

*На правах рукописи*

АНЦУЛЕВИЧ

Александр Евгеньевич

HYDROZOA (ГИДРОИДЫ И ГИДРОМЕДУЗЫ) МОРЕЙ РОССИИ

03.02.04 – Зоология

Автореферат  
диссертации на соискание учёной степени  
доктора биологических наук

Санкт-Петербург – 2012

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего профессионального образования «Санкт-Петербургский государственный университет» (СПбГУ).

**Научный консультант:** докт. биол. наук, проф. **Максимович Николай Владимирович**,  
Санкт-Петербургский государственный университет, заведующий кафедрой

**Официальные оппоненты:** докт. биол. наук, проф. **Марфенин Николай Николаевич**, Московский государственный университет, профессор

докт. биол. наук **Наумов Андрей Донатович**,  
Зоологический ин-т РАН, главный научн. сотр.

докт. биол. наук **Слюсарев Георгий Сергеевич**,  
Санкт-Петербургский государственный университет, профессор

**Ведущая организация:** Учреждение Российской академии наук  
**Институт биологии моря им. А.В.Жирмунского**  
Дальневосточного отделения РАН

Защита состоится «\_\_\_» \_\_\_\_\_ 2012 года в \_\_\_ часов на заседании Диссертационного совета Д212.232.08 при Санкт-Петербургском государственном университете по адресу: Санкт-Петербург, Университетская наб., дом 7/9.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке им. А.М.Горького Санкт-Петербургского государственного университета.

Автореферат разослан «\_\_\_» \_\_\_\_\_ 2012 г.

Ученый секретарь диссертационного совета  
кандидат биологических наук

Ягунова Е.Б.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

### Актуальность исследования.

Hydrozoa обитают в Мировом Океане повсеместно и лишь менее одного процента числа видов из них обитает в пресной воде. Современной систематике известно около 3700 видов Hydrozoa (Bouillon *et al.*, 2006). Наличие в жизненном цикле Hydrozoa двух стадий (поколений) повлекло создание двух несвязанных систем полипов и медуз, изучаемых разными специалистами. Первым создателем объединенной системы был Д.В.Наумов (1960). Его монография «Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР» и по настоящее время остается наиболее авторитетным и **единственным** определителем и справочным пособием по фауне Hydrozoa российских вод. За более, чем 50-летний срок многие ее положения устарели и требуют изменений, вопросы биогеографии в ней не были рассмотрены. После ее выхода, с 1960-х годов началась «эра акваланга» - период бурного развития исследований верхних отделов шельфа на новом методическом уровне. Многочисленные новые материалы, находки и сведения потребовали полной ревизии российской фауны Hydrozoa, обновления диагнозов, описаний и определительных таблиц таксонов всех рангов.

### Цели настоящей работы:

- критическая ревизия фауны Hydrozoa всех российских морей;
- изучение особенностей и закономерностей распределения, фаунистический и биогеографический анализ Hydrozoa отечественных морей;
- создание крупной монографической сводки - практического определителя всех известных гидроидных полипов и медуз всех российских морей.

Для достижения указанной цели решались следующие научно-исследовательские **задачи**:

- экспедиционный сбор и обработка новых материалов по Hydrozoa из всех 13 южных, северных и дальневосточных морей Российской Федерации, а также сопредельных крупных океанических районов;
- выявление и описание новых для науки таксонов гидрозоев видового и надвидового ранга;
- дополнение списков фауны за счет обнаружения таксонов (ранга от вида до семейства), не известных ранее в российских водах;
- установление новых связей между отдельно существующими номинальными видами полипов и медуз (аквариальные эксперименты);
- критическая ревизия имеющихся данных и коллекционных материалов;
- корректировка системы Hydrozoa на разных таксономических уровнях;
- выявление индикаторной роли Hydrozoa для оценки локальных условий обитания и биогеографического районирования;
- сравнительный фаунистический и биогеографический анализ акваторий;
- долгопериодные (всесезонные) наблюдения за поселениями Hydrozoa под водой в специфических условиях высоких арктических широт.

**Научная новизна:**

1) Впервые за более, чем 50-летний период проведена ревизия фауны Hydrozoa всех российских морей и получены следующие результаты:

- в ходе работы соискателем в морях России было открыто и описано 26 новых таксонов - 20 видов, выделено 5 новых родов и 1 подрод (рис. 1);

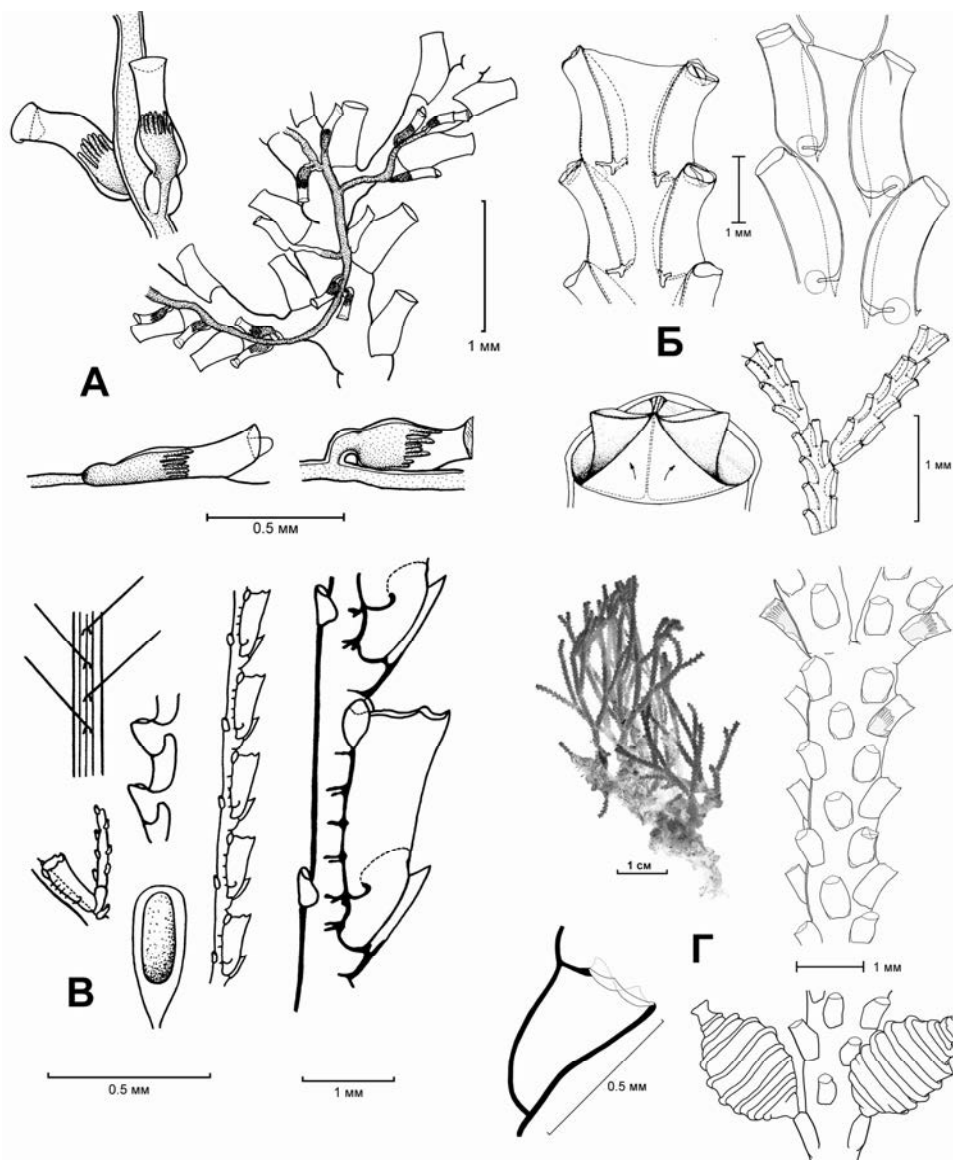


Рис. 1. Некоторые новые таксоны, описанные соискателем. А – род *Agglutinaria* Antsulevich, 1987; *A. operculata* Antsulevich, 1987; Б – род *Papilionella* Antsulevich et Vervoort, 1993; *Papilionella pterophora* Antsulevich et Vervoort, 1993. В - *Cladocarpus protectus* (Antsulevich, 1992); Г – род *Polysertularella* Antsulevich, 2011; *P. polyseriata* Antsulevich, 2011.

