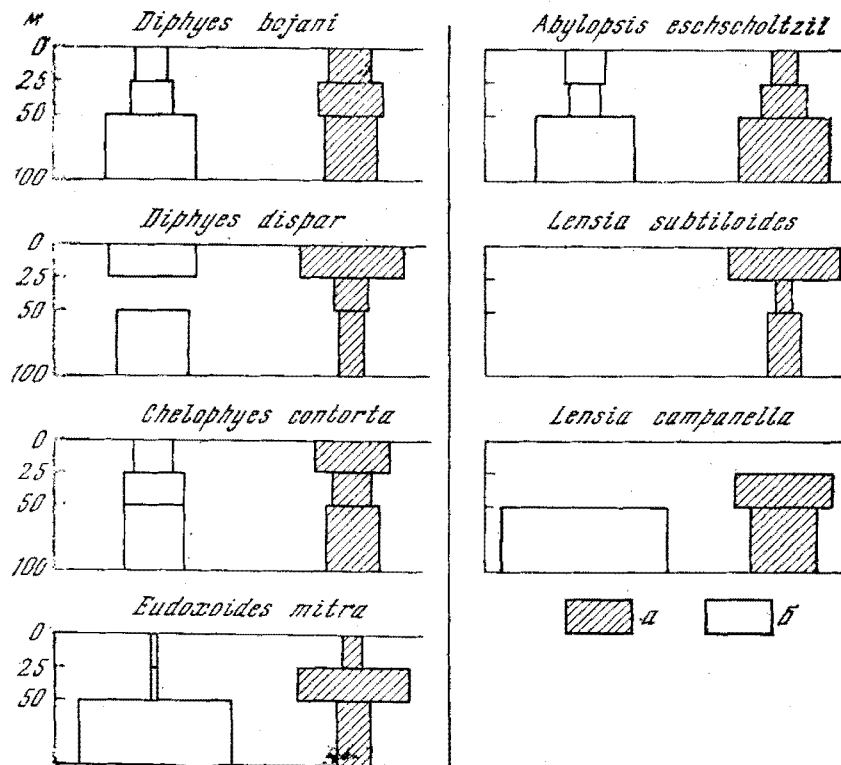


Рис. 21. Распределение по вертикали сифонофор в течение суток в Экваториальном районе Индийского океана (по слоям, в % от общего количества сифонофор каждого вида в слое воды 0—100 м)

а — ночь; б — день

популяции), а ночью — тоже в слое 0—25 м, но наблюдается увеличение численности более чем вдвое (3 экз/м², т. е. 63% популяции).

Chelophyes contorta днем более или менее равномерно распределена по всем горизонтам в верхних 100 м. На горизонтах 25—50 м и 50—100 м днем ее концентрация была по 4 экз/м², что в сумме составило 72% популяции. Ночью же наблюдается увеличение ее концентрации в слое 0—25 м (10 экз/м², т. е. 45% популяции).

Eudoxoides mitra днем имела максимальную концентрацию в слое 50—100 м (24 экз/м², т. е. 92% популяции), а в ночные часы максимум ее концентрации в слое 25—50 м (21 экз/м², т. е. 68% популяции).

Lensia campanella аналогично распределена в Экваториальном районе. Правда, этот вид вовсе отсутствовал днем в верхних 50 м и имел 100%-ный максимум в слое 50—100 м. Ночью максимальная концентрация наблюдалась в слое 25—50 м (1,5 экз/м², т. е. 60% популяции). В ночные часы в слое 0—25 м этот вид также не обнаружен.

Lensia subtiloides днем вообще не встречена во всем 100-метровом слое воды, а ночью максимальная концентрация наблюдается в верхнем слое 0—25 м (0,7 экз/м², т. е. 70% популяции). Максимальная концентрация *Abylopsis eschscholtzii* и днем и ночью была в слое 50—100 м (26 экз/м² — 59% популяции днем и 19 экз/м² — 56% популяции ночью).

К сожалению, *Lensia subtilis*, показавшая в море Сулу инвертированный тип миграции, в Экваториальном районе Индийского океана встречалась очень редко, что не дало возможности оценить ее миграцию.

Таким образом, все особенности перемещения по вертикали популяций изученных видов в течение суток оказались очень сходными в

обоих районах. Вид, не обнаруживший суточную миграцию (*Abylopsis eschscholtzii*), виды, мигрирующие со слабой интенсивностью (*Diphyes bojani*, *D. dispar*, *Chelophyes contorta*), и виды, совершающие суточные миграции значительной интенсивности (*Lensia campanella*, *L. subtiloides* и *Eudoxoides mitra*), имели в этих двух районах одни и те же характеристики. Глубина нахождения слоев, максимальная концентрация в течение суток у видов, общих для обеих акваторий, практически одни и те же (принимая во внимание разную дробность облова). Значения интенсивности миграций этих видов оказались очень близкими.

Близкие величины интенсивности миграций и прежде наблюдались у мигрирующих видов некоторых других групп планктонных животных в водах со сходной гидрологической структурой в Тихом и Индийском океанах: М. Е. Виноградовым и Н. М. Ворониной (1962, 1964) — для Calanoida, А. В. Цалкиной (1970) — для Cyclopoida. Для сифонофор эта закономерность указывается впервые. Вероятно, она будет справедлива для многих групп планктонных животных.

ВЫВОДЫ

1. Наибольшую численность большинство видов сифонофор имеет к югу от островов Шри Ланка и Ява, у северо-западной Австралии и на экваторе. Наиболее отлично распространение *Eudoxoides spiralis*, показавшего высокую численность в бедных центральных районах.

2. Большинство изученных сифонофор — мелководные животные. Они обитают в верхнем 100-метровом слое и в его пределах совершают суточные миграции. Выделяются виды, совершающие суточные миграции разной интенсивности, и вид, практически не мигрирующий (*Abylopsis eschscholtzii*).

