

УДК 577.472:591.524.1(26)

СИФОНОФОРЫ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА**Р.Я. Маргулис, А.Л. Верещака****ВВЕДЕНИЕ**

Сифонофоры — одна из наиболее характерных групп планктонных животных, однако их изучению уделяется мало внимания (Maskie et al., 1987). В первую очередь, это связано с техническими трудностями получения материала. Колонии сифонофор плохо улавливаются стандартными орудиями лова: в батометры они попадают крайне редко; сетями ловятся преимущественно небольшие колонии, которые легко разрушаются и представлены в пробах отдельными фрагментами; ячеи пелагических тралов задерживают относительно крупные колонии, но во время подъема они сильно разрушаются. Поэтому даже чисто систематическая обработка материала связана с многочисленными трудностями, когда по отдельным, часто плохо сохранившимся фрагментам приходится определять видовую принадлежность колоний. Еще труднее количественно оценить концентрацию сифонофор, поскольку колонии в пробах бывают представлены отдельными зооидами.

Наиболее репрезентативные данные по численности сифонофор, дающие представление об их истинной роли в пелагических сообществах, получены в результате визуального счета из иллюминаторов обитаемых аппаратов. По этим данным, в частности, роль сифонофор в сообществах может быть весьма высокой и зависит от трофности вод (Виноградов, Шушкина, наст. сб.). Недостатком визуальных наблюдений в настоящее время является невозможность видового определения сифонофор в связи с тем, что для идентификации необходимо изучение тонких морфологических признаков под биноклем. В связи с этим очень важно дополнить данные визуальных наблюдений результатами анализа сетных проб. В частности, найти ответ на вопрос, существует ли связь структурных характеристик популяций сифонофор с особенностями гидрологии и с трофностью вод, а если существует, то в чем она заключается. Для ответа на этот вопрос попробуем решить следующие задачи:

— описать видовой состав сифонофор в различающихся по структуре вод и трофности районах Тихого океана; оценить качественные изменения в таксоцено сифонофор в зависимости от трофности района и гидрологических условий;

— определить численность сифонофор на разных глубинах в различных районах Тихого океана; оценить изменения вертикального распределения сифонофор (включая их эвдоксии) в различных по трофности и гидрологии районах.

— определить общую численность сифонофор в столбе воды и ее зависимость (если она существует) от продуктивности и гидрологии района.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал был собран в 22-м рейсе НИС "Академик Мстислав Келдыш" (1990 г.) замыкающимися планктонными сетями БР 80/113. Сборы проводились в четырех различающихся по продуктивности и гидрологии районах: Камчатском (станции 2297, 2326), Центральном субтропическом круговороте (станции 2344, 2345), Калифорнийском (станции 2352, 2357, 2358, 2363) и Коста-Риканском куполе (станция 2374). Подробные данные о местоположении станций и о других деталях рейса можно найти в статье М.Е. Виноградова и А.М. Сагалева (наст. сб.).

Ловы проводились по следующим горизонтам: 0—40, 40—100, 100—200, 200—500, 500—750, 750—1000, 1000—1500, 1500—2000, 2000—2500, 2500—3000, 3000—4000 м. Это наиболее полный набор, характерный для некоторых глубоководных станций, в остальных случаях по этим горизонтам облавливался только верхний 1000-метровый столб воды, иногда пробы брали по более дробным горизонтам. Все части колоний сифонофор и эвдоксии были выбраны из проб, определены и тотально просчитаны под бинокуляром.

Для оценки численности сифонофор была принята следующая процедура. В пробах представлены в основном два подотряда сифонофор: *Physonectae* и *Calysorhgae*. Если в пробе находили пневматофоры представителей первого подотряда, то число колоний определяли по их количеству. Если пневматофоры отсутствовали, а в пробе находились только нектофоры (обычно менее 10 экз.), считалось, что была поймана одна колония, так как каждая колония тех видов, что представлены в материале, может иметь несколько десятков нектофоров. У каликофор семейства *Hipporodiidae* колонии имеют 8—12 нектофоров сходного строения, а колонии семейств *Diphyidae* и *Abyliidae* — два нектофора разного строения (верхний и нижний). Исключением является представитель первого семейства — род *Miggiaea*, имеющий один нектофор. В наших пробах встречалось не более одной колонии семейства *Hipporodiidae*. Число колоний двух других семейств определяли по количеству тех нектофоров, которых было больше. Количество эвдоксий определяли по кроющим пластинкам (брактам), а не по гонофорам, так как каждая бракта может отпочковывать несколько гонофоров.

ВИДОВОЙ СОСТАВ СИФОНОФОР

Всего было идентифицировано 52 вида сифонофор. Их распространение по регионам и глубинам представлено в табл. 1. Принималось, что границы между эпи- и мезопелагиалью и между мезо- и батипелагиалью проходили по глубинам 200 и 750 м соответственно. В районе Камчатки встречено всего 6 видов. За исключением холодолюбивого *Dimophyes arctica*, это глубоководные виды. В субтропическом круговороте и вблизи Калифорнии число видов резко возрастает до 30 и 37 соответственно в основном за счет теплолюбивых представителей семейства *Diphyidae*, населяющих верхний 200-метровый слой. В районе Коста-Риканского купола число видов падает до 19, что, вероятно, обусловлено объемом материала (здесь получена только одна вертикальная серия). Для оценки сходства видового состава сифонофор для каждой географической и глубинной зоны используем индекс Престона (Preston, 1962).

При анализе табл. 2 обращают на себя внимание резкие фаунистические различия между водами Камчатки и другими исследованными районами (индексы Престона для всех вертикальных зон изменяются в пределах 0,9—1,0). Это соответствует имеющимся литературным данным. В этих субарктических водах были встречены арктический вид *M. orthocanna*, космополитический *D. arctica*, широкотропический *V. serrata* (видимо, здесь находится область его выселения). Распространение других видов в океане связано с промежуточными и глубинными водами (Маргулис, 1984), и это позволяет думать, что все они окажутся также космополитами. Остальные районы Северной Пацифики, находящиеся в субтропической и тропической зонах, в значительной мере заселены общими широкотропическими видами. На горизонтах эпипелагиали индексы Престона составляют около 0,5, что свидетельствует об интен-

Т а б л и ц а 1

Распространение сифонофор в различных районах северной и восточной Пацифики
(роды перечислены в филогенетическом порядке, виды — в алфавитном порядке)

Камчатка	Северный субтропический круговорот	Калифорнийский район	Коста-Риканский купол
I		III	IV

