

УДК 595.315

Расселение брахиопод и пикногонид в Арктическом бассейне: пути и преграды

О.Н. Зезина*, А.К. Райский

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН
Россия 117997, Москва, Нахимовский проспект, 36¹

Received 3.09.2010, received in revised form 10.09.2010, accepted 17.09.2010

Рассмотрены разные стратегии позднекайнозойского расселения донных беспозвоночных в Арктическом бассейне на примере прикрепленных седиментаторов (*Brachiopoda*) и подвижных хищников – морских пауков (*Puspogonida*). Для обеих групп выявлено решающее значение гидрологических факторов: расположение круговоротов поверхностных и промежуточных вод, направление течений, вертикальная структура вод. Показано, что для тех немногих видов брахиопод (7 видов), которые населяют Арктические шельфы и склоны Евразии, многоступенчатость (градиентность) проникновения из Атлантического океана на восток лимитируется степенью их толерантности к условиям температуры в атлантической прослойке промежуточных вод. Виды брахиопод, имеющие широкие арктическо-бореальные ареалы, в арктических условиях имеют замедленный темп роста и увеличенную продолжительность жизни, по сравнению с таковыми в бореальных условиях. По-видимому, брахиоподы существуют в морях Арктики на пределе своих возможностей. Для пикногонид (43 вида и подвида 21 рода из семи семейств) выявлены два источника заселения (из Атлантического и Тихого океанов) и существование высокоширотных эндемичных видов и подвидов. Отмечено сохранение ювенильных признаков у половозрелых размножающихся форм, популяция которых обнаружена на опресненных и холодноводных мелководьях Карского моря экспедицией 54-го рейса НИС «Академик Мстислав Келдыш» в сентябре 2007 г.

Ключевые слова: *Brachiopoda*, *Puspogonida*, географическое распространение, вселение в Арктику, педоморфоз.

Расселение донных животных макрофауны, обитающих в настоящее время в Арктическом бассейне, удастся проследить только начиная с плейстоцена. По крайней мере, для брахиопод, имеющих североциркумполярные арктическо-бореальные ареалы (*Hemithyris psittacea* и *Glaciarcula spitzbergensis*), самые ранние находки в Западной Европе и на Японских островах известны с миоцена (Elliott, 1956), а на Таймырском по-

луострове (в бассейне реки Пясины) – только из отложений Казанцевского горизонта риссвюрмского межледниковья (Зезина, 1997а).

Основными геоморфологическими преградами к заселению Северного Ледовитого океана считаются так называемые мосты (рис. 1), отделявшие в плиоцене Арктический бассейн от Северной Атлантики и Северной Пацифики. Представленные в современном океане подводными хребтами Гаккеля, Ло-

* Corresponding author E-mail address: kap@ocean.ru

¹ © Siberian Federal University. All rights reserved

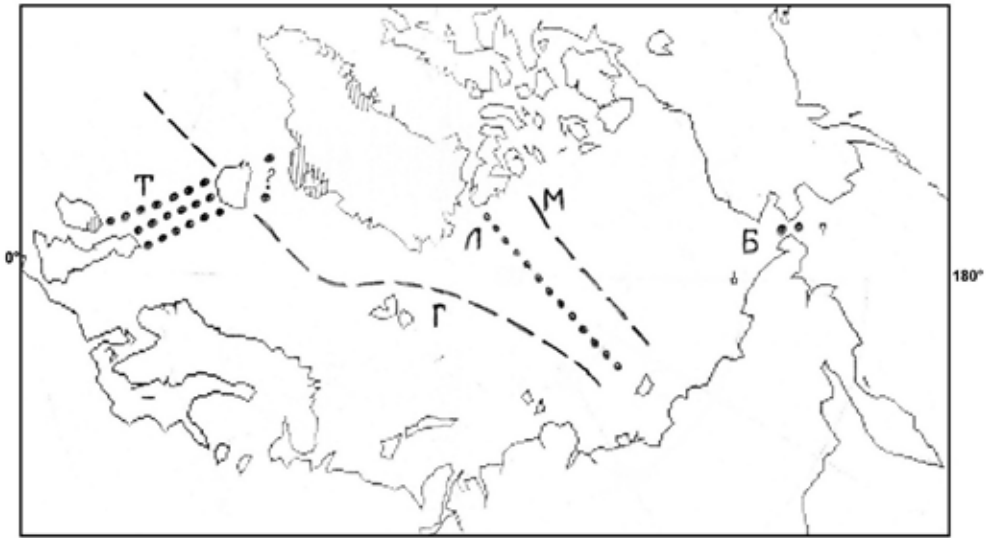


Рис. 1. Геоморфологические барьеры для распространения бентосных фаун в плиоцене (по Гладенкову, 1978 ex parte). Пунктиром показаны подводные хребты: Г – Гаккеля, М – Менделеева; точками – гипотетические «мосты»: Т – Туле, Б – Берингийский, Л – хребет Ломоносова; штриховкой обозначены нахождения нижнекайнозойских базальтов