3. Максимальная интенсивность миграций наблюдается в малопродуктивных районах с глубоким залеганием слоя скачка температуры (центральные воды). В Экваториальной зоне, в районах подъема вод, в мутных водах с высоким положением слоя скачка температуры интенсивность миграций снижается. Самое высокое положение максимальной численности сифонофор наблюдается на дивергенциях, самое низкое — в центральных водах.

4. Интенсивность миграций, а также характерные особенности вертикального распределения сходны в водах однотипной гидрологической структуры в Индийском океане и море Сулу. Одни и те же виды в этих двух районах имели близкие величины интенсивности миграций. Сохранялся общий порядок расположения по вертикали ядер популяций массовых видов. Глубина нахождения ядер популяций и величина растянутости ядер близки.

ЛИТЕРАТУРА

- Арсеньев В. С. 1971. Отчет о работе гидрологического отряда. Отчет о работах 50-го рейса нис «Витязь», т. 1.
- Беклемишев К. В. 1969. Экология и биогеография пелагиали. М., «Наука».
- Виноградов М. Е. 1967. Вертикальное распределение зоопланктона в Тихом океане. Биология Тихого океана, кн. 1. М., «Наука».
- Виноградов М. Е. 1968. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М., «Наука».
- Виноградов М. Е., Воронина Н. М. 1962. Некоторые черты распределения зоопланктона северной части Индийского океана. — Труды Ин-та океанол. АН СССР (ИОАН), 58.
- Виноградов М. Е., Воронина Н. М. 1963. Распределение планктона в водах экваториальных течений Тихого океана. — Труды ИОАН, 71.
- Виноградов М. Е., Воронина Н. М. 1964. Некоторые особенности распределения планктона в водах экваториальных течений Тихого и Индийского океанов. — Океанологические исследования, № 13.

- Voronina N. M. [Воронина Н. М.] 1972. The spatial structure of interzonal copepod populations in the Southern Ocean.— *Marine Biol.*, 15, № 4.
- Гейнрих А. К. 1961. О вертикальном распределении и суточной миграции копепод в районе к юго-востоку от Японии.— *Труды ИОАН*, 51.
- Иванов Ю. А., Нейман В. Г. 1965. Фронтальные зоны Южного океана.— Сб. «Антарктика». Докл. Межведом. комисс. по изучению Антарктики. М., «Наука».
- Маргулис Р. Я. 1971. Сифонофоры Атлантического океана (Видовой состав и распределение). Канд. дисс. М., МГУ.
- Маркина Н. П. 1974. Планктон приавстралийских вод Индийского океана. Канд. дисс. М., МГУ.
- Нейман В. Г., Филошкин Б. Н., Щербинин А. Д. 1966. Структура и циркуляция вод восточной части Индийского океана в период летнего муссона.— *Океанологические исследования*, № 15.
- Суханова И. Н. 1962. Распределение биомассы планктона в северо-восточной части Индийского океана.— Отчет 35-го рейса нис «Витязь», т. 1.
- Суханова И. Н. 1969. Фитопланктон северной части Индийского океана. Канд. дисс. ИОАН. М.
- Цалкина А. В. 1970. Особенности распределения Cyclopoida (Copepoda, Crustacea) в тропических районах Тихого и Индийского океанов. Канд. дисс. М., ИОАН.
- Щербинин А. Д. 1962. Структура фронтальной зоны северо-восточной части Индийского океана в период летнего муссона.— Отчет 35-го рейса нис «Витязь», т. 1.
- Щербинин А. Д. 1971. Структура и циркуляция вод Индийского океана. Канд. дисс. М., ИОАН.
- Barham E. G. 1963. Siphonophores and the deep scattering layer.— *Science*, 140, N 3568.
- Moore H. B. 1953. Plankton of the Florida Current. II. Siphonophora.— *Bull. Marine Sci. Gulf. and Caribbean*, 2 (4), 559—573.
- Moore H. B., O'Berry D. L. 1957. Plankton of the Florida Current. IV. Factors influencing the vertical distribution of some common copepods.— *Bull. Marine Sci. Gulf. Carif.*, 7, N 4.
- Moore H. B., Foyo M. 1963. A study of temperature factor in twelve species of oceanic copepods.— *Bull. Marine Sci. Gulf. and Caribbean*, 13, N 4.
- Moore H. B., Roehr M. G. 1966. Nut values of temperature, illumination and pressure for a series of oceanic copepods.— *Bull. Marine Sci.*, 16, N 2.
- Pugh P. R. 1974. The vertical distribution of the siphonophores collected during the SOND. cruise, 1965.— *J. Marine Biol. Assoc.*, 54, 1.
- Rochford D. J. 1962. Hydrology of the Indian Ocean. II. Austral. J. Marine and Freshwater Res., 13, N 3.
- Tchernia P., Lacombe H., Gibout P. 1958. Sur quelques nouvelles observations hydrologiques, relatives à la région équatoriale de l'océan Indien. Com. centr. oceanogr. études des côtes.— *Bull. inform.*, Ann. 10, N 3.
- Wyrtki K. 1962. The upwelling in the region between Java and Australia during the South-East monsoon.— *Austral. J. of Marine and Freshwater Res.*, 13, N 3.

DISTRIBUTION OF SIPHONOPHORES IN THE EASTERN PART OF THE INDIAN OCEAN

E. I. Musaeva

Summary

Quantitative horizontal distribution of siphonophores is considered. The maximum numbers of siphonophores were observed in the regions of the largest biomass of the plankton (to the south from Ceilon and Java islands and also along the equator). The region of minimal quantities of the siphonophores is situated in the central waters of the ocean. Quantitative distribution of individual dominant species of the group as a rule was similar to this general scheme. Only one species *Eudoxoides spiralis* was numerous in the central waters of the ocean.

Vertical distribution and diurnal migrations of siphonophores in the Indian ocean and on the diurnal station in the Sulu sea are also considered. Vertical distribution of siphonophores and the vertical position of their maximal quantities show a good correlation with different types of water masses. All the dominant species are inhabiting the upper 100-m level of water and their diurnal migrations of different intensity are entirely limited within the boundaries of this upper layer.