- впервые было обнаружено и подробно описано 23 вида, 8 родов, 5 семейств Hydrozoa, не отмечавшихся до этого в российской фауне;

- впервые обосновано исключение из сведений о составе фауны таксонов, признанных младшими синонимами других таксонов (новая синонимия) и таксонов, основанных на неверной прежде идентификации материалов;
- впервые установлено полипоидное поколение медуз *Ptychogena lactea* A. Agassiz, 1865 путем аквариального и натурального подводного экспериментов в высокой Арктике;
- проведены значительные номенклатурные изменения в системе;
- в настоящей работе 187 таксонов разного ранга не встречаются в определителе Наумова (1960) вообще, или в качестве валидных;

В итоге ревизии установлен таксономический состав фауны российских морей. В фауне Hydrozoa российских морей отмечается 350 видов, принадлежащих к 146 родам, 51 семейству и 7 отрядам.

2) Предложена система высших таксонов Hydrozoa, позволяющая сочетать в себе стабильность с новыми филогенетическими данными.

3) Для практической идентификации всех видов и надвидовых таксонов для медуз и полипов составлены определительные таблицы (более 300 таблиц).

4) На основании проведенной ревизии, способствующей корректному пониманию видов, установлены ареалы Hydrozoa российских морей. Выявляется 47 разновидностей ареалов (биогеографических характеристик).

5) На основе анализа распределения Hydrozoa проведено биогеографическое районирование отдельных морей и крупных океанических районов;

6) Вопреки существовавшим данным впервые показано, что в фаунах Hydrozoa Черного и Белого морей нет эндемичных видов, а они оказываются обедненными полными подмножествами фаун сопредельных крупных морей.

7) Фауна Hydrozoa Баренцева моря (133 вида) вдвое богаче фаун восточных арктических морей России, т.к. только в ней присутствует мощный бореальный комплекс видов. Он частично отмечается и в Белом море, но исчезает к востоку от Баренцева моря. Основу фаун всех арктических морей составляет один и тот же блок северо-атлантических видов, распространяющийся от Северного моря через всю евразийскую Арктику до Чукотского моря в малоизмененном виде. Фауны евразийских арктических морей удивительно монотонны по видовому составу и оказываются почти полными подмножествами баренцевоморской фауны.

8) Показано, что наиболее богатая фауна Hydrozoa обитает в Охотском море, которое также отличается высшими степенью и рангом эндемизма из всех российских морей. Наивысшего проявления эндемизм Hydrozoa достигает в районе средней части Курильской островной гряды. Соседние Берингово и Японское моря коренным образом отличаются от него почти полным (Берингово) и полным отсутствием эндемичных Hydrozoa.

9) В мезогалинных морях Черном, Азовском и Балтийском в градиенте солености происходит катастрофическое падение числа видов Hydrozoa и резко изменяется отношение между представителями отрядов Antoathecata и Leptothecata по сравнению с морями с нормальной океанической соленостью.

10) Показана и применена в биогеографическом районировании высокая индикаторная чувствительность прикрепленных гидроидов для определения действий и распределения океанических течений и их ветвей.

11) Впервые проведено биогеографическое районирование российских морей по фауне Hydrozoa.

12) На основании круглогодичных водолазных наблюдений, впервые показано, что сезонная динамика Hydrozoa в высоких арктических широтах с постоянной отрицательной температурой проходит одинаково с умеренными районами;

### **Положения, выносимые на защиту:**

1) Установленный таксономический состав фауны Hydrozoa российских морей, представленный 350 видами, 146 родами, 51 семейством и 7 отрядами, сопровождаемый диагнозами и описаниями всех отмечаемых таксонов и определительными таблицами (ключами) для практической идентификации полипов и медуз таксонов разных рангов.

2) Установленное на основании таксономической ревизии географическое распределение видов Hydrozoa как в пределах российских морей, так и всего Мирового океана и биогеографический состав фаун морей и крупных океанических регионов; их районирование по фаунистическому принципу.

3) Полученные сведения о монотонности таксономического состава и генезисе фаун арктических морей на огромном протяжении Евразии к востоку от биогеографического барьера в средней части Баренцева моря.

4) Данные о распространении и об эндемизме Hydrozoa различных регионов российских морей; выявляется единственный регион с высокой степенью и рангом эндемизма – Охотское море и Курильские о-ва. Наличие эндемичных видов Hydrozoa в Белом и Черном морях опровергается.

5) Сезонные явления у Hydrozoa в высокой Арктике (Земля Франца-Иосифа).

6) Биогеографическое районирование российских морей по фауне Hydrozoa.

### **Теоретическая и практическая значимость**

Hydrozoa – крупный класс организмов, обитающих во всех морях, на всех глубинах, как на морском дне, так и в водной толще. Почти невозможно найти морское обрастание, где бы не было гидроидных полипов. Как российская теоретическая наука, так и практические пользователи (государственные службы мониторинга, экологического контроля, хозяйства марикультуры, предприятия морского транспорта и гидростроительства, ВУЗы и НИИ) нуждаются в современной сводке и определителе отечественных Hydrozoa.

Представляемая сводка по Hydrozoa российских морей впитала в себя достижения отечественной и зарубежной науки за весь период, прошедший после выхода определителя Наумова (1960). После публикации в виде крупной монографии она позволит российским специалистам и студентам говорить на одном таксономическом языке друг с другом и с зарубежными исследователями, станет современным справочным пособием и практическим определителем для морских биологов в крупнейшей морской части планеты – морях Российской Федерации. Полученные фаунистические и

биогеографические сведения имеют практическое значение для рациональной организации промысла и марикультуры разных групп гидробионтов.

### **Личный вклад соискателя:**

Личный вклад соискателя состоит из планирования и проведения экспедиционных сборов Hydrozoa в большинстве из российских морей, преимущественно водолазным способом, обработки и анализа всех полученных материалов, планирования и написания данной работы.

Соискателем за период 1978-2010 г.г. под водой с аквалангом были проведены сборы гидроидов в морях Баренцевом, Белом, Карском, Охотском, Японском, Каспийском, Черном, Азовском и Балтийском, а также на Курильских о-вах и на Земле Франца-Иосифа у границы Центрального Полярного бассейна. Также личный вклад состоит в критическом пересмотре собранных ранее коллекций и огромного литературного материала, проведении фаунистических и биогеографических анализов, выдвигании идеи подготовки данной работы и воплощении ее в жизнь.