моносова, хребтом Альфа и поднятием Менделеева, эти преграды до сих пор разделяют в пределах глубинных вод подводные котловины Нансена, Амундсена (или Фрама), Макарова и Подводников, определяя существование у северных окраин Евразии и Америки двух сильно различающихся бассейнов. С одной стороны – Американо-Евразийская котловина, по терминологии Вебер (Weber, 1989), включающая, кроме котловин Макарова и Подводников, огромную древнюю глубоководную Канадскую котловину со своими особенностями гидрологии и гидрохимии (Фролов и др., 2005; Обзор, 2008) и имеющую периодическую связь с Тихим океаном. С другой стороны – Евразийская котловина, представляющая собой набор узких трансокеанических котловин, разделенных подводными хребтами, но открытых в настоящее время к Атлантическому океану в пределах поверхностных и промежуточных вод.

Круговороты поверхностных вод отчетливо обрисовывают гидрологические различия этих двух «половин» Северного

Ледовитого океана (рис. 2), а проникновение атлантических вод в Арктический бассейн объединяет эти районы на глубинах материкового склона и части шельфа (рис. 3). По данным, приведенным в работе А.П. Лисицына (1978), промежуточные воды в районе Новосибирских островов отходят от берегов Евразии к берегам Северной Америки, вливаясь в антициклонический круговорот Американо-Евразийской котловины. Существование слоя теплых атлантических вод – долговременное (по крайней мере, многолетнее, по данным ААНИИ) явление, определяющее постоянный характер вселения атлантических видов в Арктику (Обзор..., 2008).

Если в историческом плане преградами к заселению и распространению макробентоса остаются геоморфологические характеристики и, в частности, многократное прерывание и восстановление связи с Северной Пацификой, то для распространения современной фауны именно гидрологические характеристики играют определяющую роль.

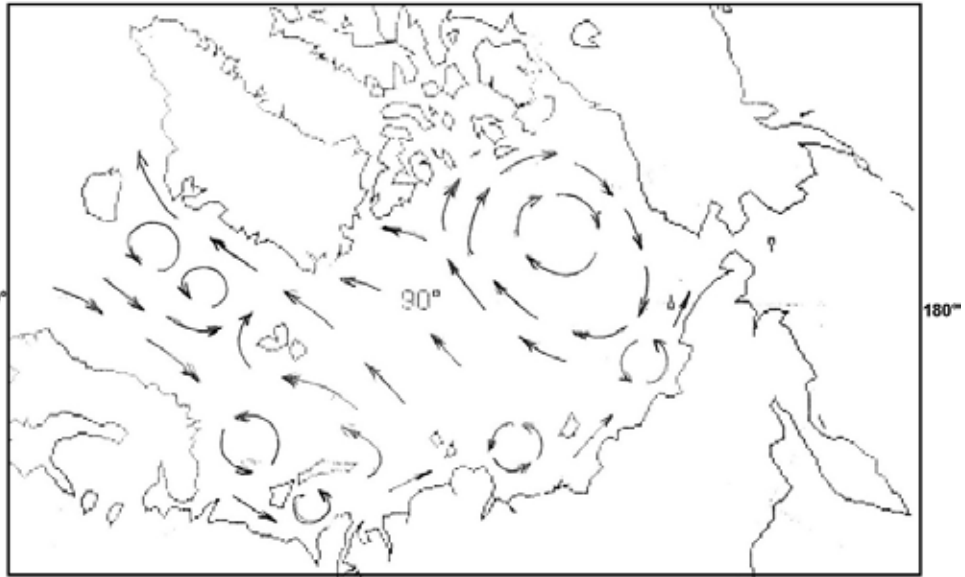


Рис. 2. Схема течений и круговоротов поверхностных вод в бассейне Северного Ледовитого океана (по Нерман, 1989)