Эпипелагаль

Calycophorae <i>Dimophes arctica</i>	Physonectae <i>Stephanomia bijuga</i> <i>Physophora hyarostatica</i> Calycophorae <i>Amphicarion</i> sp. <i>Sphaeronectes gracilis</i> <i>Sulculeolaria monoica</i> <i>Galettta australis</i> <i>Galettta chuni</i> <i>Diphyes bojani</i> <i>Diphyes dispar</i> <i>Chelophyes appendiculata</i> <i>Chelophyes contorta</i> <i>Eudoxoides mitra</i> <i>Eudoxoides spiralis</i> <i>Dimophyes arctica</i> <i>Lensia campanella</i> <i>Lensia cossack</i> <i>Lensia fowleri</i> <i>Lensia hotspur</i> <i>Lensia meteori</i> <i>Lensia subtilis</i> <i>Abylopsis eschscholtzii</i> <i>Abylopsis tetragona</i> <i>Bassia bassensis</i>	Physonectae <i>Agalma elegans</i> <i>Agalma okeni</i> <i>Stephanomia bijuga</i> <i>Forskalia edwardsii</i> Calycophorae <i>Sphaeronectes irregularis</i> <i>Hippopodius hippopus</i> <i>Sulculeolaria quadrivalvis</i> <i>Galettta biloba</i> <i>Galettta chuni</i> <i>Diphyes bojani</i> <i>Diphyes dispar</i> <i>Chelophyes appendiculata</i> <i>Chelophyes contorta</i> <i>Eudoxoides spiralis</i> <i>Lensia challengerii</i> <i>Lensia cossack</i> <i>Lensia fowleri</i> <i>Lensia meteori</i> <i>Lensia multicristata</i> <i>Lensia subtilis</i> <i>Muggiaea atlantica</i> <i>Abylopsis eschscholtzii</i> <i>Bassia bassensis</i>	Physonectae <i>Agalma okeni</i> <i>Stephanomia bijuga</i> Calycophorae <i>Rosacea cymbiformis</i> <i>Amphicarion acuale</i> <i>Hippopodius hippopus</i> <i>Vogtia</i> sp. <i>Galettta chuni</i> <i>Diphyes bojani</i> <i>Diphyes dispar</i> <i>Chelophyes contorta</i> <i>Eudoxoides mitra</i> <i>Lensia achilles</i> <i>Lensia challengerii</i> <i>Lensia conoidea</i> <i>Lensia fowleri</i> <i>Lensia meteori</i> <i>Muggiaea atlantica</i> <i>Heteropyramis maculata</i> <i>Abylopsis eschscholtzii</i> <i>Abylopsis tetragona</i>
--	--	--	--

Мезопелагаль

Calycophorae <i>Vogtia serrata</i> <i>Dimophyes arctica</i> <i>Muggiaea havock</i>	Calycophorae <i>Amphicarion</i> sp. <i>Vogtia glabra</i> <i>Galettta australis</i> <i>Chelophyes appendiculata</i> <i>Eudoxoides mitra</i> <i>Eudoxoides spiralis</i> <i>Dimophyes arctica</i> <i>Lensia achilles</i> <i>Lensia ajax</i> <i>Lensia exeter</i> <i>Lensia fowleri</i> <i>Lensia grimaldii</i> <i>Lensia hotspur</i> <i>Lensia meteori</i> <i>Lensia multicristata</i> <i>Lensia subtilis</i> <i>Chuniphyes amygdalina</i> <i>Clausophyes ovata</i> <i>Abylopsis tetragona</i>	Physonectae <i>Agalma elegans</i> <i>Stephanomia bijuga</i> <i>Forskalia edwardsii</i> Calycophorae <i>Chelophyes appendiculata</i> <i>Dimophyes arctica</i> <i>Lensia achilles</i> <i>Lensia ajax</i> <i>Lensia challengerii</i> <i>Lensia fowleri</i> <i>Lensia hotspur</i> <i>Lensia meteori</i> <i>Lensia multicristata</i> <i>Chuniphyes amygdalina</i> <i>Chuniphyes multidentata</i> <i>Clausophyes galeata</i> <i>Heteropyramis maculata</i>	Calycophorae <i>Vogtia</i> sp. <i>Lensia achilles</i> <i>Lensia conoidea</i> <i>Heteropyramis maculata</i>
--	---	---	---

I	II	III	IV
Батипелагиаль			
Physconectae	Не было ловов	Physconectae	Calycophorae
Marrus		Forskalia sp.	Vogtia sp.
orthocanna		Calycophorae	Lensia achilles
Calycophorae		Lensia achilles	Lensia conoidea
Dimophyes		Lensia ajax	Heteropyramis maculata
arctica		Lensia cordata	
Lensia reticulata		Lensia hostile	
Muggiaea havock		Lensia meteori	
Clausophyes		Lensia reticulata	
galeata		Muggiaea havock	
		Clausophyes ovata	
		Chuniphyes amygdalina	
		Chuniphyes multidentata	
		Chuniphyes moserae	

Т а б л и ц а 2

Индексы Престона для видового состава сифонофор в различных географических и глубинных зонах Северной Пацифики
Первые две буквы аббревиатуры — географический район
(КМ — Камчатка, ЦК — Центральный субтропический круговорот, КФ — Калифорнийский район, КР — Коста-Риканский купол),
третья — глубинная зона (Э — эпипелагиаль, М — мезопелагиаль, Б — батипелагиаль)

	КМЭ	КММ	КМБ	ЦКЭ	ЦКМ	КФЭ	КФМ	КФБ	КРЭ	КРМ	КРБ
КМЭ	0	0,36	0,49	0,92	0,77	1,00	0,77	1,00	0,90	1,00	1,00
КММ		0	0,54	0,88	1,00	1,00	0,90	0,66	0,89	1,00	1,00
КМБ			0	0,92	0,92	1,00	0,82	0,79	1,00	1,00	1,00
ЦКЭ				0	0,57	0,51	0,76	0,97	0,51	1,00	1,00
ЦКМ					0	0,76	0,55	0,67	0,79	0,85	0,85
КФЭ						0	0,66	0,94	0,51	1,00	1,00
КФМ							0	0,67	0,66	0,70	0,70
КФБ								0	0,88	0,82	0,82
КРЭ									0	0,50	0,50
КРМ										0	0,00
КРБ											0

сивном фаунистическом обмене между этими районами. На глубинах мезо- и батипелагиали индексы возрастают примерно до 0,6—0,7 соответственно. Фауна на этих глубинах в субтропических районах похожа, но уже не до такой степени, как в эпипелагиали. Возможно, это связано с меньшим объемом материала с рассматриваемых глубин.