### **Апробация работы.**

Результаты работы были представлены на внутренних и международных конференциях и симпозиумах разного уровня: «Экология биологическая продуктивность Баренцева моря» (Мурманск, 1986 г.); 3-я конференция «Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря» (Кандалакша, 1987 г.); «3-й Конгресс советских океанологов» (Л., 1987 г.); «Гидробиологические исследования в заповедниках СССР» (Москва, 1989 г.); «География Мирового океана на службе рационального использования морских ресурсов» (Л., 1989 г.); Всесоюзные конференции «Фундаментальные исследования современных губок и кишечнополостных» (Л., 1989 г.); «Геоэкология Мирового океана» (Л., 1990 г.); «Экология, воспроизводство и охрана биоресурсов морей северной Европы» (Мурманск, 1990 г.); «3-d Workshop of Hydrozoan zoologists Association» (Blanes, Spain, 1991); «Artificial reefs and aquatic habitats enhancement» (Long Beach, USA, 1991); 5-я конференция «Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря» (Петрозаводск, 1992 г.); «Экологическое состояние рыбохозяйственных водоемов бассейна Балтийского моря» (СПб, 1993 г.); Всероссийская конференция «Современное состояние и перспективы исследований экосистем Баренцева, Карского морей и моря Лаптевых» (Мурманск, 1994 г.); «4-th International Symposia on Model Estuaries» (Nantes, France, 1994); Russian-Norwegian Workshop «Nature conditions of the Kara and Barents Seas» (СПб, 1995 г.); «4-d Workshop of Hydrozoan zoologists Association» (Roscoff, France, 1995); Конференция «Экологические проблемы Севера европейской территории России» (Апатиты, 1996 г.); International Res. Conference «Global Changes and the Barents Sea Region» (Munster, Germany, 1999); Международная конференция посвященная столетию профессора Г.Г.Винберга «Водная экология на заре XXI века» (СПб, 2005 г.); IX Съезд Гидробиологического общества РАН (Тольятти, 2006 г.); «VII Научная сессия

МБС СПбГУ» (СПб, 2006 г.); Конференция «Экология Петергофа - Наукограда РФ и сопредельных территорий» (СПб, 2006 г.); Международный экологический симпозиум «День Балтийского моря» (СПб, 2007-2009 г.); Конференция СПбГУ «Чтения памяти К.М.Дерюгина» (СПб, 2010 г.); Научный семинар Кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ (СПб, 2011 г.).

### **Публикации:**

По теме диссертации опубликовано 40 работ в отечественных и зарубежных изданиях, включая индивидуальную монографию, главы, разделы коллективных монографий и 24 статьи в рецензируемых научных журналах и изданиях, установленных перечнем ВАК; кроме этого еще 6 таких статей из кандидатской диссертации не учтены и не включены в приводимый список.

### **Объем и структура диссертации:**

Основная часть диссертации изложена на 819 страницах и состоит из введения, 5 глав, выводов, списка цитируемой литературы (801 источник, в том числе 543 – на иностранных языках). Приложения (204 с.) включают иллюстрации и аннотированный список видов Hydrozoa; всего 388 илл.

### **Благодарности:**

В первую очередь я благодарен своему первому учителю морской биологии - пионеру подводных исследований в Антарктиде Е.Н.Грузову (лаб. Морских исследований ЗИН АН СССР), под руководством которого мне посчастливилось начинать работу. ЗИН стал первой и лучшей моей школой по специальности, в чем оказали большую и добрую помощь З.В.Кунцевич, А.М.Шереметевский, А.Ф.Пушкин, Е.Ф.Гурьянова. Зоологи В.Н.Летунов (ЛГУ, ЗИН АН СССР) и Н.Н.Марфенин (МГУ), открыли для меня мир экспериментов с живыми гидроидами. Большое содействие в получении и обработку разных материалов оказали А.Н.Голиков, Б.И.Сиренко, К.В.Савицкая, А.В.Смирнов, Е.Н.Грузов, С.Д.Гребельный, С.Г.Денисенко (ЗИН РАН), В.И.Лукин, А.И.Кафанов, О.Г.Кусакин и С.Ф.Чаплыгина (ИБМ ДВО РАН, г. Владивосток), К.В. Регель (ИБПС, г. Магадан). Я особенно благодарен выдающемуся морскому биологу и биогеографу А.И.Кафанову, бывшему для меня долгие годы старшим товарищем и наставником. Мои регулярные экспедиции на Дальний Восток стали возможными благодаря содействию со стороны учёного секретаря ИБМ ДВНЦ АН СССР А.И.Кафанова и его директора - А.В.Жирмунского. Углубление исследований Hydrozoa, возможность работы с мировыми коллекциями и участия в авторитетных форумах стали доступными благодаря поддержке крупнейших мировых специалистов: В.Вервоорта (W. Vervoort) (Музей естественной истории, г. Лейден, Нидерланды), П.Корнелиуса (P.Cornelius) (Британский музей естественной истории, г. Лондон, Великобритания), Ж.-М.Гили (J.-M.Gili) (Институт исследований моря, г. Барселона, Испания), Ж.Буйо (J.Bouillon) (Университет Брюсселя, Бельгия); без их дружеской и шефской помощи мне трудно представить свое развитие.



## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. КРАТКИЕ ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О HYDROZOA

В этой главе вводного характера дается общее представление о Hydrozoa как классе морских организмов. Сведения подаются в сжатом виде, с приведением иллюстраций и подразделяются на следующие подглавы: **Среда обитания и экология; Размеры организмов; Колониальность; Размножение и жизненный цикл; Стрекательные клетки; Питание; Гидроиды в морском обрастании; Практическое значение для человека.**

### Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Район исследований включает в себя все моря РФ (13 морей), а также сопредельные океанические районы. Материалом для работы послужили:

- собственные многолетние сборы соискателя, выполненные в основном водолазным способом в большинстве из российских морей;
- материалы многих крупных экспедиций, переданные на обработку автору;
- богатейшие коллекции музеев сборов разных лет из разных морей и океанов.

Соискателем под водой собран материал за длительный период в ходе многих ежегодных экспедиций в составе отрядов Санкт-Петербургского государственного ун-та (ЛГУ/СПбГУ), Зоологического ин-та РАН (ЗИН АН СССР/РАН), Ин-та Биологии моря (ИБМ) ДВО РАН, Тихоокеанского ин-та географии (ТИГ) ДВО РАН, Дальневосточного гос. морского заповедника (ДВГМЗ), Всесоюзного ин-та рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), Арктического и Антарктического ин-та (ААНИИ) и Российского гос. гидромет. ун-та (РГГМУ); были проведены сборы гидроидов в морях Белом (по всему морю), Баренцевом (в северной и южной частях, в Печорской губе), Карском (вблизи архипелага Северная Земля), Охотском (р-ны Сахалина и Курильских о-вов), Японском (российская часть), Каспийском (по всему морю), Черном (северная часть), Азовском и Балтийском (Ботнический залив, Финский залив в российской и финской частях), а также на тихоокеанской стороне Курильских о-вов и во время зимовки на Земле Франца-Иосифа.

Кроме собственных сборов на обработку автору были переданы очень богатые материалы, собранные за много лет в разных российских морях многими экспедициями ЗИН РАН (г. Санкт-Петербург), ИБМ ДВО РАН, ТИБОХ ДВО РАН и ТИНРО (г. Владивосток), ВНИРО и ИОАН им. П.П. Ширшова (г. Москва), международных экспедиций «СABANERA» и «Alfa Helix» в арктических морях. В них представлены сборы более 30 экспедиций, а количество исследованных проб и образцов исчисляется тысячами.

Список использованных материалов включает коллекцию Hydrozoa ЗИН РАН – крупнейшую в России. В ней были исследованы все регионы и виды российских морей, типовые экземпляры. Ряд определений, предыдущих исследователей, пришлось изменить. Из коллекции музея Кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ также происходит ряд новых находок.

Для понимания отечественной фауны важным дополнением послужили коллекции Hydrozoa европейских учреждений - Музея Природы г. Лейдена (Нидерланды), Британского Музея Естественной Истории и коллекции К.Линнея в Линнеевском обществе (г. Лондон, Великобритания). Возможность изучения этих материалов была предоставлена мне дважды грантами Королевского общества зоологов Нидерландов.