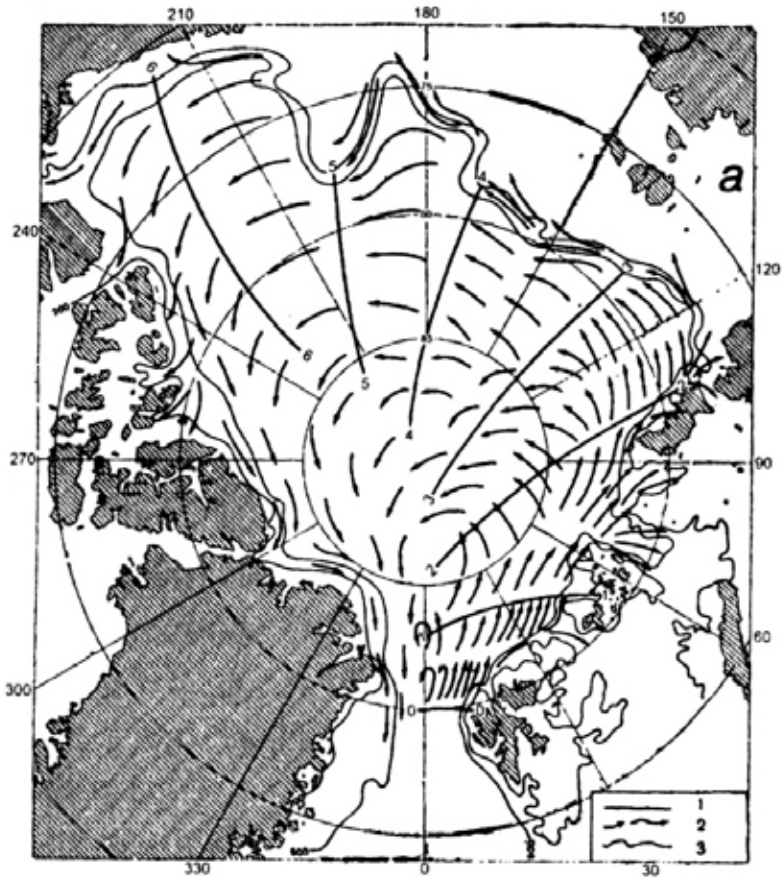


Рис. 3. Схема движения атлантических вод в слое 300-500 м в центральной части Арктического бассейна (по Тимофееву, 1960)

С теплыми промежуточными атлантическими водами вдоль склона Евразийского континента проникли в Арктический бассейн мелкораковинные эврибионтные виды брахиопод: *Novocrania anomala* (Muller, 1776) – до о. Белый восточнее Шпицбергена и *Cryptopora gnomon* Jeffreys, 1869 – до о. Грэм-Белл восточнее Земли Франца-Иосифа. А один из видов пикногонид *Nymphon giltayi* Hedgpeth, 1948, известный ранее только у Ньюфаундленда, обнаружен в 2007 г. (54-й рейс НИС «Академик Мстислав Келдыш») восточнее Новой Земли, на южном склоне желоба Святой Анны.

Материалы и методы

Помимо значительного объема литературных данных, авторами использованы результаты собственной обработки коллекций, собранных отечественными и международными экспедициями начиная с 1950-х гг. и хранящихся в Зоологическом институте РАН и в Институте океанологии им. П.П. Ширшова РАН. Существенным вкладом явились собственные данные по обработке траловых сборов в сентябре 2007 г. в 54-м рейсе НИС «Академик Мстислав Келдыш», выполненных под руководством д.б.н. С.В. Галкина в Карском море сотрудниками лаборатории донной фауны океана Института океанологии. Участникам этого рейса авторы рады выразить свою глубокую признательность за предоставление полученных ими материалов.

Результаты и их обсуждение

Особенности распространения и морфологии высокоширотных брахиопод

Крупнораковинные, морфологически продвинутые брахиоподы, широко распространенные в Атлантическом океане,

Terebratulina retusa (L., 1758), *Dallina septigera* (Loven, 1840), *Macandrevia cranium* (Muller, 1776), как и многие таксоны из других систематических групп североатлантического макробентоса, не заходят восточнее Мурманского берега (рис. 4), где прослеживается граница Бореальной и Арктической биогеографических областей, соответствующая современному расположению Северного полярного фронта.

Таким образом, заселение Северного Ледовитого океана с атлантической стороны является многоступенчатым (градиентным) и определяется гидрологией бассейна (системой течений и структурой вод), а также пределами климатической толерантности видов. Перспективы дальнейшего продвижения видов на восток связаны только с возможностями дальнейшего потепления Арктики.

Успешно освоившимися в Арктических морях можно считать североциркумполярные арктическо-бореальные виды. Среди брахиопод это *Glaciarcularia spitzbergensis* (Davidson, 1852) и *Hemithyris psittacea* (Gmelin, 1790). Первый из них происходит из бореальной Атлантики (близкие виды этого рода известны у Галифакса и берегов Португалии) и обнаруживается в плейстоценовых отложениях юго-западной части Скандинавского полуострова и на Таймыре. *G. spitzbergensis* в Арктике обитает при температуре до минус 1,7 °С и солености не менее 32,68 ‰ (Зезина, 1990), потому в Белое море не заходит. Если в бореальных водах обычны раковины *G. spitzbergensis* длиной 13 мм, то на мелководьях севернее Новосибирских островов самый крупный экземпляр из сборов э/с «Полярштерн» достигает длины лишь 10,2 мм (Зезина, 1997б). Второй из упомянутых видов брахиопод, *H. psittacea*, имеет тихоокеанское происхождение. В Арктике он обнаруживается при температу-