Из табл. 2 следует и реальность существования границ для сифонофор между вертикальными зонами: в Центральном круговороте, вблизи Калифорнии и Коста-Рики, индекс Престона для сифонофор эпи- и мезопелагиали колеблется в пределах 0,5—0,7, а мезо- и батипелагиали — в пределах 0—0,7. Это значит, что, несмотря на черты сходства, население этих зон все же заметно различается. Только в районе Камчатки, судя по значению индексов (0,3—0,5), видовой состав сифонофор с глубиной меняется мало, видимо, вследствие незначительных вертикальных градиентов температуры.

Трофность вод, видимо, не оказывает существенного воздействия на видовое разнообразие: очень близкие по температурным характеристикам, но сильно различающиеся по трофности Центральный круговорот и Калифорнийский район фаунистически весьма близки.

Далеко не все виды были достаточно многочисленными в пробах, чтобы можно было составить достоверную картину их распределения. Тем не менее, поскольку существующие в литературе данные о вертикальном распределении сифонофор весьма ограничены (Маргулис, 1984; Степаньянц, 1970; Alvarino, 1967; Leloup, 1934; Moore, 1949; Patrili, 1965; Pugh, 1974), даже наш немногочисленный материал вносит вклад в представления о биологии сифонофор. Остановимся только на массовых видах, которые встречались не менее чем на 4 станциях и численность которых в вертикальных сериях составляла не менее 10 экз. Так как вертикальный диапазон ловов был достаточно велик, картины распределения оказались довольно грубыми, и для получения дополнительной информации приходилось использовать дополнительный показатель — положение центра масс популяций.

Dimorphyes arctica (рис. 1, А)

В Камчатском районе численность этого вида была максимальной на глубинах 50(100)—200 м, в холодном промежуточном слое, где достигала 0,3—0,4 экз./м³. Температура в этом слое колебалась в пределах от 0,2 до 2,2°C. В более теплых поверхностном слое и в слое скачка сифонофоры отсутствовали, глубже, в диапазоне 200—1000 м, где температура поднималась до 3,5—4,0°C, их численность заметно падала. В субтропических районах Северной Пацифики *D. arctica* нерегулярно встречается на глубинах 200—500 м, в зоне главного термоклина.

Вертикальная структура популяции *D. arctica* оказалась достаточно сложной: в слое максимума численности доля эвдоксий крайне мала и едва достигает 2%, в то время как глубже, в теплом промежуточном слое, эвдоксии составляют более половины численности всей популяции. В основе описанной структуры популяции может лежать разный тепловой преферендум у полигастрических колоний и оторвавшихся от них эвдоксий. Ниже мы обсудим возможные причины такого распределения. При движении на юг популяция *D. arctica* заметно погружается на глубину: в районе Камчатки центр масс популяции находился на глубине 190 м, в субтропиках — более, чем на 100 м глубже, на 320 м.

Chelophyes appendiculata (рис. 1, Б)

Встречался только в районах Субтропического круговорота и Калифорнийском. Его численность максимальна в поверхностном слое, на глубинах 0—40 и 40—100 м, где температура воды составляла 23°C (Питербарг, 1990). *Chelophyes appendiculata* был одним из самых массовых видов субтропических вод, его численность достигала 0,1—0,3 экз./м³. Под поверхностным слоем численность сифонофоры резко уменьшалась, и глубже 500 м животные не встречались.

Максимумы численности эвдоксий не всегда совпадали с максимумами численности колоний, хотя заметна тенденция к стремлению эвдоксий обитать на больших, чем полигастрические, глубинах. Эта тенденция становится более заметной, если проследить положение центров масс гемипопуляций колоний и эвдоксий (см. табл. 3).

Eudoxoides spiralis (рис. 1, В)

Этот вид также встречался только в районах Центрального круговорота и Калифорнийском. Численность была максимальной всегда в поверхностном теплом слое 0—40 м, где достигала 0,2 экз./м³. Максимумы эвдоксий и полигастрических колоний совпадали по глубине.

