———— МОРСКАЯ БИОЛОГИЯ ———

УДК 593.66

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГЛУБОКОВОДНЫХ СКЛЕРАКТИНИЕВЫХ КОРАЛЛОВ В АТЛАНТИЧЕСКОМ ОКЕАНЕ

© 2017 г. Н. Б. Келлер, Н. С. Оськина, Т. А. Савилова

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН. Москва, Россия e-mail: keller@ocean.ru; nsoskina@mail.ru; bottom51@mail.ru Поступила в редакцию 04.03.2015 г. После доработки 30.11.2015 г.

По собственным и литературным данным было изучено распространение глубоководных склерактиниевых кораллов на глубинах более 2 километров в Атлантическом океане. Показано, что глубоководные кораллы в видовом и численном отношении преобладают в восточной части океана. Некоторые виды (*Desmophyllum dianthus, Flabellum angulare* и др.) вообще не встречены в западной части. В тропической зоне северной Атлантики наблюдается противоположная картина распространения мелководных и глубоководных кораллов. Область вблизи Южноамериканского побережья характеризуется отсутствием глубоководных кораллов, что предположительно связано с присутствием барьера в виде глубинной части глобального океанического конвейера.

DOI: 10.7868/S003015741606006X

История изучения глубоководных склерактиниевых кораллов началась с 18-го века, но ревизия отдельных находок и приведение систематики в порядок относится к восьмидесятым годам XX века. Наиболее значимыми и полными оказываются работы Зибровиуса [17] и Кернса [11, 12], которые и являются основными источниками, согласно которым приводится таксономическое положение видов. В те же годы появились многочисленные публикации, посвященные разным аспектам экологии кораллов: размножению, питанию, характеру роста, поведению, а также закономерностям их зоогеографического распространения. В последнем пункте основной упор делался на связь с рельефом дна [3].

Известно, что в Мировом океане есть разнообразные вертикальные и горизонтальные барьеры, которые делят его на ряд географических областей. К ним относятся: материки, подводные горные хребты и пороги, разница в давлении, слой температурного скачка и граница проникновения света, океанские фронты на стыке холодных и теплых, поверхностных и глубоководных, соленых и опресненных течений. Однако собственно глубинным течениям уделялось недостаточное внимание. Течения в океанах служат морскими "дорогами" для небольших растительных и животных организмов, получивших название планктон. В состав планктона входят и личинки коралловых полипов. Личинки мелководных кораллов переносятся поверхностными течениями, личинки глубоководных - глубинными течениями. Если течения достаточно мощные, они могут

служить препятствием для проникновения личинок из одной географической области в другую.

В центре Атлантического океана с севера на юг протягивается Срединно-Атлантический хребет. В ряде мест он прорезан трансформными разломами, по которым придонные течения из одной части океана проникают в другую. Скорее всего, вместе с ними продвигаются и морские организмы.

Целью нашей работы был анализ имеющихся данных по видовому разнообразию склерактиниевых кораллов Атлантики, а также выяснение, имеется ли связь между их распространением и глобальным океаническим конвейером (то есть с системой поверхностных и глубинных течений).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Мы использовали собственные и литературные данные (таблица) о распространении одиночных кораллов в Атлантическом океане [3, 11, 12, 14–17]. Одиночные склерактинии обитают до глубины 6328 м, но основная их масса сосредоточена на шельфе и верхней части континентального склона. Поэтому во всех имеющихся банках данных по преимуществу представлены находки со станций, расположенных на глубинах менее 1000 м. В Атлантическом океане нам удалось найти сведения о распространении 27 видов глубоководных склерактиний с 152 станций. Во внимание брались находки, поднятые с глубин ниже 2000 м, поскольку только там могло проявляться влияние глубинных океанических течений. Некоторые из исследованных нами видов представлены единичными находками (например: Lep-