Musayeva, B.1. 1976.
Distribution of siphonophores in the eastern part of the Indian Ocean.
Trudy Inst. Okean, E, 171-197.

Until recent times a fairly large group of plankton - the siphonophores - had been only very poorly studied. Hitherto research on the group had concentrated on systematics, taxonomy, morphology, anatomy and phylogeny as well as the ontogeny of individual species. Recently studies have appeared on their biogeography (Margulis, 1971), on their role in scattering layers (Barham, 1963); and on the vertical distribution of some species (Moore, 1953; Pugh, 1974). But in this respect the Indian Ocean has been completely ignored.

The present work surveys the quantitative horizontal and vertical distribution of siphonophores in the Indian Ocean and their determining factors.

MATERIAL AND METHODS

The material used in our researches is derived from collections of plankton obtained in the course of cruise 35 of the RS Vityaz in the eastern Indian Ocean between July and November 1962, during the summer monsoon season. Plankton catches were also studied from cruise 50 by the RS Vityaz at the 24-hour station 6490 (8°22'S, 120°24'E) between 21st and 26th July 1971 in the Sulu Sea where the distribution of hydrological characteristics in the upper 500 metre layer of water and the plankton composition do not differ substantially from those of the equatorial regions of the ocean (fig.1).

Siphonophores were selected from the samples of plankton caught with a Juday ocean net which has an opening 80cm in diameter, a 113mm filter cone and a No. 38 milling sieve.

In the Indian Ocean the plankton catches were carried out at standard depths down to 500m (0-25, 25-50, 50-100, 100-200 and 200-500m). At the 24 hour station in the Sulu Sea the upper 500 metre layer of water was sampled at more precise intervals: down to 150m every 10 metres, and then in layers - 150-200m, 200-300m, 300-400m and 400-500m. Such precise sampling permits a clearer picture of the vertical distribution of siphonophores inhabiting basically the fairly narrow surface layer of the ocean.

The total sample preserved in a 470 formalin solution, was studied under a binocular microscope in a Bogorov chamber. The species composition was determined and an account made of the quantity of individuals making up the siphonophore colonies. As complete colonies in fixed samples are rarely encountered, the numbers of examples of each type (pneumatophore, nectophores, bracts, gonophores, etc) of individuals in the sample were counted. Altogether 353 samples from 84 stations in the Indian Ocean and 77 samples from the 24 hour station in the Sulu Sea were processed.

To characterise the horizontal distribution of siphonophores the number of individuals under 1 sq. metre in a column of water from 0 to 200m was calculated.

In studying the peculiarities of the vertical distribution and 24 hour migration of siphonophores at each station (or for each series of catches at the 24 hour station in the Sulu Sea) a level by level calculation of the number of individuals of each of the species under consideration was made as a percentage of their total over the whole depth range of sampling. In examining the features of the vertical distribution of species in the Indian

Ocean in each region with a homogenous hydrological structure "day" and "night" stations were differentiated. Then average values were calculated for each region for "day" and "night" separately. The daytime stations were those occupied from 06.00 to 18.00 hrs. and night time stations those occupied from 19.00 to 05.00hrs.

A more precise representation of the vertical distribution of species is given not by an examination of the whole population but of its nucleus. If 100% is taken as the number of individuals in the total depth range sampled then the 25% level is the depth above which 25% of all siphonophores were caught (or 25% of individuals of one species), and the 75% level the depth above which 75% of all siphonophores (or 75% of individuals of one species) were caught. The part of the population present between those depths at which 25% and 75% of individuals are found in the whole column of water being samples, i.e. 50% of the population, is regarded as the nucleus of the population (Moore, 1953; Moore et al., 1957, 1963; Vinogradov, Voronina, 1964; Vinogradov, 1968). The distance between these two levels is the range of the nucleus of the population.

The species composition in the Indian Ocean and the Sulu Sea proved to be almost the same. In the main, studies were carried out on the distributional features of the common species. Common species were those species with an average density for the whole region being studied of not less than 0.03 no.m^{-3} (averaged for the depth range 0 to 500m). In total, detailed studies were made of the distribution features of 12 species of calyphophores.

Hydrological Characteristics of the Regions being Researched.

For the period of the summer monsoon V.G. Neiman, B.N. Filyushkin, A.D. Shcherbinin (1962) and A.D. Shcherbinin (1971) isolate the following basic zones of convergence and divergence of waters of the eastern part of the Indian Ocean (fig. 2):

- 1) Zone of northern tropical divergence (5° - 2° N);
- 2) Zone of equatorial convergence (in the westernmost equatorial part of the area of water being studied;
- 3) Zone of southern tropical divergence between the Monsoon and the Trade Wind Currents (appr. along 5° S);
- 4) Zone of southern subtropical convergence on the southern periphery of the Trade Winds Current;
- 5) Zone of subtropical divergence (appr. along 18° S);
- 6) Zone of subantarctic divergence (appr. along 30° S).

A temperature-salinity plot (fig. 3) showed that the southern part of a section along 91° E (stations 5198-5200) lies in a region of intensive vertical movement of water which is the periphery of the zone of subtropical divergence. Considerable evaporation of the water takes place at the surface. The TS curve for station 5198 which is in this area is characterised by the absence of a thermocline layer. Water sinking forms a layer with constant temperature and salinity gradients down to a depth of about 600m.

The TS curve at station 5199 is an index of a transient water type, and at station 5200 the structure of the southern tropical region is clearly reflected. Surface waters sinking in the zone of south subtropical convergence spread to the north as a subsurface layer of increased salinity (35.5-35.8‰) at a depth of 100 to 300m. Antarctic intermediate water with reduced salinity (34.3‰) occupies a layer from 900 to 1500m. In

the section along 91°E this structure can be traced as far as $10\text{--}12^{\circ}\text{S}$. Its northern boundary is the equatorial zone which crosses the whole ocean following the lines of latitude. This zone divides the eastern part of the ocean into two large regions with differing thermohaline structure. The TS curves for this zone (stations 5211 and 5270) indicate several maxima of salinity of which the basic ones lie at a depth of about 100 and 300m.