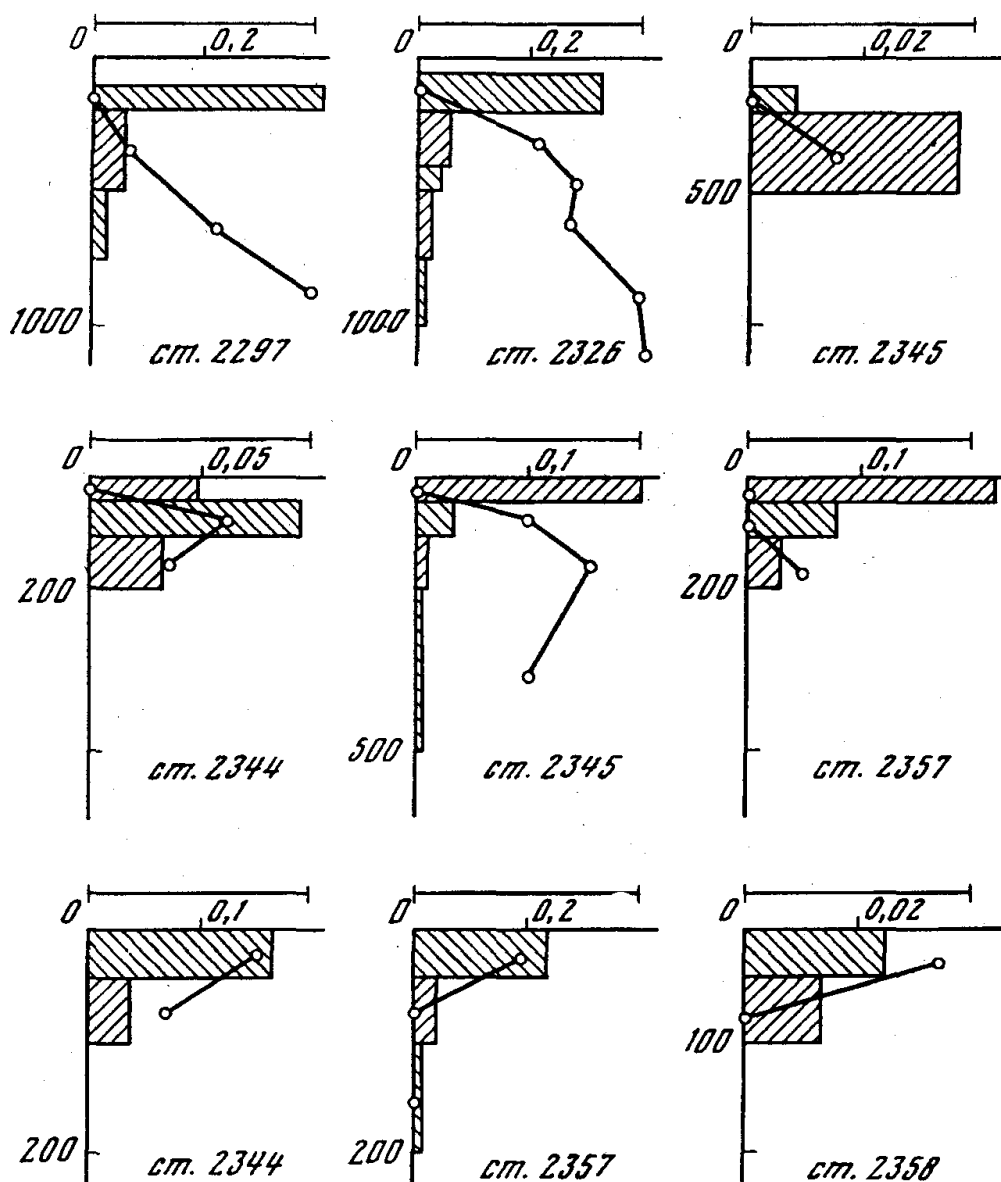


Рис. 1. Численность колоний сифонофор и доля их эвдоксий в Северной Пацифике

А — *Dimorphyes arctica*; Б — *Chelophyes appendiculata*; В — *Eudoxoides spiralis*. По горизонтальной оси отложена численность (экз. · м³), по вертикальной — глубина, в м. Верхняя шкала на каждом рисунке — доля эвдоксий в общей численности, общая длина шкалы соответствует 100%

Eudoxoides mitra

Встречался в районе Центрального субтропического круговорота и Коста-Риканского купола. Это более глубоководный вид, его численность была максимальной у верхней границы основного термоклина, на глубинах 100—200 м (Центральный круговорот) и 50—100 м (Коста-Риканский купол), где она достигала значений 0,1 экз./м³. Эвдоксии не идентифицированы.

Diphyes dispar (рис. 2, А)

Это один из самых многочисленных тепловодных видов, его концентрация на ст. 2357 достигала 0,7 экз./м³. Максимум численности был расположен в верхнем прогревом слое на глубинах 0—40 или 40—100 м, там же были наиболее многочисленны и эвдоксии.

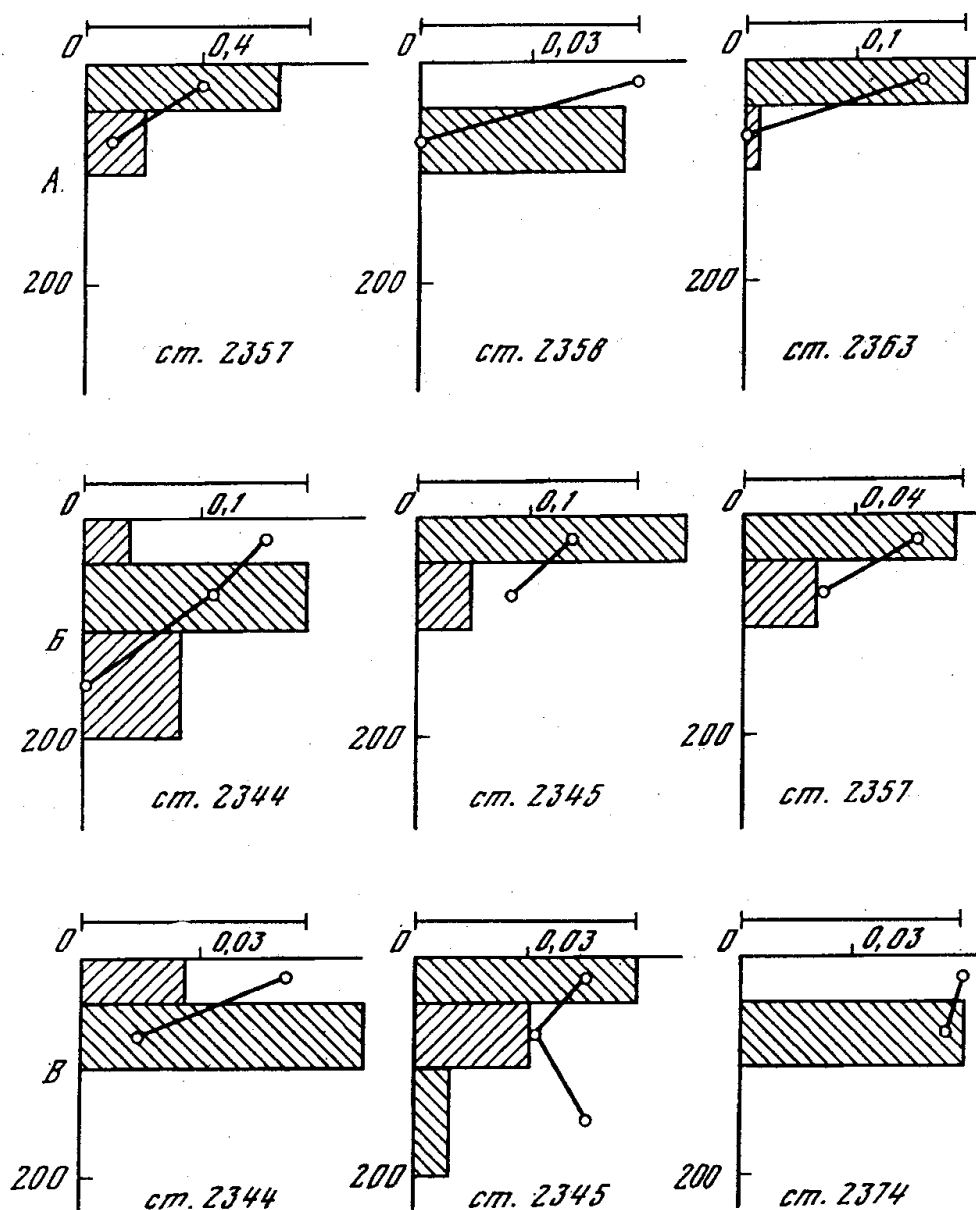


Рис. 2. Численность колоний сифонофор и доля их эвдоксий в Северной Пацифике

А — *Diphyes dispar*; Б — *Bassia bassensis*; В — *Abylopsis eschscholtzii*. По горизонтальной оси отложена численность (экз./м³), по вертикальной — глубина, в м. Верхняя шкала на каждом рисунке — доля эвдоксий в общей численности, общая длина шкалы соответствует 100%

Diphyes bojani

Обнаружен в Центральном субтропическом круговороте и вблизи Калифорнии, численность максимальна в прогревом поверхностном слое, где достигает 0,1 экз./м³. Доля эвдоксий в слое максимума высока, но у верхней границы главного термоклина, на глубинах 100—200 м увеличивается до 100%.