	Литературные источники						
Вид	Moseley 1881	Vaughan 1906	Cairns 1979	Cairns 1982	Zibrowius 1980	Келлер 2012	Keller 2014
F. marenzelleri		+	+	+	+	+	+
F. pseudostephanus						+	
L. discus	+		+			+	
C. ambrosia			+		+	+	+
C. sarsia					+	+	+
C. cornuformis			+			+	+
D. conicus					+	+	+
D. italicus	+				+	+	+
D. dianthus			+		+	+	+
S. nobilis	+				+	+	+
S. diadema						+	
S. variabilis	+		+			+	
Fl. angulare	+				+	+	+

Виды склерактиний и использованные литературные источники

topenus discus Moseley, 1881, Fungiacyathus pseudostephanus Keller, 1976, Caryophyllia sarsia Zibrovius, 1974). Максимальное количество находок: Flabellum angulare (19 станций), Caryophyllia ambrosia Alcock, 1898(15), Fungiacyathus marenzelleri (Vaughan, 1906) (15 станций). Остальные виды встречены на 2–14 станциях. Сведения по количеству экземпляров с каждой станции в литературе почти не представлены, поэтому мы были вынуждены ограничиться собственными данными, которые показывают, что количество особей одного вида может колебаться от 1 до 100, при этом некоторые из изученных видов обычно встречаются в единичных экземплярах.

Предполагая, что океанский глубинный конвейер является естественным барьером для распространения личинок полипов, мы наши станции положили на карту глубинной циркуляции (рис. 1a, 16; 2a, 26) [7].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Как видно из карт распространения изученных видов склерактиний, обитающих на глубине ниже 2000 м по всей акватории Атлантического океана, в их распространении наблюдается четко выраженная асимметрия. Основная масса видов обитает в восточной части Атлантики. В западной части этих видов значительно меньше, и они встречены только в северо-западной части Атлантики. В южной Атлантике, вблизи побережья Бразилии, обнаружен только вид *Deltocyathus italicus* и вид-космополит *F. marenzelleri* (рис. 1, 2).

На рис. За приведено распространение вида *Desmophyllum dianthus*. В своем широтном распространении он практически полностью ограничен восточной частью Атлантики, включая Средиземное море, и не пересекает ни глубинную часть океанского конвейера, ни Срединно-Атлантический хребет. В западной части встречена единичная находка этого вида у берегов Северной Америки. В южной Атлантике он отсутствует.

Вид *Flabellum angulare* распространен в основном в восточной части Северной Атлантики: на континентальном склоне и на Срединно-Атлантическом хребте, будучи ограничен глубинной частью океанского конвейера (рис. 3б). Отмечена единичная находка у североамериканского побережья (это может объясняться субъективностью определения исследователей).

Вид *Caryophyllia ambrosia*, судя по всему, имеет широкое распространение с севера на юг по всей восточной Атлантике. В западной Атлантике отмечены только 3 находки у североамериканского побережья. В южной Атлантике у берегов Южной Америки находок нет (рис. 3в). Судя по карте, вырисовывается связь между распространением этого вида и поверхностной частью глобального конвейера, что особенно четко видно в южной части восточной Атлантики.

На рис. 4а видно, что для вида *Deltocyathus conicus* Zibrovvius, 1980 характерно преимущественно восточное распространение, при этом отмечена единичная находка в западной части у берегов северной Америки и две находки в Карибском море. В Южной Атлантике этот вид не встречен.

Вид Solenosmilia variabilis Duncan, 1873 (рис. 46) ограничен восточной частью Северной Атлантики и не встречается в западной. Две находки этого вида расположены рядом с глубинной частью глобального конвейера, не пересекая его. В Южной Атлантике вид не обнаружен.

Вид *Stephanocyathus diadema* Moseley, 1876 (рис. 4г) имеет противоположную приуроченность и встречается только в западной Атлантике, в Карибском море и в Мексиканском заливе.



Рис. 1. (а) – Карта распространения склерактиний, обитающих на глубине ниже 2000 м по всей акватории Атлантического океана. Первая группа видов: *Fungiacyathus marenzellery* (Vaughan, 1906) – *1; Caryophyllia ambrosia* Alcock 1898 – *2; Desmophyllum dianthus* (Esper, 1794) – *3; Flabellum angulare* Moseley, 1876 – *4.* (б) – Тот же, что на рис. 1а, но с нанесенной на нем схемой глубоководного океанического конвейера. "Темная – глубинная компонента циркуляции, светлая – поверхностная компонента. Стрелками указаны направления переноса вод" [7].