The water structure of the Bay of Bengal to the north of the equatorial zone is determined by the penetration of water with a high salinity from the Arabian Sea. Owing to the fact that the eastern transfer during the summer monsoon is predominant in the northern latitudes almost the whole water column of the ocean in the equatorial region consists of water with high salinity (although lower than in the southernmost waters) for the uppermost layers. Typically for this region the TS curve at station 5233 indicates significant vertical salinity gradients in the upper 100-125m layer. The penetration of Antarctic intermediate water north of the equatorial zone is noted. The minimum salinity level on the TS curve at station 5211, which lies north of the equatorial zone, has its origin in the Antarctic.

Proceeding from a subdividing of the whole eastern part of the ocean into three regions differing sharply in their temperature-salinity structure two basic frontal zones are distinguished i.e. zones where the maximum horizontal gradients of the properties of sea water occur (Ivanov, Neiman, 1965).

The north frontal zone running along the latitude lines is positioned in the deep stream of the Trade Wind Current at the boundary of the two zones roughly at $7\text{--}8^{\circ}\text{S}$.

The south frontal zone which also is chiefly zonal in character, lies in the area of the South Indian Ocean Current running approximately along $22\text{--}23^{\circ}\text{S}$. Taking into account the peculiarities of the hydrology of the eastern part of the Indian Ocean the part of it being studied was provisionally divided by us into six regions (v. fig.1).

The first four regions - north east region of waters from the Arabian Sea, the equatorial region, the south tropical region and the south subtropical region - are taken from A.D. Shcherbinin's (1962, 1971) data based on isolating definite water masses, while the Java and Australian regions were distinguished according to data provided by Rochford (1962) since A.D. Shcherbinin ignored the inshore areas.

1. The north east region of waters of the Arabian Sea includes the Bay of Bengal, the Andaman Sea and the neighbouring part of the Indian Ocean to $0\text{--}2^{\circ}\text{S}$. A characteristic TS curve for this area is that of station 5233 (v. fig.3) with an abrupt freshening of water on the surface.

2. The northern edge of the equatorial region borders on the south of the former region while its southern boundary runs roughly along 14°S . A characteristic TS curve is at station 5211 i.e. having little change of salinity with depth.

These two regions (1 and 2) are notable for having a layer of deep water at a shallow level and being rich in biogenic elements. In this area a strong wind and wave disturbance can aid upwelling of water and the enrichment of the surface levels with biogenic elements on the basis of which a mass development of phytoplankton occurs, followed by that of zooplankton.

3. The south tropical region to the south of the equatorial region and reaching roughly as far as 21°S , i.e. in the central waters, is characterised by the TS curve at station 5270 and is similar to the equatorial region. However, at this point the thermocline

and halocline have relatively smaller gradients.

4. The south subtropical region borders the former on the south and is characterised by the TS curves at stations 5198-5200. These are waters with an intermediate maximum of salinity of more than 35‰.

These two regions (3 and 4) lie to the south of the frontal zone which in the summer period runs approximately along 14-16°S and acts as a barrier to the penetration northwards of the Antarctic intermediate waters lying deeper than 500m (Tchernia et al, 1958). At the surface is the zone of convergence between the course of light west winds and the West Wind Drift. The whole region situated to the south of the convergence is noteworthy for the low level of the thermocline which makes it difficult for waters rich in biogenic elements to be introduced into the turbulent mixing. Both regions stand out as being poor in plankton.

5. The Australian region is bordered on the east by Australia and in the west borders the south tropical and the south subtropical regions. This region lies in the sphere of influence of waters of differing origins : low salinity waters from the north and the high salinity waters of the south Indian Ocean Current. The highest isohaline (35,8‰) does not reach the shore while the isotherms in the meridional section cut across the surface of the ocean, i.e. the water temperature drops to the south. The TS curve is similar to that at station 5198 (south subtropical region).

6. The Java region occupies the water area from Java to Australia. The surface water is freshened (34.2 - 35.)‰) while the temperature is rather high (25-28°C) dropping gradually to the south.

This region, where the south equatorial current is formed, is characterised by a rather complex water structure. Here is observed the upwelling of deep water to the surface. The location of the upwelling zone and its intensity change under the influence of the local monsoon water circulation. During the peak period of the south east monsoon (May to September) the main area of upwelling is situated to the south of Java and Sumbawa, i.e. along the right flank of the south equatorial current . Wyrski (1962) establishes the upwelling velocity during this period as being equal to $50 \cdot 10^{-5}$ cm per sec. The upwelling area in the season is about 400 miles broad and 1200 miles long. During the north west monsoon season the Java inshore current develops along the south coast of Java while the South Equatorial Current moves to the south. The upwelling develops at the boundary of these two currents but as a rule is weaker than during the south east monsoon.

In the Sulu Sea the currents around the 24 hour station 6490 are weak. In the upper layer down to 30m they run north and north east; deeper down they are predominantly north westerly (Arseniev, 1971).

Lacking a free water exchange with the ocean the Sulu Sea has formed a completely individual vertical hydrological and hydrochemical structure. The sill depth, of the order of 250-500m, determined the initial temperature and salinity values.

The temperature changes roughly from 29° at the surface to nearly 12° at 500m (v. fig. 3). The greatest temperature gradients lie in the layer from 50 to 200m. Salinity increased from 33.3-33.8‰ on the surface to a maximum of 34.5‰ at a depth of about 200m. Deeper down it remains almost constant.

The temperature-salinity analysis revealed that the TS curve at this 24 hour station is similar to the TS curve of the equatorial region of the area of the Indian Ocean in that

the salinity in both cases changes little with depth.

HORIZONTAL DISTRIBUTION

The literature on the siphonophores of the Indian Ocean contains practically nothing on their quantitative distribution, their areas of concentration or features of the distribution of the individual species. In the first instance of course this is due to the difficulty of calculating the numbers of siphonophores. At the same time data on the quantitative distribution of siphonophores are necessary and important for the understanding of the general picture of the distribution of plankton as siphonophores are an important group in the food chain - they are plankton predators.