Bassia bassensis (рис. 2, Б)

По особенностям вертикального распределения этот вид не отличался от предыдущих, встречался в Центральном круговороте и в Калифорнийском районе, образовывал скопления плотностью до 0,2 экз./м² в прогревом поверхностном слое на глубинах 0—100 м. Эвдоксии были наиболее многочисленны в слое 0—40 м.

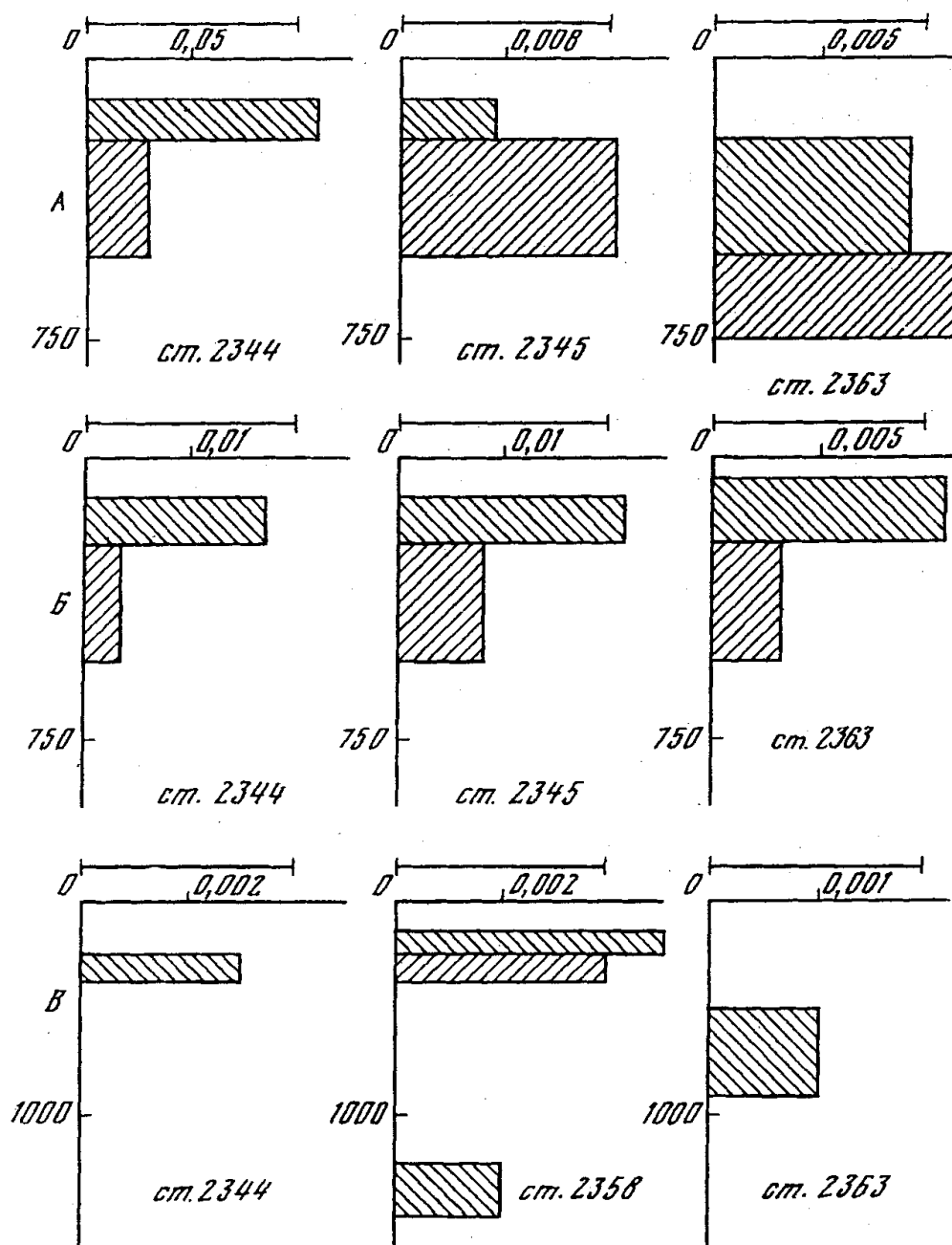


Рис. 3. Численность колоний сифонофор в Северной Пацифике

A — *Lensia meteori*; B — *Lensia fowleri*; B — *Chuniiphyes amygdalina*. По горизонтальной оси отложена численность (экз./м³), по вертикальной — глубина, в м

Lensia multicristata

Встречался в районе Субтропического круговорота и вблизи Калифорнии. В отличие от предшествующих видов он обитает в зоне главного термоклина, на глубинах 100—200 и 200—500 м. О вертикальной возрастной структуре популяции сведений нет, так как эвдоксии не идентифицированы.

Lensia meteori (рис. 3, A)

Один из наиболее широко распространенных видов, встречался везде, кроме Камчатского района. Как и предыдущий вид, предпочитал глубины главного термоклина, образуя максимумы численности на глубинах 100—200 и 200—500 м. Только в районе Коста-Риканского купола максимум численности поднимался до 50—100 м. Эвдоксии не идентифицированы.

Lensia subtilis

Сифонофоры этого вида встречались в Центральном субтропическом круговороте и вблизи Калифорнии в прогретом поверхностном слое при температуре около 23°C. Численность была максимальной на глубинах 0—40 и 40—100 м, достигая значений 0,2 экз./м³. Эвдоксии не идентифицированы.

Lensia achilles

Глубоководный вид, был встречен на всех полигонах субтропической Пацифики преимущественно на глубинах 500—1000 м и более, в главном термоклине и непосредственно под ним. Плотность животных была низкой и не превышала 0,01 экз./м³. Эвдоксии не идентифицированы.

Lensia fowleri (рис. 3, Б)

Этот вид встречен на трех полигонах: в районе Центрального субтропического круговорота, Калифорнии и Коста-Риканского купола. Обитает в верхней части главного термоклина, численность максимальна на глубинах 100—200 м, где достигает 0,01—0,02 экз./м³. Эвдоксии не идентифицированы.