Вид *Deltocyathus italicus* (рис. 4в) распространен равномерно в западной и восточной части Северной Атлантики. В отличие от других видов он встречен на континентальном склоне в водах вблизи Бразильского побережья.

Вид *Fungiacyathus marenzelleri*, имеющий широкое распространение во всем мировом океане, а не только в Атлантике, будет рассмотрен в отдельной статье.

ОБСУЖДЕНИЕ

Итак, коралловые полипы, прикрепленные к грунту, размножаются личинками, свободно плавающими в толще воды. В свое время их распространение связывали в основном с поверхностными течениями [10], а придонные глубинные течения оставались вне зоны внимания исследователей. Скорость глубинных течений измеряется сантиметрами в секунду, что дает километры в час, а вертикальная мощность течения достигает километра [7, 8].

Большинство личинок оседает в течение одного-двух дней после вымета из гастроваскулярной

ОКЕАНОЛОГИЯ том 57 № 2 2017

полости полипа. Некоторая же их часть остается в толще воды в течение нескольких недель и даже месяцев и разносится на значительные расстояния: перенос их течениями способствует широкому расселению видов. Интенсивность оседания плавающих личинок (планул) и скорость их роста зависят от внешних условий. Часть личинок одного и того же вида ползает по дну в поисках подходящего субстрата, другие плавают в толще воды над дном ротовым концом вперед. Спустя несколько дней они опускаются на дно и начинают искать место для осаждения, многократно пробуя грунт. Планулы многих видов стараются осесть по нескольку штук на одном участке. Полагают, что личинки выбирают наиболее благоприятный для данного вида субстрат. На 10-20-й день после оседания из планулы формируется молодой коральчик с личиночным скелетным остовом, состоящим в основном из арагонита с небольшой примесью кальцита [13]. Все вышесказанное исследовалось на мелководных рифообразующих кораллах, так как на больших глубинах мы лишены возможности эксперимента. Но по всей веро-



Рис. 2. (а) — Карта распространения склерактиний, обитающих на глубине ниже 2000 м по всей акватории Атлантического океана. Вторая группа видов: *Deltocyathus italicus* Michelotti, 1838 — 1; *Deltocyathus conicus* Zibrowius, 1980 — 2; *Stephanocyathus nobilis* (Moseley, 1873) — 3; *Stephanocyathus diadema* (Moseley, 1876) — 4; *Solenosmilia variabilis* Duncan, 1873 — 5; *Flabellum alabastrum* Moseley, 1873 — 6.

(б) – Тот же, что на рис. 2a, но с нанесенной на нем схемой глубоководного океанического конвейера. "Темная – глубинная компонента циркуляции, светлая – поверхностная компонента. Стрелками указаны направления переноса вод" [7].

ятности так ведут себя личинки и глубоководных полипов.

Личинки глубоководных кораллов, остающиеся не прикрепленными от нескольких дней до месяца, переносятся глубинными придонными течениями. В то же время, если течения достаточно мощные, они могут служить препятствием для проникновения личинок из одной географической области в другую. Остается не изученным вопрос: на какую высоту способны подняться планулы после вымета, в особенности это касается глубоководных видов. Мы склонны предполагать, что личинки большинства глубоководных видов кораллов не поднимаются особенно высоко над родителями. В качестве примера приведем наши исследования на горе Грейт Метеор на Срединно-Атлантическом хребте, где на глубинах 500 и 1140 м наблюдаются скопления в виде "лугов" (до 2000 экземпляров в траловом улове) мелких рожкообразных коралльчиков вида Caryophyllya calvery Duncan, 1873 [3]. Другой пример: в Курило-Камчатском желобе на глубинах около 5000 м найдены поселения из 60 и более экземпляров вида *Fungiacyathus marenzelleri*. Явно, личинки не уплывали далеко от места вымета и садились кучно, рядом с родичами [3].