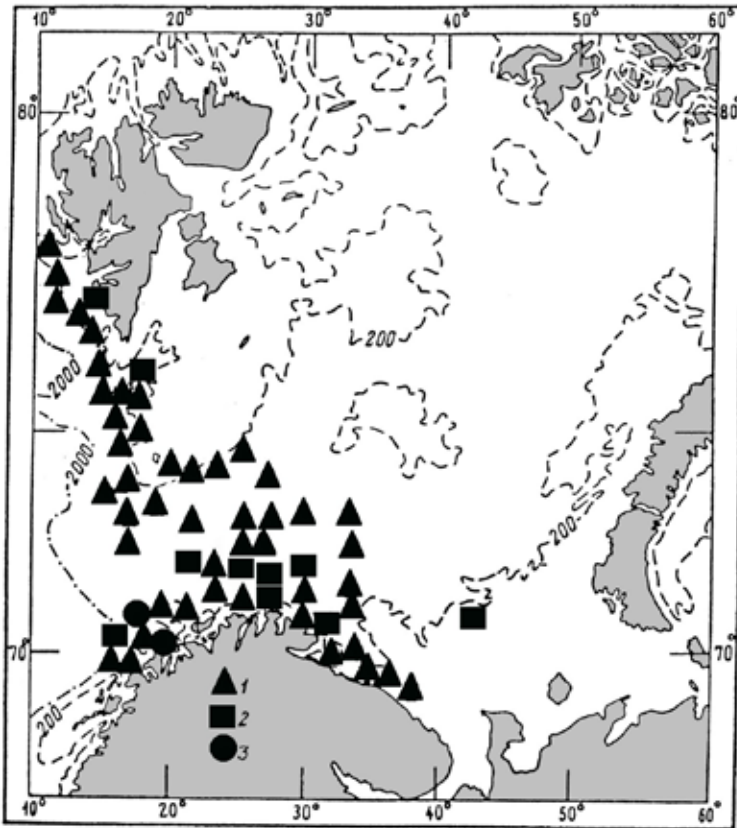


Рис. 4. Распространение бореальных видов брахиопод у берегов России и Норвегии. 1 – *Terebratulina retusa*, 2 – *Macandrevia cranium*, 3 – *Dallina septigera*

ре до минус 1,8 °С. Раковины, достигающие в бореальных водах длины 30 мм, на шельфе Сибири тугорослы (Зезина, 1999). В архипелаге Семи островов (Баренцево море) при десяти кольцах замедленного роста (предположительно годовых) длина раковин этого вида достигает 23 мм, а в южной части Карского моря при 12 таких кольцах не превышает 13 мм. В южной части желоба Святой Анны у северо-восточной оконечности Новой Земли встречены живые особи, прекратившие свой рост в длину на 8-м году жизни, но их раковины продолжали прирастать по переднему и боковым краям, формируя еще пять колец замедленного роста и образуя очень выпуклые тугорослые сенильные раковины (рис. 5).

Максимальная плотность *H. psittacea* в сибирских морях в 7 раз меньше, чем на

юго-западе Баренцева моря. Очевидно, что в арктических морях этот вид обитает при менее благоприятных для него условиях, чем в водах бореальных морей, но при меньших размерах высокоширотные брахиоподы оказываются более долгоживущими, по сравнению с тепловодными (Зезина и др., 2009).

Вся группа современных брахиопод в целом освоила арктические моря очень слабо: в бассейн Северного Ледовитого океана заходят только 7 из 390 видов, известных на сегодня в Мировом океане. Эти животные не показали каких-либо признаков высокоширотного видообразования. Можно считать, что брахиоподы Арктического бассейна существуют и размножаются в настоящее время на грани своих возможностей.

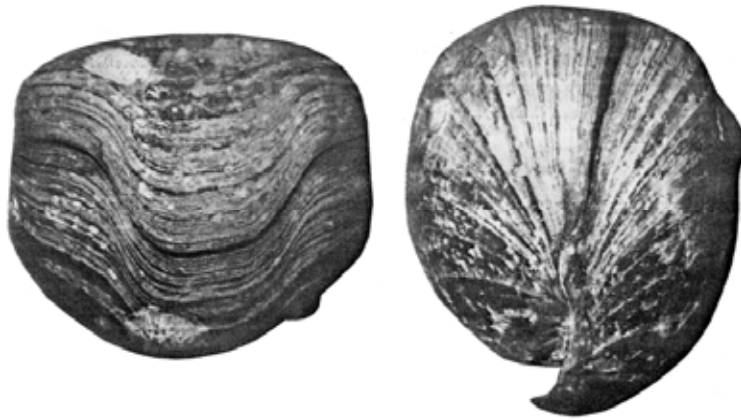


Рис. 5. Кольца нарастания на раковине *Hemithyris psittacea* с южного склона желоба Святой Анны («Академик Мстислав Келдыш», 54-й рейс, 2007 год, станция 4988)

*Особенности распространения
и морфологии высокоширотных
пикногонид*

Морские пауки (Pycnogonida) демонстрируют другой пример освоения Арктики. Среди них обнаружены не только виды атлантического и тихоокеанского происхождения, но также и эндемики, сформировавшиеся автохтонно (в основном, географические подвиды). При этом наибольшее количество эндемиков находим в шельфовых морях Евразии.