Lensia ajax

Встречалась в Центральном субтропическом круговороте и близ Калифорнии в нижней части главного термоклина, обычно на глубинах 500—750 м и более. Численность была невысокой, достигая максимальных значений 0,01 экз./м³. Эвдоксии не идентифицированы.

Galetta chuni

Встречалась в Центральном субтропическом круговороте и у Калифорнии почти исключительно в самом верхнем прогретом слое при температуре 23°C, где ее численность может достигать 0,4 экз./м³. Эвдоксии не идентифицированы.

Abylopsis eschscholtzii (рис. 2, В)

Встречался на всех полигонах тропической и субтропической Пацифики, его численность была максимальной в поверхностном слое, на глубинах 0—40, реже 40—100 м, достигая значений 0,1 экз./м³. Эвдоксии всегда были наиболее многочисленными в слое 0—40 м.

Chuniphyes amygdalina (рис. 3, В)

Глубоководный вид, встреченный в Центральном субтропическом круговороте и вблизи Калифорнии в главном термоклине и ниже, на глубинах 300—1800 м. Численность его всегда была менее 0,01 экз./м³, эвдоксии не идентифицированы.

Stephanomia bijuga

Встречалась на всех полигонах субтропической и тропической Северной Пацифики, обычно в поверхностном прогретом слое. Численность максимальна на глубинах 0—40 и 40—100 м, где достигала величин 0,1—0,2 экз./м³. Эвдоксии были найдены лишь однажды (ст. 2358), на глубине максимума численности.

В заключение отметим, что вертикальное распределение массовых видов в общем соответствовало известным литературным данным, в частности, детальным наблюдениям в тропической части Индийского океана (Мусаева, 1973).

МИГРАЦИИ ЭВДОКСИЙ

Из-за большой вертикальной протяженности слоев блова разделение по вертикали максимумов численности полигастрических колоний и эвдоксий заметно только для одного вида, *Dimophyes arctica*. В других случаях лишь иногда можно отметить тенденцию более глубокого обитания эвдоксий, о чем упоминалось при описании распределения отдельных видов. Более тонкие различия можно выявить при сравнении центров тяжести гемипопуляций полигастрических колоний и эвдоксий (табл. 3). Из-за небольших различий полученных глубин центров относительно толщины слоев облова вряд ли возможно говорить о статистической достоверности различий. Однако и пройти мимо них никак нельзя, тем более что раньше распределение эвдоксий отдельно от колоний не рассматривалось.

По особенностям вертикальной возрастной структуры все массовые виды сифонофор делятся на две группы: (1) виды, у которых центр масс полигастрических колоний находится на большей глубине, чем центр масс эвдоксий: *Abylopsis eschscholtzii*, *Bassia bassensis*, *Eudoxoides spiralis*, и (2) виды, у которых центр масс эвдоксий находится глубже центра масс полигастрических колоний: *Chelophyes appendiculata*, *Dimophyes arctica*, *Diphyes bojani*. В этом списке, как и в табл. 3, представлены только те виды, у которых эвдоксии и полигастрические колонии одновременно встречались как минимум на трех станциях. Повторяемость результатов, которая наблюдалась для каждого из видов на всех станциях, позволяет с доверием отнести к предположению о реальности существования обеих групп, а, следовательно, и к реальности миграций эвдоксий.

Можно предположить, что у первой группы видов эвдоксии поднимаются вверх, где повышается концентрация мелкого зоопланктона — потенциальных жертв молодых колоний. Поэтому, когда из яиц появляются личинки и превращаются в ювенильные колонии, они оказываются более обеспеченными пищей, чем если бы они обитали на тех же глубинах, что и полигастрические колонии.

Эвдоксии второй группы обитают глубже полигастрических колоний: в субтропиках и тропиках — ниже прогретого поверхностного слоя в верхней части главного термоклина, у Камчатки — в теплом промежуточном слое. Эвдоксии и личинки, которым они дают жизнь, могут разноситься глубинными течениями, а затем, поднимаясь вверх в ходе онтогенеза, возвращаться поверхностными течениями к месту начала существования, совершая циркуляции в вертикальной плоскости, хорошо известные

Т а б л и ц а 3

Глубины (в м) центров масс гемипопуляций эвдоксий (вверху) и полигастрических колоний (внизу) сифонофор в Северной Пацифике

Вид	№ Станции							
	2297	2326	2344	2345	2357	2358	2363	2374
<i>Abylopsis eschscholtzii</i>	—	—	25	40	—	20	11	22
	—	—	58	47	—	—	11	35
<i>Bassia bassensis</i>	—	—	56	26	23	—	—	—
	—	—	88	28	33	—	—	—
<i>Eudoxoides spiralis</i>	—	—	25	41	20	20	—	—
	—	—	28	150	30	37	—	—
<i>Chelophyes appendiculata</i>	—	—	78	177	150	—	—	—
	—	—	71	37	40	200	—	—
<i>Dimophyes arctica</i>	451	498	350	350	—	—	—	—
	192	191	350	317	—	—	—	—
	—	—	29	83	20	—	27	—
<i>Diphyes bojani</i>	—	—	20	73	20	—	23	—

Таблица 4

Средняя численность (в экз./м²) массовых видов сифонофор в замкнутых олиготрофных и незамкнутых эвтрофных циркуляциях Северной Пацифики (в скобках — значения дисперсий)

Вид	Замкнутые олиготрофные циркуляции (ст. 2344, 2345)	Незамкнутые эвтрофные циркуляции (ст. 2297, 2326, 2357, 2358, 2356)
<i>Abylopsis eschscholtzii</i>	5,3 (0,3)	1,3 (1,9)
<i>Bassia bassensis</i>	16,6 (4,4)	1,5 (2,1)
<i>Eudoxoides spiralis</i>	4,6 (3,9)	4,7 (5,5)
<i>Chelophyes appendiculata</i>	11,3 (0,6)	6,6 (8,0)
<i>Dimophyes arctica</i>	8,8 (2,8)	65,5 (1,2)
<i>Diphyes bojani</i>	0,9 (0,1)	1,9 (1,3)

для многих планктонных видов (Рудяков, 1986). Возможность этого подтверждается циркуляцией вод Северной Пацифики: под Калифорнийским течением, на глубине около 200 м, проходит противотечение (Бурков, 1972), и вместе они могут составлять основу вертикальной циркуляции эвдоксий и личиночных колоний. Под Курильским и Камчатским течениями, на глубинах 300—400 м, существует система локальных циркуляций (Арсеньев, 1967), которые могут обеспечить сохранение эвдоксий и личиночных колоний сифонофор в пределах их основного биотопа.