Поскольку влияние рельефа и глубин подробно рассматривалось во многих из наших предыдущих работ [3], мы решили сравнить распределение кораллов в зависимости от прежде не принимавшегося во внимание фактора — наличия глобального океанического конвейера. По результатам обработки скважин глубоководного бурения в океане было установлено, что возникновение конвейера относится к середине миоцена [1].

Теперь перейдем к выявленным нами закономерностям распространения изученных глубоководных видов склерактиний в Атлантическом океане. Хотя степень изученности разных регионов океана разная, и Северная Атлантика изучена подробнее, чем Южная, не вызывает сомнения, что не только от количества материала зависит общая картина распределения кораллов. Ранее нами было отмечено, что в высоких широтах и в Тихом, и в Атлантическом океанах обитает всего четверть общего числа видов глубоководных



Рис. 3. (а) — Карта распространения вида *Desmophyllum dianthus* (Esper, 1794) — 1, (б) — Карта распространения вида *Flabellum angulare* Moseley, 1876 — 2, (в) — Карта распространения вида *Caryophillia amdrosia* Alcock 1898 — 3.

ОКЕАНОЛОГИЯ том 57 № 2 2017



Рис. 4. (a) — Карта распространения вида *Deltocyathus conicus* Zibrowius, 1980 - 1, (б) — Карта распространения вида *Solenosmilia variabilis* Duncan, 1873 - 2, (в) — Карта распространения вида *Deltocyathus italicus* Michelotti, 1838 - 3, (г) — Карта распространения вида *Stephanocyathus diadema* (Moseley, 1876) - 4.

склерактиний, причем число их видов в северном полушарии существенно превышает число видов, населяющих южное полушарие. Таким образом, следует признать, что фактически не существует симметрии по отношению к экваториальной плоскости в распределении склерактиниевых кораллов [5, 6]. Это хорошо прослеживается и на приведенных нами здесь картах распространения батиальных кораллов в Атлантическом океане. Не исключая значения геофизических и географических факторов, мы склонны считать, что наблюдаемая картина распределения фауны батиальных коралловых полипов в основном определяется не ими, а историей развития океана [6, 9].

Существует мнение, что на распределение видов кораллов влияет наличие центров видообразования. Однако наши предыдущие исследования по распределению глубоководных склерактиний привели нас к заключению, что этих центров вообше могло не сушествовать, и процесс завоевания больших глубин океана мог начаться в любой момент его постмезозойской истории и будет продолжаться и дальше, вплоть до времени нового становления теплого климата и глобального прогрева толщи океана, нового периода стагнации и аноксийного состояния глубинных вод, так как каждому виду свойственно стремление расширить свой ареал [5]. Поэтому мы этот фактор в данном исследовании не рассматриваем, а отмечаем области большего или меньшего видового разнообразия.

Как было показано выше, большее количество видов глубоководных кораллов приурочено к восточной части Атлантического океана (рис. 1, 2). Это в корне отличается от характера распространения литоральных и верхнебатиальных склерактиний.

Рассматривая распределение мелководных полипов по климатическим зонам, мы видим, что в восточной части бореальной зоны северной Атлантики встречено 40 видов полипов против 9-ти в западной. В субтропической зоне число видов в восточной и западной части северной Атлантики примерно одинаково: 62 и 55. В тропической зоне в западной части почти в 3 раза больше видов, чем в восточной: 116 и 37 [3, 6]. Меридиональная асимметрия в распределении многих групп донных беспозвоночных в низких широтах – широко распространенное явление, отражающее меридиональную продукционную асимметрию. Она связывается обычно с системой разнонаправленных круговоротов поверхностных вод у восточных и западных побережий одного и того же океана, возникающих в результате вращения Земли и действия сил Кориолиса [2, 3, 9].