Сборы водолазов-гидробиологов проводились на малых глубинах 3—40 м, очень слабо представленных материалами экспедиций, вошедших в монографию Наумова (1960). Водолазный метод исследований обладает рядом явных преимуществ; экологические свойства многих гидроидов таковы (например, прикрепление к нижним поверхностям камней и скал), что добыча их другим способом не представляется возможной (Скарлато и др., 1964; Регель, 1977; Сиренко, 1980; Аверинцев и др., 1982; Анцулевич, 1987).

Для изучения жизненных циклов и решения ряда вопросов систематики проводились аквариальные наблюдения на морской биостанции «Витязь» (зал. Посьета, Японское море), на полярной станции «Обсерватория им. Кренкеля» (Земля Франца-Иосифа, Баренцево море) и на морской стационарной платформе «ЛАМ-5» (Туркмения, Каспийское море).

Коллекционные материалы фиксированы 70° этиловым спиртом. Микроскопические препараты окрашивались квасцовым кармином.

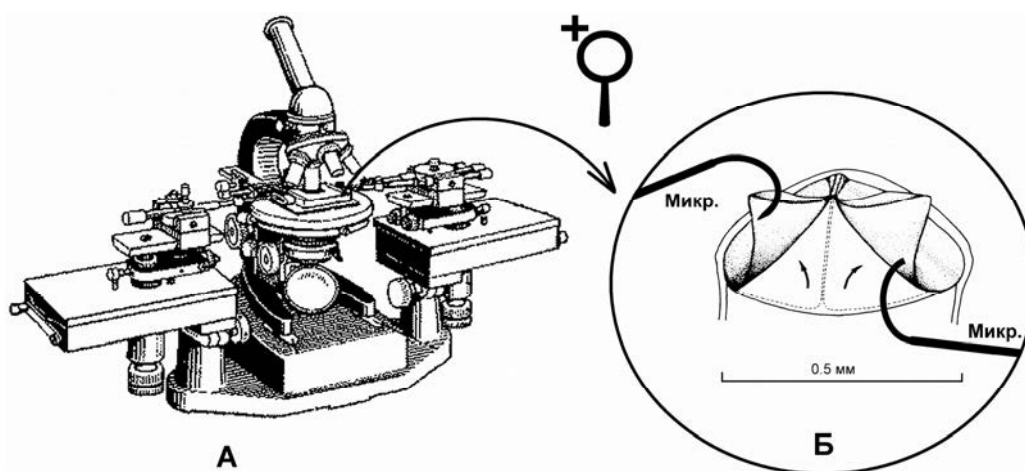


Рис. 2. А – микроманипулятор ММ-1; Б – объект (устье гидротеки).

Для изучения строения оперкулярного аппарата (крышечки гидротеки) *Leptothecata* – важнейшего их диагностического признака, был разработан метод с применением микроманипулятора ММ-1. При помощи вводимых в устье гидротеки тонких инструментов оказалось возможным препарировать оперкулы под наблюдением в микроскоп. С помощью этого метода удалось изучить оперкулы сложной и неизвестной ранее конструкции, выделить новый род *Papilionella* Antsulevich et Vervoort, 1993 (рис. 2).

Особое внимание уделено составлению оригинальной синонимики, главным образом, к видам. Часто приведенная синонимика является исчерпывающей; в остальных случаях ее следует рассматривать как основную. Все, включенные в синонимику описания верифицированы соискателем, либо

отнесены к иным таксонам, что служит точному пониманию, как самого таксона, так и его географического распространения.

Данные о распространении видов были использованы для биогеографического анализа Hydrozoa. Для целей сравнения акватории были разбиты на субрегионы, размер и расположение которых определялись опытом предыдущих исследований, особенностями акваторий и неравномерной степенью их изученности. Большое внимание уделено точному установлению степени и ранга эндемизма. Границы биогеографических выделов определены по составу фауны Hydrozoa методами иерархической классификации.

Для определения сходства-различия видового состава субрегионов использовался индекс общности Чекановского-Серенсена ( $I_{CS}$ ):

$I_{CS} = 2a / (k + j)$  при  $j > k$ , а также индекс общности, известный как «мера включения» или «индекс Шимкевича-Симпсона» ( $I_{SZS}$ ) (Песенко, 1982):

$I_{SZS} = a/k$ , где  $k$  и  $j$  — число видов в сравниваемых списках,  $a$  — число общих видов. Результаты анализов графически представлены в виде дендрограмм, графов, диаграмм и картографических схем.

Биогеографические характеристики присваиваются каждому виду подробно. Типизация ареалов приводится в соответствии с трудами последних лет морских биогеографов ЗИН РАН (ред. Сиренко, Денисенко, 2010), что должно способствовать сопоставимости полученных результатов.

### Глава 3. СИСТЕМА ВЫСШИХ ТАКСОНОВ HYDROZOA

Систему Hydrozoa до сих пор нельзя назвать завершенной, т.к. зоологами на протяжении двухсот лет разрабатывались две отдельные системы – одна для полипов, другая для медуз. Наумовым (1960) впервые была создана единая система полипов и медуз, объединенных одним названием. Система высших таксонов по Наумову с не слишком большими изменениями дошла до наших дней. Критику его системы вызывали частые нарушения Закона приоритета МКЗН при объединении номинальных видов (Степаньянц и др., 1989). Из-за подобных примеров систематика и таксономия в определителе Наумова со временем все более расходились с последующими представлениями.

Современные зоологи не пришли еще к единым мнениям о системе и номенклатуре высших таксонов Hydrozoa. Имеется несколько вариантов, принципиальных различий между которыми нет, но используемые при этом названия высших таксонов могут быть совсем разными.

Старейшее, из используемых названий – *Hydroida* Johnston, 1838, производимое от полипа *Hydra*, было широко применимо для медуз и полипов, но у некоторых форм (*Narcomedusa*, *Trachymedusa*) полипоидное поколение отсутствует и поэтому было бы полезно иное название. Название *Hydroidea* не удовлетворительно по сходным причинам. Название класса Hydrozoa («животные наподобие гидры»), казалось бы, имеет тот же недостаток, но его пригодность сомнениям не подвергалась. Для всех метагенетических Hydrozoa было принятым название **Leptolida**, имеющее более, чем столетнюю историю (Наумов, 1960; Cornelius, 1990; 1995; Vervoort, Faase, 2009).

Группа медуз Anthomedusae в «медузной» системе точно соответствует группе полипов Athecata в «полипоидной» системе, а Leptomedusae - также соответствует «полипоидному» отряду Thecata (или Thecaphora). Корнелиусом (1992; 1995) было предложено объединенные таксоны назвать новыми сложными названиями, удачно составленными из объединения половинок старых названий таксонов медуз и полипов в одно слово по формуле:

Anthomedusae & Athecata = ANTHOATHECATA;  
Leptomedusae & Thecata = LEPTOTHECATA.

Для всех метагенетических Hydrozoa было предложено и другое общее составное название - Hydroidomedusa Claus, 1877 (Bouillon et al., 1992; Bouillon, Воеро, 2000a,b). Названия нижележащих объединенных таксонов авторы сохранили из системы медуз, т.е. Anthomedusae и Leptomedusae. Эта объединенная система, как имеющая явный «перекос» названий в сторону медуз (также как Hydroida – в сторону полипов) не получила общего признания и широкого применения, кроме трудов самих ее авторов.