В пользу нашего предположения свидетельствует то, что представители первой группы более обильны в водах Центрального субтропического круговорота и Коста-Риканского купола. Вследствие замкнутости этих циркуляций и олиготрофности вод на первом плане здесь стоит проблема питания молодежи. Напротив в районе Камчатки и Калифорнийского течения, в незамкнутых циркуляциях и эвтрофных водах, более важна проблема сохранения ареала. Именно здесь более многочисленны представители второй группы (табл. 4). Средняя численность видов, включенных в таблицу, для эвтрофных районов рассчитывалась либо по Камчатскому (ст. 2297, 2326, для холодолюбивого *Dimophyes arctica*), либо по Калифорнийскому району (станции 2357, 2358, 2356 для остальных видов). Отмеченная закономерность подтверждается для всех видов, кроме *Eudoxoides spiralis*, в этом случае средние численности практически равны. В половине случаев интервалы колебаний численностей в разных районах не перекрываются, подтверждая наши предположения.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОБЩЕЙ ЧИСЛЕННОСТИ ТАКСОЦЕНА СИФОНОФОР

(рис. 4)

В районе Камчатки выше холодного промежуточного слоя сифонофоры не встречались. Они появлялись в слое 100—200 м, и здесь численность их полигастрических особей была максимальной, достигая 0,3—0,4 экз./м³. В теплом промежуточном слое и глубже их численность падала, в то время как доля эвдоксий постепенно возрастала до 70—100% на глубинах 500 м и более. Глубже 1000 м встречались единичные представители *Marrus orthocanna*, *Dimophyes arctica*, *Muggiaea havock*, *Lensia reticulata*, *Clausophyes galeata*.

В Центральном субтропическом круговороте численность полигастрических сифонофор была максимальной в поверхностном прогревом слое и непосредственно под ним, достигая значений 0,8—1,0 экз./м³ в основном за счет мелких поверхностных видов. При этом эвдоксии составляли примерно половину численности в таксоцене. В слое главного термоклина численность полигастрических колоний снижалась примерно на порядок, а доля эвдоксий падала до 10—30%.

В Калифорнийском районе численность колоний также была максимальной в поверхностном 40-метровом слое, где достигала значений 1,0—4,8 экз./м³. Доля эвдоксий варьировала в широких пределах — от 35 до 79%. Глубже численность колоний

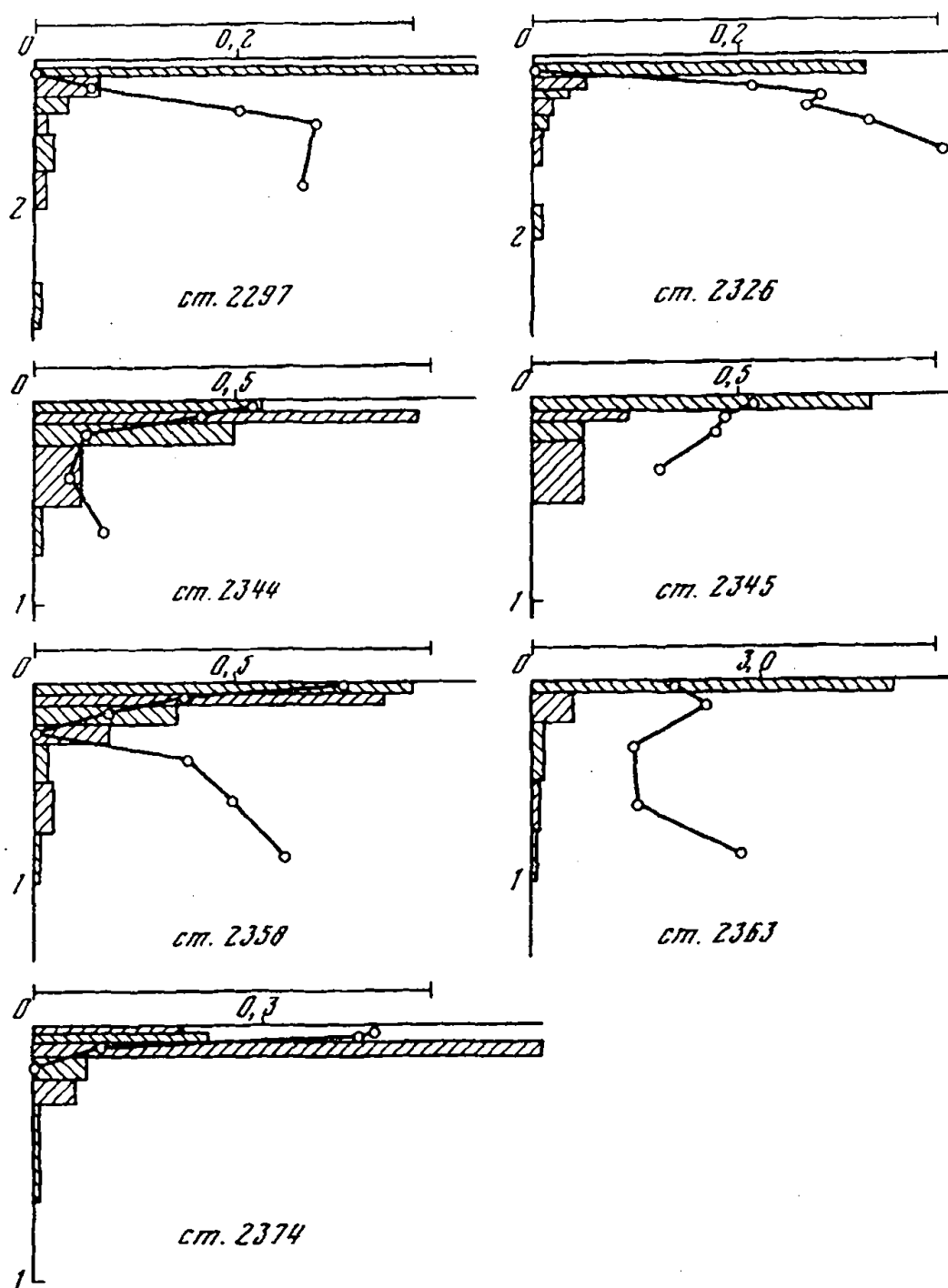


Рис. 4. Общая численность колоний сифонофор и доля их эвдоксий в Северной Пацифике

По горизонтальной оси отложена численность (экз./м³), по вертикальной — глубина, в м. Верхняя шкала на каждом рисунке — доля эвдоксий в общей численности, общая длина шкалы соответствует 100%

постепенно падала до 0,1 экз./м³ и менее в водах главного термоклина, где доля эвдоксий составляла 40—100%. Глубже 1000 м встретились лишь *Chuniphyes amygdalina* и *Lensia reticulata*.