С запада на восток количество видов пикногонид в Арктических морях Евразии уменьшается (рис. 6). Северный полярный фронт, определяющий в настоящее время границу Бореальной и Арктической биогеографических областей, отсекает первую четверть видов и подвидов, заходящих в Арктические моря из Северной Атлантики. Следующий барьер встречаем на границе моря Лаптевых и Восточно-Сибирского, где из 26 видов и подвидов остается только 15, то есть теряется еще более одной трети таксонов видового и подвидового ранга.

При рассмотрении схемы поверхностной циркуляции вод (Негман, 1989; Фролов и др., 2005) становится ясно, что у Новосибирских островов существенно меняется модель по-

верхностной циркуляции: северо-восточный вынос вод из моря Лаптевых и северо-западный – из Канадской котловины (рис. 2) не способствуют продвижению фауны на восток Евразийских морей, а скорее препятствуют. И гидрологические препятствия для шельфовой и склоновой донной фауны, по видимому, можно считать наиболее важными и, вероятно, даже более существенными, чем геоморфологические. Фауна Карского моря и моря Лаптевых оказывается в значительной мере изолированной, что согласуется с появлением эндемичных видов и подвидов в этих морях.

Геоморфологические препятствия определяли исторические возможности заселения морей Арктики. Только в кайнозое возникла возможность проникновения североатлантической фауны хотя бы в западную часть Северного Ледовитого океана. Открытие и закрытие Берингова пролива регулировало периодичность поступления северотихоокеанской фауны, а малая глубина пролива ограничивала возможности проникновения в Арктические моря глубоководных форм. Недавнее заселение Арктики очевидно по значительно более южному (на широте 40 градусов) расположению Субарктическо-

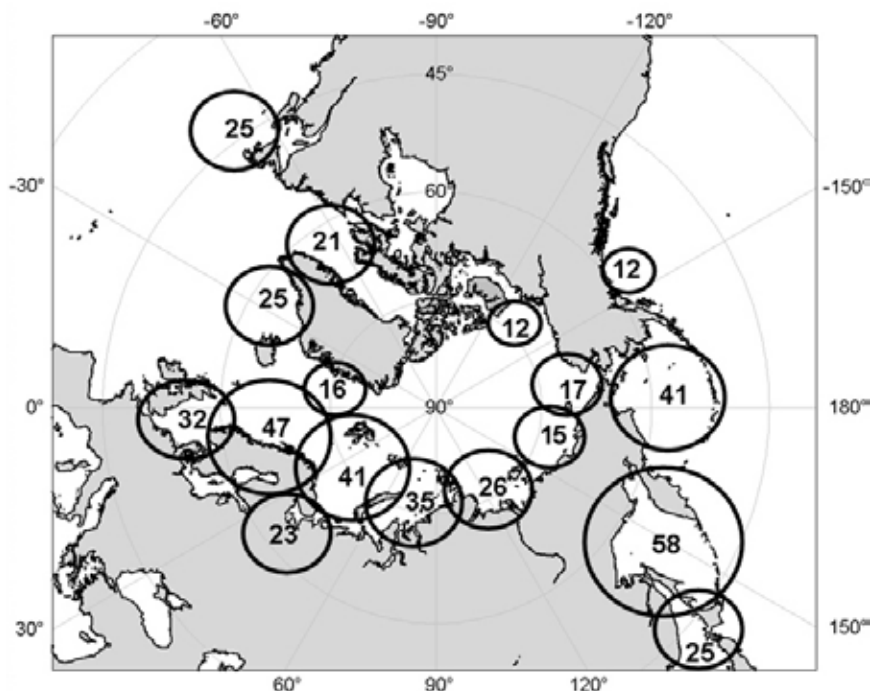


Рис. 6. Общее количество видов и подвидов пикногонид в каждом из высокоширотных морей Северного полушария

го фронта в Атлантическом океане 18 тысяч лет назад, в голоцене (Дмитренко и др., 2009). Это подтверждается также распространением радиоларий в позднекайнозойских осадках (Кругликова и др., 2007; Kругlikova et al., 2009). Большая изменчивость представителей рода *Nymphon*, по данным Лозина-Лозинского (1935), и формирование современных подвидовых таксонов также предполагают недавнее вселение пикногонид в Арктику и вероятное продолжение этого процесса в настоящее время.