Современными филогенетическими исследованиями было показано, что сифонофоры обнаруживают тесное монофилетическое родство с отрядами лептолид Anthoathecata и Leptothecata и должны быть включены с ними в общий подкласс. Siphophora были включены в Leptolida и их таксономический ранг был понижен на половину ступени – с подкласса до отряда (Marques, Collins, 2004; Collins et al., 2006; Schuchert, 2009; Calder, 2010). Новое таксономическое положение сифонофор быстро получило широкое признание, однако, не всеми специалистами (Степаньянц, 2010). Вслед за установлением тесного родства сифонофор с лептолидами, последовали и номенклатурные преобразования. Этими же авторами было заявлено, что Leptolida без Siphophora не составляют цельной монофилетической группы, но такую группу представляет их объединение, т.е. Leptolida + Siphophora, требующее по этой причине нового названия. Название подкласса Leptolida было отвергнуто, а вместо него объединению лептолид и сифонофор было предложено совершенно новое название подкласса - Hydroidolina Collins, 2000 (Collins, 2000; Cartwright et al., 2008; Schuchert, 2009; Calder, 2010) по формуле:  
Leptolida + Siphophora = HYDROIDOLINA

Если такие систематические заключения вполне обоснованы, то номенклатурное введение вместо Leptolida нового термина Hydroidolina для главного подкласса Hydrozoa представляется излишним. Более отвечающим духу преемственности в зоологической номенклатуре представляется сохранение широко употребляющегося геккелевского подкласса Leptolida, расширив его диагноз для включения сифонофор по формуле:

Leptolida *sensu stricto* + Siphophora = LEPTOLIDA *sensu lato nov.*,  
или HYDROIDOLINA = LEPTOLIDA *sensu lato nov.*

Поскольку название Hydroidolina было введено вместо Leptolida специально для вмещения в себя Siphophora в ранге отряда (Collins, 2000; Collins, 2002; Cartwright et al., 2008), то одновременное принятие названия таксона Hydroidolina и рассмотрение сифонофор вне этой группы (см. Степаньянц, 2004; 2010) представляет собой таксономическое противоречие.

TRACHILIDA Haeckel, 1879 - второй и немногочисленный (всего 140 видов в мировой фауне и 23 вида - в отечественной) подкласс Hydrozoa, у представителей которого в жизненном цикле выражено доминирование медузоидной стадии (поколения) над полипоидной. Понимание и состав подкласса Trachilida по настоящее время почти не изменились со времен Геккеля. Разделение гидрозов на два подкласса (монофилетических клада) Leptolida(-inae) и Trachilida(-inae) (Haeckel, 1879) совпадает с самыми современными молекулярно-генетическими представлениями. (Collins et al. 2006; Collins et al. 2008; Schuchert, 2009; Calder, 2010).

Таксон высокого ранга POLIPODIOZOA Raikova, 1988 рассматривался внутри Hydrozoa. После изучения сложного жизненного цикла и строения его единственного представителя *P. hydriforme* было показано, что Polipodiozoa представляет собой самостоятельный класс книдарий и не относится к Hydrozoa (Райкова, 1988; Bouillon, Воёго, 2000; Evans et al., 2008).

От наиболее близких систем высших таксонов (Daly et al., 2007; Schuchert, 2009; Calder, 2010) принятая здесь система отличается введением расширенного понимания подкласса Leptolida Haeckel, 1879 (*sensu lato nov.*) в том же смысле, что и замещающего его нового названия Hydroidolina. Последний объявляется младшим синонимом Leptolida *sensu lato nov.* Такой подход опирается на современные исследования, но избегает введения новых терминов взамен давно и широко используемых (Анцулевич, 2011) (рис. 3).

#### Глава 4. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

**Идентификация и систематика на видовом уровне** связана с установлением размахов вариабельности диагностических признаков, их изменчивости или стабильности. Целями таких исследований ставятся максимальное соответствие понимания номенклатурного вида - виду биологическому, а также точные определения вида и его ареала. Важным инструментом такой работы служит критическое составление **синонимики**, способствующей правильному и однозначному пониманию вида. Для этого же везде приводится информация об источнике первоописания и типовом местонахождении вида, а также дискуссии, обосновывающие точку зрения соискателя. Идентификация и разграничение близких видов в практических целях сопровождается их дифференциальной диагностикой, что и позволяет сформулировать отличительное понимание каждого вида в терминах его описания, а также в виде кратких тез и антитез в определительных таблицах. **Систематизация надвидовых таксономических групп и составление иерархической системы** оказываются между стремлением выявить природные филогенетические связи между группами, создать естественную систему Hydrozoa и желанием сделать её пригодной для практической идентификации. На этой почве могут возникать противоречия. Родство таксонов чаще всего сопровождается и их морфологическим сходством, но всё же «родство» и «сходство» - не одно и то же, и некоторые сходные признаки могут возникать независимо у довольно разных групп Hydrozoa. При



Рис. 3. Класс Hydrozoa и его подразделение на подклассы (по Анцулевичу, 2011б). Обозначения (родовые названия): 1 – *Clava*; 2 – *Cordylophora*; 3 – *Corymorpha*; 4 – *Sarsia*; 5 – *Eirene*; 6 – *Abietinaria*; 7 – *Aglaophenia*; 8 – *Clytia*; 9 – *Physophora*; 10 – *Dimophyes*; 11 – *Physalia*; 12 – *Halammohydra*; 13 – *Monobrachium*; 14 – *Eperetmus*; 15 – *Aeginopsis*; 16 – *Aglantha*; 17 – *Homoeonema*; 18 – *Craspedacusta*; 19 – *Gonionemus*; 20 – *Aeginura*; 21 – *Cunina*; 22 – *Crossota*; 23 – *Botrinema*.

систематизации родство таксонов определяется по сравнительно-морфологическим, молекулярно-генетическим, цитологическим данным. В определительных таблицах же из практических соображений применяются наиболее отчетливые отличительные признаки, далеко не все из которых имеют отношение к «родству» сравниваемых таксонов.

Изученность Hydrozoa заметно отстает от изученности большинства других крупных групп морских животных. Имеется еще немало метагенетических медуз, для которых неизвестны полипы и наоборот; их положение в системе нередко дискуссионно из-за неполноты сведений.

**Таксономия и номенклатурные вопросы** имеют высокую важность: введение (признание валидности) одних названий вместо других может изменить один и тот же фаунистический список до неузнаваемости. Многочисленные номенклатурные вопросы решены согласно МКЗН и с учетом сохранения стабильности и, по возможности, достижения единообразия таксономических названий в современной мировой литературе по Hydrozoa.

**Тип CNIDARIA** (содержит два подтипа: ANTHOZOA; MEDUSOZOA)  
**Подтип MEDUSOZOA Petersen, 1979** (содержит четыре класса: SCYPHOZOA; CUBOZOA; HYDROZOA; POLIPODIOZOA)

## **ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ HYDROZOA МОРЕЙ РОССИИ**

Обозначения: \*\*\* - описанные соискателем новые таксоны; \*\* - таксоны, впервые обнаруженные соискателем в отечественной фауне; один или более знак\* - дополнения, - таксоны, или их валидные названия, не представленные в определителе Наумова (1960).

### **Класс HYDROZOA Owen, 1843**

**Подкласс LEPTOLIDA** Haeckel, 1879 sensu lato nov. (включает в себя 95 % всех видов Hydrozoa)

**Сyn.:** Leptolinae Haeckel, 1879: 233. (+Siphonophora).

Leptolida Наумов, 1960: 7, 178 (+Siphonophora).

Leptolida Cornelius, 1992a:246; 1995: 84;

Leptolida sensu lato nov. Анцулевич, 2011б: 16-22.

Hidroidomedusae Bouillon, Boero, 2000a:15; Bouillon et al., 2006: 15 (+Siphonophora).