В районе Коста-Риканского купола колонии сифонофор встречены только в диапазоне глубин 0—300 м. Их численность была максимальной непосредственно под поверхностным слоем, на глубинах 50—100 м, где достигала величины 0,7 экз./м³. В поверхностном слое и в верхней части главного термоклина численность падала до 0,1—0,2 экз./м³ и менее. Доля эвдоксий максимальна в поверхностном слое, где составляет 80—90%, а в слое максимума численности, и более глубоких слоях уменьшается до 10—20% и менее.

Т а б л и ц а 5

Средняя численность колоний сифонофор, средняя доля эвдоксий и их стандартные отклонения (ст. от.) в столбе воды в различных районах Северной Пацифики

Район	Численность, экз./м ²		Доля эвдоксий, %	
	среднее	ст. от.	среднее	ст. от.
Камчатский (ст. 2297, 2326)	74,6	8,3	28	7
Центральный субтропич. круговорот (ст. 2344, 2345)	130,4	36,0	39	7
Калифорнийский (ст. 2358, 1963)	174,8	100,7	56	17

Таким образом, максимум концентрации сифонофор в умеренных водах находится в холодном промежуточном слое, на больших глубинах, чем в других районах. В субтропических и тропических областях максимум численности поднимается и располагается либо в самом поверхностном слое 0—40 м, либо немного глубже. При этом на уровне всего таксоцена прослеживаются те же тенденции, что и при распределении массовых видов. В замкнутых циркуляциях эвдоксии поднимаются выше уровня обитания полигастрических колоний, в слое, предположительно более богатые потенциальными жертвами молодых колоний. В незамкнутых эвтрофных циркуляциях эвдоксии в целом обитают глубже полигастрических особей, повышая устойчивость ареала популяций.

ГОРИЗОНТАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СИФОНОФОР

Средняя численность колоний, средняя доля эвдоксий и значения их стандартных отклонений в различных районах представлены в табл. 5. В таблицу вошли данные по тем станциям, где были полностью обловлены эпи- и мезопелагиаль, — глубины, на которых обитает подавляющее большинство небольших, улавливаемых сетями, колоний. Район Коста-Риканского купола, где взята одна вертикальная серия, в таблице не представлен.

Общая численность сифонофор в столбе воды в среднем увеличивается в более низких широтах: у Камчатки она примерно в два раза ниже, чем в Центральном субтропическом круговороте или вблизи Калифорнии. Это связано, в первую очередь, с тем, что большинство сифонофор обитает в тропосфере океана, которая выклинивается в умеренных широтах. Численность сифонофор, видимо, зависит и от трофности вод: в районе Калифорнийского апвеллинга она выше, чем примерно на тех же широтах в Центральном круговороте.

Выше предполагалось наличие двух стратегий поддержания ареала и численности сифонофор в водах циркуляций, различающихся по замкнутости и трофности. Связь доли эвдоксий с выбором стратегии заметить не удалось. Очевидно, популяции сифонофор оказались достаточно приспособленными к существованию в различных условиях, и ни в одном из случаев не требуется достаточно большого числа эвдоксий, чтобы его можно было заметить на примере нашего немногочисленного материала. Доля эвдоксий коррелировала с общей численностью полигастрических колоний. Она была минимальной (около 1/3) в умеренных широтах и увеличивалась примерно до половины в субтропиках.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 93-04-6021).

ЛИТЕРАТУРА

- Арсеньев В.С. Течения и водные массы Берингова моря. М.: Наука, 1967. 134 с.
- Бурков В.А. Общая циркуляция вод Тихого океана. М.: Наука, 1972. 195 с.
- Маргулис Р.Я. Связь вертикального распределения сифонофор Мирового океана с границами водных масс // Журн. общей биологии. 1984. Т. 45. С. 472—479.
- Мусаева Э.И. Сифонофоры тропических районов Индийского океана. Дис. ... канд. биол. наук. М., 1973. 203 с.
- Рудяков Ю.А. Динамика вертикального распределения пелагических животных. М.: Наука, 1986. 135 с.
- Степаньянц С.Д. Сифонофоры района южной части Курило-Камчатского желоба и прилежащих акваторий // Тр. ИО РАН. 1970. Т. 86. Т. 222—236.
- Alvarino A. Bathymetric distribution of Chaetognata, Siphonophorae, Medusae and ctenophorae of San Diego, California // Pacific Sci. 1967. V. 21. P. 474—489.
- Leloup E. Siphonophores Calyphores de l'Océan Atlantique Tropical et Austral. // Bull. Mus. Hist. Nat. Belgique. 1934. N 6. P. 1—34.
- Mackie G.O., Pugh P.R., Purcell J.E. Siphonophore biology // Adv. Mar. Biol. 1977. V. 24. P. 97—262.
- Moore H.B. The zooplankton of the upper waters of the Bermuda area of the North Atlantic // Bull. Bingham Oceanogr. Coll. 1949. V. 12. P. 1—97.
- Patriti G. Contribution a l'étude de Siphonophores calicophores recueillies dans le Golfe de Gascogne. Note préliminaire. 2 // Rec. Trav. Stat. Mar. Endoum. 1965. N 54. P. 15—31.
- Preston F.W. The canonical distribution of commonness and rarity // Ecology. 1962. V. 43. P. 185—215, 410—431.
- Pugh P.H. The vertical distribution of the Siphonophores collected during SOND cruise, 1965 // J. Mar. Biol. Ass. U.K. 1974. V. 54. P. 25—90.

SIPHONOPHORES FROM THE NORTHERN PACIFIC

R.Ya. Margulis, A.L. Vereshchaka

Summary

Fifty-two species of Siphonophores were studied from the closing-net samples taken during 22th Voyage of R/V "Akademik Mstislav Keldysh". Species composition as well as their vertical and horizontal distribution were analyzed in four locations varying in hydrographical and trophical conditions. Relation of distributional patterns to these conditions was revealed and discussed. Evidences of the eudoxid migrations (both upward and downward) were found to exist, their direction being dependant on the trophical and hydrographical conditions in location.