The horizontal distribution of siphonophores in the layer 0 to 200m (fig. 4) in general corresponds to the distribution of the total biomass of net plankton (fig.5). In comparing these two maps one notes the rich northern areas and the poor southern areas. The same areas stand out both by their large biomass of plankton and by the high number of siphonophores.

To the north of the frontal zone, in the area of south tropical divergence, the biomass of plankton increases to $0.1 \text{ cm}^3/\text{m}^3$ while north of the equator in the southern area of the Gulf of Bengal there is an extensive region with a high biomass of plankton - above $0.2 \text{ cm}^3/\text{m}^3$. The southern boundary of this area corresponds well with the position of the north tropical divergence. Here, too, we note the highest numbers of siphonophores. To the south of Sri Lanka the number of siphonophores in the 0-200m layer was the maximum for the whole area studied (1320 no./m^2).

Other areas of concentration may be noted: near the equator, to the south of the equatorial convergence - 1100 no./m^2 - to the south of Java - 1115 no./m^2 - and off north west Australia.

The area with the smallest concentration of siphonophores is situated within the region of low plankton biomass, to the south: of the north frontal zone, which during the summer season runs along $14-16^\circ\text{S}$. The numbers of siphonophores in this poor area were $42-98 \text{ no./m}^2$ while at the southernmost station 5193 the smallest number of siphonophores was noted - 15 no./m^2 .

The material covered by the study revealed 59 species of siphonophore from eight families: Physophoridae, Athorybiidae, Agalmidae, Hippopodiidae, Prayidae, Diphyidae, Clausophyidae, Abylidae. The number of species of siphonophores in the eastern part of the ocean, in the regions with different water movements were, in the north eastern area of the Arabian Sea: 56; the equatorial : 45; south tropical : 27; south subtropical: 19; Australia : 25; Javan: 31.

The largest number of species is recorded in the north eastern area of water in the Arabian Sea and the equatorial region, i.e. in areas of upwelling where the number of siphonophores is also large.

The smallest number of species is noted in the waters of the south subtropical area which is poor in fauna and where there is also a small number of siphonophores. A relatively large number of species is noted in the area around Java as it appears to form a kind of continuation of the rich equatorial region. Similarly the Australian region is like that of the south tropical region in the number of species. An increase in the number of species coincides with an increase of the total quantity of zooplankton and phytoplankton alike (Sukhanova, 1969).

From the point of view of biogeography all the area under study lies within the area of tropical zoogeography and so the majority of species being studied are distributed over the whole area studied. However, individual regions differ in their conditions and for that reason the quantitative development of species in different locations appears not to be identical.

Table 1 is a list of species according to region and indicates their biogeographical affiliation shown according to terminology used by K.V. Beklemishev (1969). The widely distributed tropical species are encountered over the whole tropical area of the ocean i.e. in the zones of the equatorial and central waters. The southernmost finds of some of these species of this group lie in the Subantarctic outside the scope of research of our region. Some of them are even found in littoral areas - Java and Australia - but others are not perhaps because of their rarity and small numbers. Equatorial species as defined have their habitat bases in the equatorial zones and therefore lie in the north eastern and equatorial regions. Further, several of them are also encountered in the south tropical area which is the northern part of the zone of central waters where these species have their migration areas. Many equatorial species are also encountered in the littoral regions - Java, Australia - i.e. relatively far south which as shown by N.P. Markina (1974) for other groups of plankton animals is connected with the transport of equatorial species by the current along the coast to the south. An example of such an equatorial species amongst the siphonophores is *Abylopsis tetragona* (fig.14). The distant neritic species (fig. 6) is associated with the neutral regions at the divergence of the south Trade Winds Current. It is associated with the most productive waters and is absent from the zones of equatorial and central waters.

The basic numbers of siphonophores in the region being studied - in the 0-200m layer - are made up from nine species (figs.7-15): *Abylopsis eschscholtzi* (frequency encountered 9.5%), *Bassia bassensis*, *Eudoxoides mitra* (frequency encountered 93%), *Diphyes bojani*, *Chelophyes contorta* (frequency encountered 85%), *Eudoxoides spiralis* (frequency encountered 82%), *Abylopsis tetragona* (frequency encountered 78%), *Diphyes dispar* (frequency encountered 76%) and *Chelophyes appendiculata* (frequency encountered 70%).

The distribution of individual species is fairly variegated. According to their distribution in the areas it is possible to distinguish several groups of species. The first group: *Abylopsis eschscholtzi* (fig. 7), *Diphyes bojani* (fig. 8) and *Chelophyes contorta* (Fig. 9) are distributed primarily in the zone of equatorial waters with maxima of numbers as with all siphonophores as a whole. Their concentrations are tied to zones of upwelling. The second group of species - *Bassia bassensis* (fig.10) and *Eudoxoides mitra* (fig.11) - is more or less equally distributed in the zones of equatorial and central waters. Their concentrations are tied to the zones of convergence or very close to them. The third group: *Diphyes dispar* (fig.12) is absent in the zone of central waters. The fourth group: *Chelophyes appendiculata* (fig.13) and *Abylopsis tetragona* (fig. 14) is absent from the Gulf of Bengal. *Chelophyes appendiculata* has the lowest numbers in the most productive area. *Abylopsis tetragona* is absent from the zone of central waters; its distribution has proved to be the least zonal in character of all the species studied. The most marked of all was the distribution of the oligotrophic species *Eudoxoides spiralis* (fig.15) which has a fairly high density in the central waters which are poor in fauna.

Apparently the main reason for such a variegated distribution pattern of species is

due to the peculiarity of the hydrology of the Indian Ocean where a seasonal change of winds and currents is observed associated with the monsoon system and coupled with this the mobility of the zones of convergence. It is possible that with the movement of the line of convergence in this or that direction the siphonophores stick to their previous positions. The next reason (Vinogradov, Voronina, 1962) is the distance between the nearest divergence and convergence and their intensity. If the convergence lies at a great distance from the divergence or if the velocity of the meridional transport is small then in the zone of sinking of the waters there may be a maximum of predators including siphonophores.