Вселение пикногонид в Арктику из Атлантического океана наиболее наглядно на примере атлантическо-североевразийских видов (рис. 7), из которых до Чукотского моря доходит только один вид. Пикногониды с пацифическо-восточноледовитоокеанским типом ареала (рис. 8) дают пример проникновения в Чукотское море пяти видов из Северной Пацифики. Здесь граница их рас-

пространения соответствует границе Арктической и Бореальной биогеографических областей, выявленной для многих систематических групп донных беспозвоночных (Ушаков, 1952; Василенко, 2008; Сиренко и др., 2008).

Арктический шельф Северной Америки беден видами, что может быть следствием гидрологических преград, однако определенную роль может играть меньшая степень изученности североамериканского шельфа и склона по сравнению с таковой евразийского шельфа.

Среди высокоширотных пикногонид отмечается формообразование путем сохранения ювенильных признаков у половозрелых и размножающихся особей. В отличие от признаков недоразвития и упрощения, наблюдаемых в процессе эволюции многих систематических групп беспозвоночных животных, у морских пауков могут сохра-

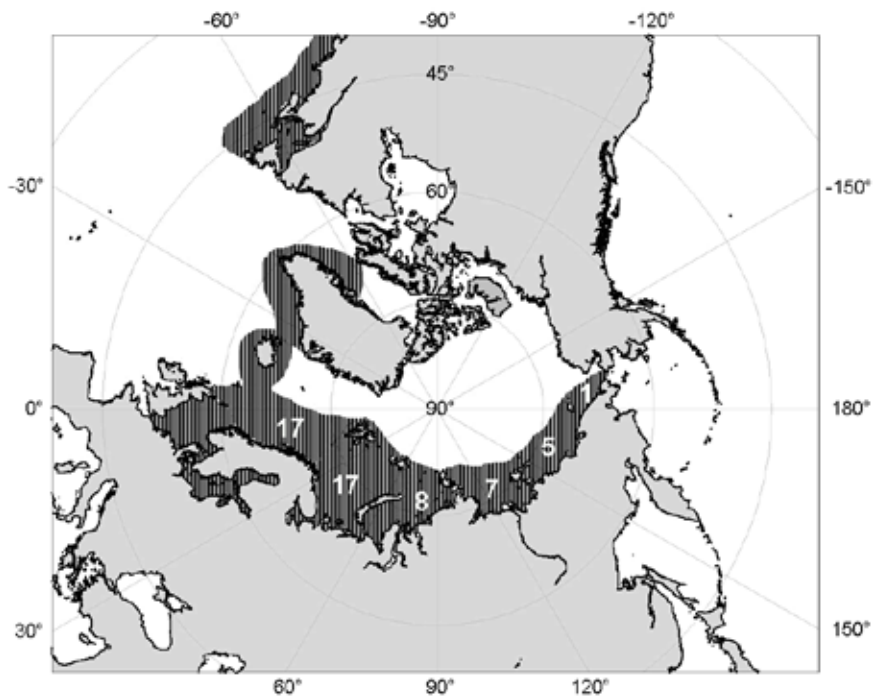


Рис. 7. Количество видов и подвидов пикногонид (числа на рис.) с атлантическо-североевразийским типом ареалов в морях Евразии

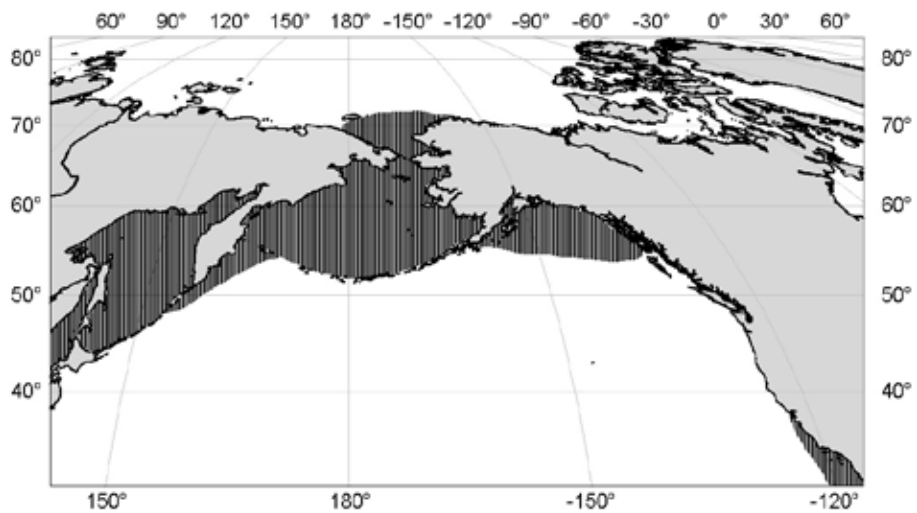


Рис. 8. Распространение пикногонид с пацифическо-восточноледовитоокеанским типом ареалов