Hydroidolina Collins, 2000: 21; Cartwright et al., 2008: 1-10; Calder, 2010: 7; Schuchert, 2010.

(non = Hydroidolina sensu Степаньянц, 2010: 198).

Leptolida sensu stricto + Siphonophora

### **Отряд ANTHOATHECATA\* Cornelius, 1992**

**Сyn.:** Anthomedusae Haeckel, 1879: iv-vi; xiv; 3; Bouillon, Boero, 2000: 76.

Athecata Наумов, 1960: 7; 178.

Anthoathecata Cornelius, 1992: 246.

### **Подотряд Filifera\* Kühn, 1913**

**Семейство Oceanidae\* Eschscholtz, 1829**

Типовой род: *Oceania* Péron et Lesueur, 1810. В российских морях отмечены представители родов и видов семейства: *Cordylophora* Allman, 1844 (*C. caspia*); *Corydendrium*\* Van Benenden, 1844 (*C. fruticosum*\*); *Rhizogeton*\*\* L. Agassiz, 1862 (*R. fusiformis*\*\*); *R. nudus*\*\*); *Similomerona*\* Shuchert, 2004 (*S. nematophora*\*\*\*)); *Turritopsis* McCrady, 1857 (*T. pacifica*\*).

#### Семейство **Bougainvilliidae** Lütken, 1850

Типовой род: *Bougainvillia* Lesson, 1836. *Bougainvillia* Lesson, 1836 (*B. superciliaris*; *B. principis*); *Chiarella*\* Maas, 1897 (*C. centripetalis*\*); *Dicoryne* Allman, 1859 (*D. conferta*); *Garveia*\* Wright, 1859 (*G. franciscana*\*; *G. nutans*\*\*); *Nemopsis*\* L. Agassiz, 1849 (*N. dofleini*); *Pachycordyle*\* Weismann, 1883 (*P. michaeli*\*); *Rhizorhagium*\* G.O. Sars, 1874 (*R. roseum*).

#### Семейство **Hydractiniidae**\* L. Agassiz, 1862

Типовой род: *Hydractinia* van Beneden, 1844. *Clava* Gmelin, 1791 (*C. multicornis*); *Hydractinia* van Beneden, 1844 [*H. carnea*; *H. echinata*; *H. allmani*; *H. serrata*; *H. monocarpa*; *H. carica*; *H. phialiformis*\*\*\*)]; *H. sp.*\*\*]; (?*Gen.n.*) *H. antonii*\*].

#### Семейство **Stylasteridae** Gray, 1847

Типовой род: *Stylaster* Gray, 1831. *Stylaster* Gray, 1831 (*S. solidus*; *S. stejneri*; *S. californicus*; *S. scabiosus*; *S. brochi*; *S. carinatus*; *S. purpuratus*; *S. boreopacificus*; *S. verrillii*; *S. granulatus*; *S. moseleyanus*; *S. campylecus*; *S. polyorchis*; *S. elassotomus*; *S. gemmascens*; *S. duchassaingi*\*; *S. cancellatus*); *Errina* Gray, 1835 (*E. porifera*); *Errinopora* Fisher, 1931 (*E. stylifera*; *E. nanneca*; *E. zarhyncha*); *Distichopora* Lamarck, 1816 (*D. borealis*); *Crypthelia* Milne-Edwards et Haime, 1849 (*C. trophoslega*).

#### Семейство **Rathkeidae**\* Russell, 1953

Типовой род: *Rathkea* Brandt, 1838. *Rathkea* Brandt, 1838 (*R. octopunctata*); *Podocorynoides*\* Schuchert, 2007 (*P. minima*\*).

#### Семейство **Pandeidae**\* Haeckel, 1879

Типовой род: *Pandea* Lesson, 1843. *Pandea* Lesson, 1843 (*P. rubra*); *Catalbema* Haeckel, 1879 (*C. vesicarium*; *C. multicirratum*); *Halitholus* Hartlaub, 1913 (*H. yoldia-articae*); *Leuckartiara*\* Hartlaub, 1913 (*L. abyssi*); *Neoturris*\* Hartlaub, 1914 (*N. brevicornis*).

#### Семейство **Bythotiaridae**\* Maas, 1905 (= Calycopsidae Bigelow, 1913)

Типовой род: *Bythotiara* Günther, 1903. *Bythotiara* Günther, 1903 (*B. depressa*); *Calycopsis* Fewkes, 1882 (*C. nematophora*); *Eumedusa*\* Bigelow, 1920 (*E. birulai*); *Meator* Bigelow, 1913 (*M. rubatra*).

#### Семейство **Eudendriidae** L. Agassiz, 1862

Типовой род: *Eudendrium* Ehrenberg, 1834. *Eudendrium* Ehrenberg, 1834 (*E. capillare*; *E. vaginatum*\*; *E. rameum*; *E. ramosum*).

#### Семейство **Proboscidactylidae**\* Hand et Hendrickson, 1950

Типовой (и единственный) род: *Proboscidactyla*\* Brandt, 1835 (*P. flavicirrata*).

#### **Подотряд Capitata Kühn, 1913**

#### Семейство **Moerisiidae** Poche, 1914

Типовой род: *Moerisia* Boulenger, 1908. *Moerisia* Boulenger, 1908 (*M. pallasii*); *Odessia*\* Paspaleff, 1937 (*O. maeotica*).



Семейство **Polyorchidae**\* L. Agassiz, 1862

Типовой род: *Polyorchis* A. Agassiz, 1862. *Polyorchis* L. Agassiz, 1862 (*P. karafutoensis*).

Семейство **Protohydridae** Allman, 1888

Типовой род: *Protohydra* Greeff, 1869. *Protohydra* Greeff, 1869 (*P. leuckarti*).

Семейство **Hydrocorynidae**\* Rees, 1957

Типовой род: *Hydrocoryne* Stechow, 1907. *Hydrocoryne*\* Stechow, 1907 (*H. miurensis*\*).

Семейство **Acaulidae**\* Fraser, 1924

Типовой род: *Acaulis* Stimpson, 1853. *Acaulis* Stimpson, 1853 (*A. primarius*).

Семейство **Boreohydridae**\* Westblad, 1947

Типовой род: *Boreohydra* Westblad, 1937. *Boreohydra*\* Westblad, 1937 (*B. simplex*\*).

Семейство **Candelabridae**\* Stechow, 1921

Типовой род *Candelabrum* De Blainville, 1830. *Candelabrum*\* De Blainville, 1830 (*C. phrygium*); *Monocoryne*\*\* Broch, 1910 (*M. gigantea*\*\*); *M. colonialis*\*; *M. sp.*\*); *Fabulosus*\* Stepanjants, 1990 (*F. kurilensis*\*).

Семейство **Cladonematidae** Gegenbaur, 1856

Типовой род: *Cladonema* Dujardin, 1843. *Cladonema* Dujardin, 1843 (*C. radiatum*; *C. myersi*); *Eleutheria* De Quatrefages, 1842 (*E. dichotoma*).

Семейство **Corymorphidae**\* Allman, 1872

Типовой род: *Corymorpha* M. Sars, 1835. *Corymorpha* M. Sars, 1835 (*C. nutans*; *C. glacialis*; *C. groenlandica*); *Euphysa*\* Forbes, 1848 (*E. flammea*; *E. tentaculata*; *E. aurata*); *Gymnogonos*\* Bonnevie, 1898 (*G. crassicornis*\*; *G. obvolutus*\*; *G. pacificus*\*); *Paragotoea*\* Kramp, 1942 (*P. bathybia*\*).