VERTICAL DISTRIBUTION AND DAILY MIGRATION

A considerable number of studies devoted to the vertical distribution of plankton in tropical regions have shown sufficiently clearly that differences in hydrological conditions have a substantial influence on the vertical distribution of species in general and on the intensity of their vertical migration (Vinogradov, Voronina, 1962, 1963, 1964; Vinogradov, 1967, 1968; Tsalkina, 1970).

An important condition in researching the vertical migration of plankton animals and in particular of siphonophores is not only as precise a sampling procedure as possible but the presence of stable conditions so that sampling can be undertaken not only at one location during a 24 hour period but where there is also no sharp change in hydrological conditions and the movement of waters would be minimal. Such were the conditions at the 24 hour station in the Sulu Sea. In the Indian Ocean regions were chosen which were homogeneous in hydrological structure. The intensity of migrations of species in one or other of the regions was calculated on the basis of the mean data from the night and daytime stations in each region with an average of as large an amount of data as possible.

We were able to make a fairly detailed study of the peculiarities of the vertical distribution and the daily migrations of some species of siphonophores at the 24 hour station in the Sulu Sea and compare them with their vertical distribution features and daily migrations in the equatorial region of the Indian Ocean. As already mentioned these two areas were similar in their hydrological conditions. Further, in the equatorial region of the Indian Ocean more day and night stations were set up than in the other areas of the eastern part of the Indian Ocean which were studied.

Normally the population is very widespread in its depth range. Therefore a more precise idea of the vertical distribution of species is obtained by examining the nucleus and not the whole population.

The work done by Moore and his colleagues (Moore et al., 1953, 1963, 1966), M.E. Vinogradov and N.M. Voronina (1962, 1964) and M.E. Vinogradov (1968) and A.V. Tsalkina (1970) has shown that the depth of sinking of the lower boundary of the population nucleus is determined to a considerable degree by the temperature of the water. It was found that the temperature was fairly constant at the depth of the lower boundary, for the population nucleus of any one species in the different areas studied. The temperature at the depth where the daytime upper boundary of the population nucleus was found fluctuated much more and could not serve as a determining factor.

For the Indian Ocean the data collected from all the meridional sections during the cruise was averaged out. Initially the isotherms in each section were smoothed out by means of the moving average method and then the average temperature distribution along

the meridian was calculated for all sections. Onto these averaged temperatures we superimposed the daytime location of the lower boundary of the population nucleus of some species (fig.16). The diagram indicates that the lower limits of population nuclei of the majority of species (except *Bassia bassensis* and *Chelophyes appendiculata*) during the daytime were at a similar temperature both in the equatorial and in the north eastern regions, and at lower temperatures in the south tropical region. In the equatorial and north eastern regions the lower limits of population nuclei lie in the middle of the thermocline, above or below the layer with a maximum temperature gradient which in these regions is equal to 0.08 degrees per metre. In the south tropical area where the temperature gradient equals 0.04 degrees per metre the lower limits of population nuclei of all species - with the exception of *Diphyes dispar* - lie deeper down.

The characteristics of the vertical distribution of species in various areas of the ocean i.e. in waters with different hydrological structure (fig.17) were traced out according to the location of population nuclei. As a rule in the upwelling regions (the north east, equatorial and Australian) the population nuclei of the majority of species are located nearer to the surface. In the south tropical region these species occupy the deeper layers and the nuclei of their populations are more extended. In the Java area with its complex hydrological conditions where the zones of upwelling and downwelling lie close to each other no precise regularity was observed.

The average values of the extension of the population nuclei of the species of siphonophores studied also showed that in the transparent depleted waters of the south tropical region the extension of the population nuclei is the largest (table 2).

The depth range of the nucleus of siphonophores as with other groups of plankton animals is larger the deeper the species lives (Moore et al., 1953, 1957; Tsalkina, 1970; Voronina, 1972). This pattern can be traced from the examples of eight common species of siphonophore at the 24 hour station in the Sulu Sea (fig.18). During the daytime the population nuclei lying nearest the surface are those of *Chelophyes contorta* (range of nucleus 17m), *Diphyes dispar* (15m), *Lensia subtiloides* (18m). The population nuclei of these species also occupy the upper location at night time. The range of the population nuclei at night decrease to 13m in the case of *Chelophyes contorta* and 7m in the case of *Diphyes dispar* and *Lensia subtiloides*.

During the day the deepest depths are occupied by the population nuclei of *Eudoxoides mitra* (population range 30m), *Lensia campanella* (17m) and *Diphyes bojani* (25m). At night the population nuclei of these species also rise to the surface but occupy a lower depth compared to the first species (of those examined). The night time ranges of the nuclei are respectively: 20, 19 and 18 metres.

We compared the location of the population nuclei of the same common species at the 24 hour station in the Sulu Sea and in the equatorial region of the Indian Ocean (table 3). As shown by this table the population nuclei of *Diphyes dispar* and *Chelophyes contorta* occupy the uppermost locations both at night and day in both regions. The deepest layer is occupied by the population nucleus of *Eudoxoides mitra*. The range of the nucleus of all these species is less at night than during the day.

A comparison of these two regions which are similar in their hydrological characteristics showed that the general order of vertical disposition of the population nuclei of the common species is retained, and that several other characteristics of their vertical distribution proved to be similar. In both regions which were examined the depth

at which the population nuclei were found an also the range of the population nuclei of the mass species turned out to be similar. This is quite understandable as the dispersal of a population vertically is determined in the first instance by such factors as temperature and intensity of illumination. It is therefore natural that in waters of similar hydrological structure all the characteristic features of vertical distribution will be practically identical.

Thus, the vertical distribution of siphonophores depends to a great extent on changes in the hydrological characteristics and turbidity of the water, and in waters with differing hydrological structure the depths at which the population nuclei of the common species were found were different. In the south tropical region where the deep waters lie deep down the layer of water in which the migration of siphonophores takes place has a small temperature gradient (0.04 degrees per metre); the productivity of all plankton is small while the transparency of the water is great, the species of siphonophore examined are distributed to greater depths than in other regions.