Наши исследования показали, что глубоководные виды склерактиний в Северной Атлантике распределены по иному типу, противоположному тому, который свойственен мелководным

ОКЕАНОЛОГИЯ том 57 № 2 2017

полипам: глубоководных кораллов больше в восточной части океана, а мелководных — в западной. Причины такого явления пока не ясны. Можно лишь предположить, что это связано с наличием глубинной части придонного конвейера (рис. 1a, 2a).

Например, глубоководные виды: Desmophyllum dianthus и Solenosmilia variabilis встречены в восточной части Северной Атлантики и на Срединно-Атлантическом хребте, но отсутствуют у североамериканского побережья. Можно предположить, что хребет не служит непреодолимым препятствием к расселению, а только ограничивает его, а действительным препятствием является глубинная часть конвейера. Личинки не могут ее пересечь, и поэтому эти виды отсутствуют на североамериканском побережье. Другим интересным моментом нашего исследования является обнаружение разницы между распространением кораллов в северном и южном полушарии западной части Атлантики. Это выражается в отсутствии исследованных нами видов коралловых полипов в южной части западной Атлантики, тогда как у берегов северной и центральной Америки отмечены единичные находки этих видов. Ранее предполагалось, что основным препятствием распространения кораллов является рельеф дна, то есть наличие хребтов. По нашим картам видно. что наличие разломов в Срединно Атлантическом хребте позволило видам Caryophyllia ambrosia (рис. Зв) проникнуть из восточной части в западную. Следовательно, их отсутствие у южноамериканского побережья не может быть связано с рельефом, и скорее всего объясняется наличием барьера в виде подводной части глобального конвейера, который (рис. 1а, 2а) подходит здесь сравнительно близко к материку [7, 8].

Нами ранее [4] был установлен возраст нескольких из перечисленных здесь видов. Desmophyllum dianthus возник в плиоцене, Deltocyathus conicus в миоцене, Caryophyllia ambrosia – в плейстоцене. Поскольку вид Deltocvathus conicus возник в миоцене, у него, казалось бы, было достаточно времени для проникновения в южную часть западной Атлантики, но как указывалось выше, барьер глубоководного конвейера уже возник в миоцене. Глубинная часть глобального конвейера в Атлантическом океане идет от Антарктиды к экватору вдоль южноамериканского побережья и далее на север в высокие широты Северной Атлантики. Именно поэтому конвейер является препятствием, не дающим личинкам глубоководных кораллов видов, обитающих на североамериканском побережье расселяться в южном направлении и продвигаться в южноамериканский регион, хотя по остальным условиям этот регион им подходит, и нет других препятствий в виде горных хребтов. Поверхностные течения напротив идут от экватора вдоль южноамериканского побережья в высокие широты южного полушария к Антарктиде, что помогает мелководным видам расселяться в этом направлении. У южных берегов Американского континента обитает значительное количество мелководных видов (среди таких видов можно назвать *Caryophyllia cornuformis* Pourtales, 1868, *Stephanocyathus nobilis* Moseley, 1873 и др.) при почти полном отсутствии глубоководных [11].

выводы

 По собственным и литературным данным составлены карты распространения нескольких видов глубоководных склерактиниевых кораллов Атлантического океана, обитающих ниже 2000 м.

2. Отмечена приуроченность наибольшего числа видов глубоководных коралловых полипов к восточной части Атлантического океана.

3. Обсуждаются проблемы возникновения такой асимметрии. Высказано предположение о влиянии на такой тип распространения склерактиний не только рельефа дна, но и барьера в виде глубинной части циркумокеанического конвейера.