Семейство **Corynidae** Johnston, 1836

Типовой род: *Coryne* Gaertner, 1774. *Coryne* Gaertner, 1774 (*C. pusilla*; *C. producta*; *C. japonica*\*\*); *Sarsia*\* Lesson, 1843 (*S. princeps*; *S. lovenii*; *S. tubulosa*).

Семейство **Solanderiidae**\* Marshall, 1892

Типовой (и единственный) род: *Solanderia*\* Duchassaing et Michelin, 1846 (*S. misakinensis*\*).

Семейство **Tubulariidae** Allman, 1864

Типовой род: *Tubularia* L., 1758. *Tubularia* L., 1758 (*T. regalis*\*; *T. indivisa*); *Hybocodon*\* L. Agassiz, 1862 (*H. prolifer*\*); *Ectopleura*\* L. Agassiz, 1862 (*E. larynx*; *E. crocea*\*); *Plotocnide* Wagner, 1885 (*P. borealis*); *Bouillonia*\* Petersen, 1990 (*B. cornucopia*\*; *Bouillonia* sp.\*) *Rhabdoon*\* Keferstein et Ehlers, 1861 (*R. reesi*\*).

Семейство **Margelopsidae**\* Uchida, 1927

Типовой род: *Margelopsis* Hartlaub, 1897. *Climacocodon*\* Uchida, 1924 (*C. ikarii*\*).

Семейство **Zanclidae**\* Russell, 1953

Типовой род: *Zanclaea*\* Gegenbaur, 1857. *Zanclaea* Gegenbaur, 1857 (*Z. ?implexa*\*).

Семейство **Urashimeidae**\* Mills, 2000

Типовой (и единственный) род: *Urashimea*\* Kishinouye, 1910 (*U. globosa*).

Семейство **Rosalindidae**\*\* Bouillon, 1985

Типовой (и единственный) род: **Rosalinda**\*\* Totton, 1949 (*R. naumovi*\*\*\*).

**Отряд ЛЕРТОТЕКАТА \* Cornelius, 1992**

**Syn.:** Leptothecata Daly et al., 2007; Vervoort, Faasse, 2009; Calder, 2010; 2012.

Leptothecatae Cornelius, 1992; 1995.

Thecaphora Наумов, 1960

Thecata Fleming, 1828

Leptomedusae Haeckel, 1886

**Подотряд Conica\* Broch, 1910**

Семейство **Aequoreidae**\* Eschscholtz, 1829

Типовой род: *Aequorea* Peron et Lesueur, 1809. **Aequorea** Peron et Lesueur, 1809 (*A. victoria*).

Семейство **Blackfordiidae**\* Bouillon, 1984

Типовой (и единственный) род: **Blackfordia** Mayer, 1910 (*B. virginica*).

Семейство **Campanulinidae** Hincks, 1868

Типовой род: *Campanulina* Van Beneden, 1847. **Calycella** Allman, 1864 (*C. syringa*); **Opercularella** Hincks, 1868 (*O. lacerata*); **Cuspidella** Hincks, 1866 (*C. humilis*; *C. grandis*); **Tetrapoma** Levinsen, 1892 (*T. quadridentata*); **Oplorhiza** Allman, 1877 (*O. diaphragmata*); **Lafoeina** G.O.Sars, 1874 (*L. tenuis*; *L. maxima*).

Семейство **Phialellidae**\* Russell, 1953

Типовой (и единственный) род: **Phialella**\* Browne, 1902 (*P. fragilis*\*\*).

Семейство **Melicertidae** L.Agassiz, 1862

Типовой род: *Melicertum* L.Agassiz, 1862. **Melicertum** L.Agassiz, 1862 (*M. octocostatum*\*).

Семейство **Eirenidae** Haeckel, 1879

Типовой род: *Eirene* Eschscholtz, 1829. **Eutonina** Hartlaub, 1897 (***E. indicans***); **Tima** Eschscholtz, 1829 (*T. saghalinensis*).

Семейство **Laodiceidae**\* Browne, 1907

Типовой род: *Laodicea* Lesson, 1843. **Ptychogena** A.Agassiz, 1865 (*P. lactea*; в ходе работы экспериментально установлена принадлежность к одному виду медуз *P. lactea* и полипов *Cuspidella procumbens*\*\*); **Staurophora** Brandt, 1834 (*S. mertensii*).

Семейство (?) **Lineolariidae**\*\*\* Allman, 1864

Типовой род: *Lineolaria* Hincks, 1861. **Agglutinaria**\*\*\* Antsulevich, 1987 (*A. operculata*\*\*\*).

Семейство **Tiarannidae**\* Russell, 1940

Типовой род: *Modeeria* Forbes, 1848. **Modeeria**\* Forbes, 1848 (*M. rotunda*; *M. plicatile*).

Семейство **Mitrocomidae**\* Haeckel, 1879

Типовой род: *Mitrocoma* Haeckel, 1864. **Mitrocomella**\* Haeckel, 1879 (*M. polydiademata*); **Halopsis** A. Agassiz, 1863 (*H. ocellata*).

Семейство **Tiaropsidae**\* Воеро, Bouillon et Danovaro, 1987

Типовой род: Род *Tiaropsis* L. Agassiz, 1849. **Tiaropsis** Agassiz, 1849 (*T. multicirrata*).

### Семейство **Lafoeidae** Agassiz, 1865

Типовой род: *Lafoea* Lamouroux, 1821. ***Lafoea*** Lamouroux, 1821 (*L. dumosa*; *L. grandis*; *L. benthophila*\*\*); ***Filellum*** Hincks, 1868 (*F. serpens*; *F. serratum*\*\*); *F. parasiticum*\*\*\*); ***Grammaria*** Stimpson, 1853 (*G. borealis*; *G. abietina*; *G. immersa*; *G. corneliusi* sp.n.\*\*); ***Acryptolaria*** Norman, 1875 (*A. conferta*); ***Zygophylax***\*\* Quelch, 1885 [(*Z. convallaria*\*\* (= *Z. kurilensis* syn. n.); *Z. carolina*\*\*); ***Lictorella*** Allman, 1888 (*L. pinnata*).

### Семейство **Hebellidae**\*\* Fraser, 1912

Типовой род: *Hebella* Allman, 1888. ***Hebella***\*\* Allman, 1888 (*H. dyssymetra*\*\*).

### Семейство **Haleciidae** Hincks, 1868

Типовой род: *Halecium* Oken, 1815. ***Halecium*** Oken, 1815 (*H. mirabile*; *H. tenellum*; *H. minutum*\*; *H. corrugatum*; *H. mirandus*\*\*\*; *H. lucium*\*\*\*; *H. linkoi*\*\*\*; *H. halecinum*; *H. reversum*; *H. birulai*; *H. speciosum*; *H. curvicaule*; *H. groenlandicum*; *H. brashnikowi*; *H. muricatum*; *H. ochotense*; *H. beani*; *H. scutum*\*; *H. labrosum*; *H. marsupiale*; *H. cf. densum*\*\*); ***Hydrodendron***\*\* Hincks, 1874 (*H. mirabile*\*\*; *H. gracilis*\*\*).