In the equatorial, north eastern and Australian regions deep waters occur nearer the surface, the thermocline layer lies at a great depth, the layer of water in which the migration of siphonophores takes place has a high temperature gradient (0.08 degrees per metre); as a result the plankton productivity is high whilst the translucency of the waters is small. The depth of distribution of the siphonophores is correspondingly lessened.

Irrespective of their population nuclei being tied to definite depths the majority of species of tropical plankton are characterised by their dependence of the range of vertical distribution and location of the maximum numbers (the latter corresponding to the 25% or 30% level) on the type of waters. The area with the highest population is observed at the divergences, in the waters of the equatorial currents it is deeper and at its deepest in the central waters (Heinrich, 1961; Vinogradov, Voronina, 1962, 1964; Vinogradov, 1968; Tsalkina, 1970).

Below we examine the location of the 25% level, as we consider that it is connected with the location of the highest level of population in the case of siphonophores as well. Fig.19 shows that the maximum numbers of siphonophores in different waters lie at different depths. The deepest location is found in the south tropical region, i.e. in the central waters which are poor in fauna and which are transparent with a low lying thermocline and density layer and with a small temperature gradient in the layer of water in which the siphonophore migration takes place. The shallower location of maximum numbers of siphonophore is noted in areas of upwelling and in offshore regions, i.e. where there is a high productivity of plankton resulting in little transparency of the waters, where the thermocline and density layer lies nearer the surface and where the temperature gradient in the migration layer is high.

Having examined the features of the vertical distribution of the mass species of siphonophore we may conclude that they inhabit the surface layer and that finds in the lower layers are solitary ones. We now consider this in relation to the intensity of vertical movement of the common species of siphonophore in just the top 100m layer. Migration intensity = $K_{100\%}$ (in percentage maximum possible migration intensity in a range of 100m) calculated according to M.E. Vinogradov's method (1968). The results of the computed intensity of daily vertical migrations taken at the 24 hour station in the Sulu Sea are given below.

Species

$K_{100\%}$

Species

$K_{100\%}$

<i>Abylopsis eschscholtzi</i>	5.0	<i>Lensia campanella</i>	23.3
<i>Diphyes bojani</i>	12.2	<i>Lensia campanella</i>	26.7
<i>Diphyes dispar</i>	16.5	<i>Eudoxoides mitra</i>	30.3
<i>Chelophyes contorta</i>	17.4	<i>Lensia subtilis</i>	18.0

On the basis of the information received and in accordance with A.V. Tsalkina's classification (1970) for Cyclopoida, the species of siphonophore under study were divided into three groups (fig. 20).

Non-migrating species.

Into this group we placed *Abylopsis eschscholtzi* with $K_{100\%} = 5\%$. The basic population mass of this species during the whole 24 hour period occupies the area between 40-60m. The maximum daytime concentration of *Abylopsis eschscholtzi* was observed in the 40-60m layer (14 no./m², i.e. 66% of the whole population) while at night they occupied the 40-50m layer (18 no./m² i.e. 45% of the population).

Species with a low migration intensity ($K_{100\%} = 12-20\%$).

In this category were placed the species *Diphyes bojani*, *Diphyes dispar* and *Chelophyes contorta*. All these species complete a normal daily vertical migration, sinking during the daytime to deeper layers and rising at night to the surface. Maximum daytime concentrations of *Diphyes bojani* were observed in the 40-50m layer (15 no./m² i.e. 52% of the population) and at night in the 30-40m layer (18 no./m² i.e. 30% of the population).

Maximum concentration during the daytime of *Diphyes dispar* was in the 30-40m layer (4 no./m² i.e. 44% of the population) and at night in the 0-10m layer (27 no./m² i.e. 87% of the population).

Maximum concentration of *Chelophyes contorta* during the day was observed in the 40-50m layer (15 no./m² i.e. 2% of the population) and at night in the 10-30m layer (28 no./m² i.e. 64% of the population).

Species with a considerable daily migration intensity. ($K_{100\%} = \text{more than } 20\%$).

In this category we placed *Lensia campanella*, *Lensia subtiloides* and *Eudoxoides mitra*.

Maximum concentration during the day of *Lensia campanella* was in the 40-50m (63% of the population) and at night in the 30-40m layer (12 no./m² i.e. (3 no./m² i.e. 60% of the population).

Maximum concentration of *Lensia subtiloides* in the daytime was in the 20-30m layer (8 no./m² i.e. 29% of the population) and at night in the 0-10m layer (33 no./m² i.e. 85%).

Maximum daytime concentration of *Eudoxoides mitra* was in the 50-60m layer (12 no./m², i.e. 30% of the population) and at night in the 30-40m layer (62 no./m², i.e. 51%).

The last of the species to be examined *Lensia subtilis* has a maximum daytime concentration in the layer 40-50m (9 no./m² i.e. 43% of the population) and at night sinks to the deeper layers, having a maximum concentration in the 80-90m layer (14 no./m² i.e. 27% of the population). It seems that this species, at least in the area studied, has an inverse migration.

It was interesting to see how and to what extent the intensity of 24 hour vertical migrations of the same species of siphonophore differed in the two regions which are similar in their hydrological characteristics : the Sulu Sea and the equatorial area of the Indian Ocean.

It turned out that in the equatorial region of the Indian Ocean also the range of the migration intensity of the same common species of siphonophore in the top 100m proved to be very similar (table 4).

Fig. 21 gives the vertical distribution of the populations of some species of siphonophore during the day and night (by layers, in percentages of the total quantity of siphonophores of each species in a column of water 0-100m). Here is shown the 24 hour migration of those species whose main population keeps to the top 100m layer (in the equatorial region of the Indian Ocean).

Maximum concentration during the daytime of *Diphyes bojani* was in 50-100m layer (14 no./m² i.e. 57% of the whole population) and at night in the 25-50m layer (6 no./m², i.e. 40% of the population).