4. Сравнение распределения глубоководных кораллов с ранее изученным распределением мелководных полипов показало, что глубоководных кораллов больше в восточной части океана, а мелководных — в западной, иными словами, глубоководные виды этих организмов в Северной Атлантике распределены по типу, противоположному тому, который свойственен мелководным полипам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1. Басов И.А. Океанская и климатическая эволюция в миоцене // Природа. 1999. № 5. С. 18-27.
- 2. Зезина О.Н. Современные брахиоподы и проблемы батиальной зоны океана. М.: Наука, 1985. 247 с.
- Келлер Н.Б. Глубоководные склерактиниевые кораллы. М.: КРАСАНД, 2012. 384 с.
- 4. *Келлер Н.Б., Оськина Н.С., Николаев С.Д.* Новый подход к определению возраста глубоководных видов склерактиний на основании температурных диапазонов их обитания // Докл. РАН. 2009. Т. 425. № 2. С. 218–222.
- 5. *Келлер Н.Б., Пстернак Ф.А.* Фауна кораллов Антарктического шельфа и континентального склона

и вопрос о ее роли в процессе формирования современной глубоководной донной фауны // Океанология. 1996. Т. 36. Вып. 4. С. 583–587.

- 6. *Келлер. Н.Б., Пастернак* Ф.А. Возраст, пути формирования и особенности распространения в океане батиальной фауны склерактиний, горонарий и пеннатулярий (Anthozoa: Scleractinia, Gorgonacea, Pennatulacea) // Океанология. 2001. Т. 41. № 2. С. 259–265.
- 7. Кошляков М.Н., Сажина Т.Г. Гольдин А.Ю. Тихоокеанско-Антарктическая ячейка глобального океанического конвейера // Изв. РАН. Физ. атмосф. и океана. 2001. Т. 37. № 4. С. 520–527.
- 8. *Кошляков М.Н., Тараканов Р.Ю.* Перенос воды через субантарктический фронт и глобальный океанский конвейер // Океанология. 2011. Т. 51. № 5. С. 743–767.
- 9. *Кузнецов А.П., Пастернак Ф.А.* Возраст и генезис современной глубоководной донной фауны в свете представлений о геологической истории океана и климате Земли // Изв. РАН. Сер. биол. 1992. № 2. С. 255–261.
- Сорокин Ю.И. Экосистемы коралловых рифов. М.: Наука, 1990. 503 с.
- 11. *Cairns S.D.* The deep-water Scleractinia of the Caribbean sea and adjacent waters // Stud. Fauna Curacao and other Caribbean islands. 1979. V. 67. № 180. 341 p.
- Cairns S.D. Antarctic and Subantarctic Scleractinia // Antarctic Research Series. 1882. V. 34(1). P. 1–74.
- Lewis J.B. Settlement and growth factors influencing distribution of some Atlantic corals // PCRS-2. 1974. V. 2. P. 201–206.
- Keller N.B. Deep-sea fauna of European seas: An annotated species check list of benthic invertebrates living deeper than 2000 m in the seas bordering Europe. Scleractinia // Invert. Zool. 2014. V. 11. № 1. P. 248– 253.
- Moseley H.N. On the deep-sea Madreporaria // Voyage H.M.S. "Challenger" Rept. Scient. Results. Zool. London, 1881. V. 2. Part. 7. P. 127–208.
- 16. Vaughan T.W. Reports on the scientific results of the expedition to the eastern tropical Pacific by the U.S. Fish commission steamer "Albatros" from october 1904 to march 1905. Part 6: Madreporaria // Bull. of the Museum of Comparative zoology. 1906. Harvard. V. 50. N
 ^o 3. P. 61–72.
- 17. Zibrowius H. Les Scleractiniares de Mediterranee et de l'Atlantigue nord-oriental // Mem. De l'Institute Oceanographique, fond. Albert 1-er, Prince de Monaco, 1980. № 11. 284 p.

Distribution of Deep-Water Scleractinian corals in the Atlantic Ocean

N. B. Keller, N. S. Oskina, T. A. Savilova

This study of the distribution of deep-water Scleractinian corals in the Atlantic Ocean in the depths of two kilometer and more was based on the existing and new data. It appears that these corals are more diverse and numerous in the eastern part of the ocean. Some of the species (*Desmophyllum dianthus, Flabellum angulare,* and others) have been never found in the western part. In the tropical zone of the Northern Atlantic the shallow water and deep-water corals distributed in opposing fashions. The areas closer to South American coast have no deep-water corals. This fact is presumably related to the presence of a barrier in the form of a deep-water part of the global oceanic conveyor.