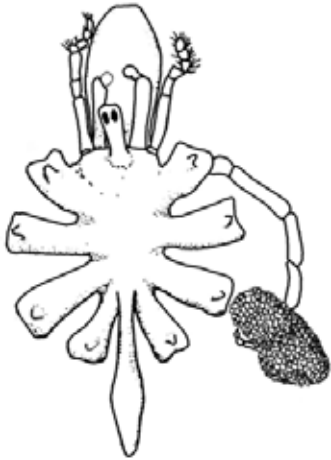


Рис. 9. Половозрелый экземпляр *Achelia borealis japonica* (по Лозина-Лозинскому, 1933)

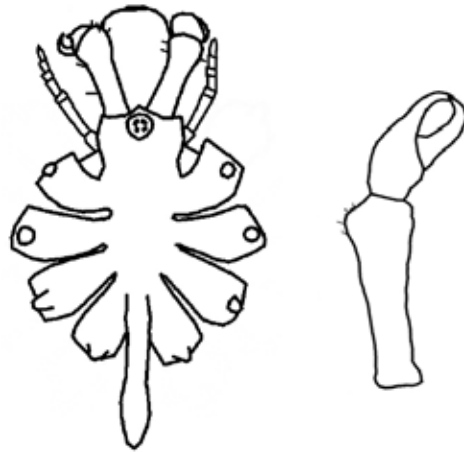


Рис.10. Половозрелый экземпляр *Achelia borealis neotenica* из сборов НИС «Академик Мстислав Келдыш», 54-й рейс, 2007 г

няться клешни на первой паре конечностей (хелифор), характерные для молодых особей (Турпаева, 1989). С возрастом эти клешни, как правило, редуцируются. Ранее педоморфоз у пикногонид (половое созревание и размножение при незаконченном физическом развитии особей) как эволюционно закрепленное свойство был известен только для глубоководных видов (Шимкевич, 1929; Турпаева, 1989). Это было показано на *Colosendeis angusta* Sars, 1877 (из сборов э/с «Витязь» в Японском желобе) и на *Ascorhynchus abyssi* Sars, 1881 (из сборов э/с «Полярштерн» в районе хребта Ломоносова).

На примере рода *Achelia* удалось выявить процесс высокоширотного педоморфного видообразования: на холодных и опресненных мелководьях Карского моря обнаружена целая популяция *Achelia borealis neotenica* (Крапп, 1986) – подвида, известного первоначально по единственному экземпляру из пролива Югорский Шар и отличающегося от исходного северотихоокеанского подвида *Achelia borealis japonica* (Losina-Losinsky, 1933) сохранением клешней на хелифорах половозрелых и размножающихся особей (рис. 9, 10).

Заключение

Таким образом, подвижные хищные пикногониды имеют более продвинутую форму проникновения, расселения и эволюционного развития в арктических морях, чем брахиоподы, прикрепленные сестонофаги-седиментаторы. Однако и те и другие в своем современном распространении в наибольшей мере зависят от гидрологических условий (направления течений и расположения теплой промежуточной прослойки атлантических вод), в то время как сам факт вселения в Арктику прямо или косвенно связан с условиями геоморфологического характера (раскрытия путей из Атлантического океана, погружения подводных хребтов, подъема и опускания Берингии). При вселении в Арктику осуществляются различные стратегии: брахиоподы проявляют тугорослость и увеличение продолжительности жизни без признаков видообразования; пикногониды – задержку индивидуального развития с сохранением ювенильных морфологических признаков, что может расцениваться в качестве тенденции к высокоширотному видообразованию.

Распространение пикногонид в Арктике позволяет считать их позднекайнозойскими вселенцами преимущественно из северной части Атлантического океана. Основанием для такого суждения являются: обилие высокоширотных подвидовых таксонов; раздвинутые границы распространения видов и подвидов вдоль северных шельфов и склонов Евразии; постепенное уменьшение количества таксонов с запада на восток, за исключением Чукотского моря, где происходит вселение тихоокеанских таксонов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ № 09-05-00868.

Список литературы

Василенко С.В. (2008) Состав, распределение и биогеографическая структура фауны Cumacea (Crustacea, Peracarida) Чукотского моря В: Исследования фауны морей. Вып. 61(69), с.111-134.

Гладенков Ю.Б. (1978) Морской верхний кайнозой северных районов. М.: Наука, 250 с.

Зезина О.Н. (1990) Брахиоподы северных окраин Сибири В: Исследования фауны морей. Вып. 37(45), с. 139-146.

Зезина О.Н. (1997а) Современные брахиоподы в составе естественного донного биофильтра морей России. М.: Издание Палеонтологического института РАН, 85 с.