Diphyes dispar was not found at all in the 25-30m depth range at any of the daytime stations in this region. Its maximum daytime concentration was in the upper 0-25m (1.3 no./m² i.e. 54% of the population) and at night too in the 0-25m layer but with an increase in numbers amounting to more than double (3 no./m² i.e. 63%)

During the daytime *Chelophyes contorta* is more or less equally distributed throughout all the layers in the top 100m. In the 25-50 and 50-100m depth ranges during the daytime, its concentration was 4 no./m² in each making a total of 72% of the population. But at night an increase in concentration is observed in the 0-25m layer (10 no./m² i.e. 45%).

During the day *Eudoxoides mitra* had a maximum concentration in the 50-100m layer (24 no./m² i.e. 92% of the population) while its night concentration maximum fell in the 25-50m layer (20 no./m² i.e. 68%).

Lensia campanella is similarly distributed in the equatorial region. True this species was totally absent during the daytime in the top 50m having a 100% maximum in the 50-100m layer. At night its maximum concentration was observed in the 25-50m layer (1.5 no./m² i.e. 60%). The species was also not discovered by night in the 0-25m layer.

Lensia subtiloides is not encountered in the top 100m layer of water during the daytime but its maximum concentration at night is observed in the top 0-25m (0.7 no./m² i.e. 70% of the population). Maximum concentration of *Abylopsis eschscholtzii* both during the day and night was in the 50-100m layer (26 no./m² i.e. 59% during the day, and 19 no./m² i.e. 56% of the population during the night).

Unfortunately, *Lensia subtilis* which revealed an inverse migration pattern in the Sulu Sea was encountered very rarely in the equatorial region of the Indian Ocean which did not allow us to evaluate its migration pattern.

Thus all features of vertical migration by the populations of the species studied during a 24 hour period proved to be very similar in both regions. In these two regions the species for which no daily migration was discerned (*Abylopsis eschscholtzii*), the species with low migration intensity (*Diphyes bojani*, *D. dispar*, *Chelophyes contorta*) and the species with a considerable migration intensity (*Lensia campanella*, *L. subtiloides* and *Eudoxoides mitra*) shared the same characteristics. The depth at which the layers are

found and the maximum concentration during a 24 hour period of species common to both areas are practically the same (bearing in mind the different depth divisions of sampling). The significance of the migration intensity of these species proved to be very similar.

Similar magnitudes of migration intensity had already been observed among the migrating species of several other groups of plankton animals in waters with similar hydrological structures in the Pacific and Indian Oceans: by M.E. Vinogradov and N.M. Voronina (1962, 1964) for Calanoida, by A.V. Tsalkina (1970) for Cyclopoida. This is the first time that this pattern has been shown for siphonophores. It will probably hold for many groups of plankton animals.

Conclusions.

1. The majority of siphonophore species has its largest numbers to the south of Sri Lanka and Java, off north west Australia and on the equator. The most striking distribution is that of *Eudoxoides spiralis* which revealed a high concentration in the poor central waters.
2. The majority of siphonophores studied are near surface living animals. They inhabit the top 100 metre layer and perform daily migrations within these limits. Species are differentiated as those which perform daily migrations of varying intensity and one species which is non migratory (*Abylopsis eschscholtzii*).
3. The maximum migration intensity is observed in the unproductive regions with a deep lying thermocline layer (central waters). Intensity of migration drops off in the equatorial zone, in upwelling regions and in turbid waters with a shallow location of the thermocline layer. The shallowest location of maximum concentration of siphonophores is observed at the divergences, the deepest - in the central waters.
4. The intensity of migrations and also the characteristic features of the vertical distribution are similar in waters with a similar hydrological structure in the Indian Ocean and the Sulu Sea. The same species in these two regions share similar magnitudes of migration intensity. A general pattern of vertical distribution of population nuclei of the mass species was preserved. Also the depths at which population nuclei are found as well as the extent of these nuclei are similar.

References

- Arseniev, V.S. 1971. Report on the work of the hydrological group. Report of the 50th cruise of the RS Vitiaz, vol. 1.
- Beklemishev, K.V. 1969. The ecology and biogeography of the pelagic region. M. , "Nauka".
- Vinogradov, M.E. 1967. The vertical distribution of zooplankton in the Pacific Ocean. Biology of the Pacific Ocean, book 1. M. "Nauka".
- Vinogradov, M.E. 1968. The vertical distribution of oceanic zooplankton. M. , "Nauka".
- Vinogradov, M.E., Voronina, N.M. 1962. Some features of the distribution of zooplankton in the north east part of the Indian Ocean. Trans. Inst. Oceanogr. Acad. Sci. USSR (IOAN), 58.
- Vinogradov, M.E., Voronina, N.M. 1963. Distribution of plankton in the waters of the equatorial currents of the Pacific Ocean. Trans. IOAN, 71.
- Vinogradov, M.E., Voronina, N.M. 1964. Some features of the distribution of plankton in

- the waters of the equatorial currents of the Pacific and Indian Oceans. Oceanographical research, No. 13.
- Voronina, N.M. 1972. The spatial structure of interzonal copepod populations in the Southern Ocean. Marine Biol. 15, No. 4.
- Heinrich, A.K. 1961. The vertical distribution and daily migration of copepods in the region to the south east of Japan. Trans. IOAN, 51.
- Ivanov, Yu.A., Neiman, V.G. 1965. Frontal Zones of the Southern Ocean. Coll. "Antarctica". Report of Interinst. Commission on the study of the Antarctic. M., "Nauka".
- Margulis, R. Ya. 1971. Siphonophores of the Atlantic Ocean (Species composition and distribution). Cand. thesis . M., MGU .
- Markina, N.P. 1974. Plankton of the Australian waters of the Indian Ocean. Cand. thesis. M., MGU.
- Neiman, V.G., Filyushkin, B.N., Shcherbibin, A.D. 1966. Structure and circulation of waters of the eastern part of the Indian Ocean during the summer monsoon season. Oceanographic research, No. 15.