Зезина О.Н. (1997б) Современные замковые брахиоподы в сборах экспедиционного судна «Полярштерн» (1993 и 1995 гг.) на шельфах и склонах северных морей России В: Бентос северных морей Евразии: Сборник научных трудов / под ред. А.П. Кузнецова и О.Н. Зезиной. М.: Изд-во ВНИРО, с. 71-74.

Зезина О.Н. (1999) К размерной и возрастной характеристике современных брахиопод в северных морях России В: Адаптации животных и растений к условиям арктических морей: материалы Международного семинара памяти академика Е.М. Крепса (Мурманск, 11-13 мая 1999 г.). Апатиты, с. 68-70.

Зезина О.Н., Райский А.К., Турпаева Е.П. (2009) Эколого-морфологические и эволюционные особенности донных беспозвоночных в Арктическом бассейне на примере брахиопод и пикногонид В: Вестник Архангельского государственного университета. Серия «Прикладная геоэкология». 79: 70-80.

Лисицын А.П. (1978) Процессы океанской седиментации. М.: Наука, 266 с.

Лозина-Лозинский Л.К. (1933) Pantopoda восточных морей СССР В: Исследования морей СССР. Вып. 17, с. 43-80.

Лозина-Лозинский Л.К. (1935) Pantopoda арктических морей СССР В: Материалы по изучению Арктики. Т.4, с. 1-140.

Обзор гидрометеорологических процессов в Северном Ледовитом океане за 2007 год. (2008) ААНИИ, Санкт-Петербург, 80 с.

Сиренко Б.И., Василенко С.В., Петряшев В.В. (2008) Типы ареалов видов, населяющих Северный Ледовитый океан В: Исследования фауны морей. Вып. 61(69), с. 221-231.

Тимофеев В.Т. (1960) Водные массы Арктического бассейна. Л.: Гидрометеоиздат, 191 с.

Турпаева Е.П. (1989) Некоторые морфологические черты глубоководных пикногонид В: Труды Института океанологии АН СССР, Т. 123, с. 127-133.

Ушаков П.В. (1952) Чукотское море и его донная фауна В: Крайний северо-восток Союза ССР / ред. Р.Ф. Геккер. Т. 2. Фауна и флора Чукотского моря. Л.: Изд-во АН СССР, с. 5-82.

Фролов И.Е., Гудкович З.М., Родионов В.Ф., Тимохов Л.А., Широчков А.В. (2005) Научные исследования в Арктике. Т. 1. СПб.: Наука, 268 с.

Шимкевич В.П. (1929) Многоколенчатые (Pantopoda). Фауна СССР и сопредельных стран. Вып. 1, Л., с. 1-224.

Elliott G.F. (1956) On tertiary transarctic brachiopod migrations. Ann. and Mag. Natur. Hist. Ser. 12. 9(100): 280-296.

The Arctic Seas: Climatology, Oceanography, Geology and Biology. (1989) Herman Y. (ed.). New-York: Van Nostrand Reinhold Co., 888 p.

Weber J.R. (1989) Physiography and Bathymetry of the Arctic Ocean Seafloor. In Herman Y. (ed.). The Arctic Seas, New-York: Van Nostrand Reinhold Co., p. 797-828.

Expansion of Brachiopods and Pycnogonids in The Arctic Basin: Ways and Barriers

Olga N. Zezina and Alexey C. Raysky

*Institute of Oceanology of Russian Academy of Sciences,
36 Nakhimovsky Prospect, Moscow, 117997 Russia*

The analysis of two different strategies in the Late Cenozoic distribution of bottom Invertebrates at the Arctic Basin was made for attached sedimentators (Brachiopoda) and for mobile predators – sea spiders (Pycnogonida). For the both groups some hydrological factors were found as the most important: disposition of the global gyres in surface and intermediate waters, directions of currents and vertical structure of water masses. It is shown that for 7 species of brachiopods which populate the Arctic shelves and slopes graduate penetration to the East along Eurasian Continent is limited by their tolerance to the temperature of the Atlantic intermediate waters. The species with the broad Arctic-Boreal geographical ranges are characterized by more slow growth-rate and longer lifetime in the Arctic to compare them in the Boreal parts of their ranges. It is supposed that brachiopods live in the Arctic Seas at the boards of their ability. For pycnogonids (43 species and subspecies from 21 genera of 7 families) two ways of origin are cleared (from Atlantic and from Pacific), and also the existing of endemic species and subspecies are found now. It is noted that some juvenile features are present in adult and breeding forms whose population was found during the 54th Expedition of R/V «Academic Mstislav Keldysh» in year 2007 at the Kara Sea in cold shallow waters with lower salinity.

Keywords: Brachiopoda, Pycnogonida, invasion to the Arctic seas.