### Семейство **Sertulariidae** Lamouroux, 1812

Типовой род *Sertularia* L., 1758. ***Sertularia*** L., 1758 (*S. cupressoides*; *S. brashnikowi*; *S. tenera*; *S. schmidtii*; *S. similis*; *S. albimaris*; *S. tollii*; *S. camtschatica*; *S. argentea*\*; *S. suenonii*; *S. robusta*; *S. plumosa*; *S. converrucosa*; *S. staurotheca*; *S. linkoi*; *S. tatarica*; *S. bidentata*; *S. ochotensis*; *S. mirabilis*; *S. sp.*\*\*); ***Abietinaria*** (***Abietinaria***) Kirchenpauer, 1884 [(*A. (A.) macrotheca*; *A. (A.) tilesii*\*\*); *A. (A.) variabilis*; *A. (A.) abietina*; *A. (A.) smirnowii*; *A. (A.) gigantea*; *A. (A.) compressa*; *A. (A.) gracilis*; *A. (A.) filicula*; *A. (A.) inconstans*]; ***Abietinaria*** (***Semilunaria***)\*\*\* subgen. n. [(*A. (S.) fusca*; *A. (S.) crassiparia*; *A. (S.) turgida*; *A. (S.) annulata*; *A. (S.) gagarae*; *A. (S.) kinkaidii*; *A. (S.) alternitheca*; *A. (S.) raritheca*; *A. (S.) pulchra*; *A. (S.) spiralis*; *A. (S.) thujarioides*; *A. (S.) trigona*\*\*\*; *A. (S.) cruciformis*\*\*\*; *A. (S.) derbeki*]; ***Amphisbetia***\*\* L. Agassiz, 1862 (*A. furcata*\*\*); ***Diphasia*** L. Agassiz, 1862 [*D. fallax* (= *D. rosacea* sens. Hayмов, 1960)]; ***Dynamena*** Lamouroux, 1812 (*D. pumila*); ***Hydrallmania*** Hincks, 1868 (*H. falcata*; *H. distans*\*\*); ***Papilionella***\*\*\* Antsulevich et Vervoort, 1993 (*P. spasskii*; *P. pterophora*\*\*\*); ***Polysertularella***\*\*\* Antsulevich, 2011 (*P. polyseriata*\*\*\*); ***Sertularella*** Gray, 1848 [(*S. pellucida*; *S. inabai*\*\*); *S. gigantea*; *S. polyzonias*; *S. brandtii*; *S. albida*; *S. flabella*; *S. spinosa*; *S. complexa* (= *S. craticula* sens. Hayмов, 1960); *S. zenkevitchi*; *S. spirifera*\*\*); *S. rugosa*; *S. tenella*; *S. sinensis*]; ***Symplectoscyphus***\* Marktanner-Turneretscher, 1890 (*S. tricuspидatus*; *S. pinnatus*; *S. hydrallmaniaeformis*); ***Tamarisca*** Kudelin, 1914 (*T. tamarisca*); ***Thuiaria*** Fleming, 1828 [(*T. carica*; *T. kudelini*; *T. cornigera*; *T. derbeki*; *T. coronifera*; *T. subthuja*; *T. excepticea*; *T. involuta*; *T. hippuris*; *T. thuja*; *T. laxa*; *T. nivea*; *T. acutiloba*; *T. cupressoides*; *T. articulata* (= *T. barentsi*); *T. sachalini*; *T. invicea* (= *T. alternitheca* sens. Hayмов, 1960); *T. uschakovi*; *T. alternans*; *T. arctica*; *T. zachsi*; *T. triserialis*; *T. cedrina*; *T. hartlaubi*; *T. breitfussi*; *T. pinna*; *T. cylindrica*; *T. obsoleta*; *T. decemserialis*; *T. gonorrhiza*; *T. tetrastrata*; *T. mereschkowskii*; *T. lebedi*; *T. wulfiusi*].

### Семейство **Kirchenpaueridae**\* Stechow, 1921

Типовой род: *Kirchenpaueria* Jickeli, 1883. ***Kirchenpaueria***\* Jickeli, 1883 (= *Ventromma* Stechow, 1923; *K. halecioides*; *K. sp.*); ***Naumovia***\* Stepanjants, Peña Cantero, Sheiko et Svoboda, 1997 (*N. microtheca*); ***Plumalecium***\*\*\* Antsulevich, 1982 (*P. plumularioides*); ***Wimveria***\* Stepanjants, Svoboda, Peña Cantero et Sheiko, 1997 (*W. divergens*).

Семейство Plumulariidae L. Agassiz, 1862

Типовой род: *Plumularia* Lamarck, 1816. ***Plumularia*** Lamarck, 1816 (*P. setacea*; *P. filicaulis*); ***Nemertesia*** Lamouroux, 1812 (*N. antennina*); ***Polyplumaria***\*\* G.O. Sars, 1874 (*P. arenaria*\*\*\*; *P. gracillima*; *P. pacificola*; *P. polaris*). Подсем. ***Halopterinae***\* Millard, 1962: ***Anarthroclada*** Naumov, 1955 (*A. parmata*); ***Antennella***\*\* Allman, 1877 (*A. secundaria*\*\*); ***Astrolabia*** Naumov, 1955 [(*A. furcata*\*\* (Fraser, 1937) = (*Astrolabia heterotheca* Наумов, 1955. syn.n.)]; ***Nuditheca*** Nutting, 1900 (*N. dogieli*; *N. dalli*; *N. tetrandra*); ***Pentatheca*** Naumov, 1955 (*P. angulifera*); ***Schizotricha*** Allmann, 1883 (*S. variabilis*).

Семейство Aglaopheniidae\* L. Agassiz, 1862

Типовой род: *Aglaophenia* Lamouroux, 1812. ***Aglaophenia*** Lamouroux, 1812 (*A. cupressina*\*; *A. picardi*\*); ***Cladocarpus*** Allman, 1874 (*C. protectus*\*\*\*; *C. bonneviae*\*; *C. formosus*; *C. integer*\*).

**Подотряд Proboscoida Broch, 1910**

Семейство Campanulariidae Johnston, 1837

Типовой род: *Campanularia* Lamarck, 1816. ***Campanularia*** Lamarck, 1816 (*C. volubilis*; *C. groenlandica*); ***Orthopyxis***\* L. Agassiz, 1862 (*O. bilateralis*\*\*\*; *O. integra*; *O. compressa*; *O. mutsuensis* sp.n.\*\*\*; *O. everta*); ***Rhizocaulus***\* Stechow, 1919 (*R. chinensis*; *R. verticillatus*); ***Tulpa***\* Stechow, 1921 (*T. crenata*\*); ***Clytia***\* Lamouroux, 1812 (*C. gracilis*; *C. languida*\*\*); *C. hemisphaerica*\*); ***Gonothyraea***\* Allman, 1864 (*G. hyalina*\*; *G. loveni*); ***Hartlaubella***\* Poche, 1914 (*H. gelatinosa*); ***Laomedea***\* Lamouroux, 1812 (*L. calceolifera*\*\*); *L. flexuosa*); ***Obelia*** Peron et Lesueur, 1810 (*O. geniculata*; *O. longissima*; *O. dichotoma*).

Семейство Bonneviellidae Broch, 1909

Типовой (и единственный) род: *Bonneviella* Broch, 1909. *B. laevigata*; *B. naumovi*\*\*\*; *B. superba*; *B. enterovillosa*; *B. uschakovi*; *B. regia*; *B. grandis*; *B. extensa*.

**ПОДКЛАСС TRACHILIDA Haeckel, 1879**

**Отряд LIMNOMEDUSAE Kramp, 1938**

Семейство Olindiasidae Haeckel, 1879

Типовой род: *Olindias* Mueller, 1861. ***Craspedacusta***\* Lankester, 1880 (*C. sowerbii*); ***Eperetmus***\* Bigelow, 1915 (*E. typus*\*); ***Gonionemus*** A. Agassiz, 1862 (*G. vertens*); ***Maotias***\* Ostroumoff, 1896 (*M. marginata*\*); ***Monobrachium*** Mereschkowsky, 1877 (*M. parasitum*).

**Отряд NARCOMEDUSAE Haeckel, 1879**

Семейство Aeginidae Gegenbaur, 1857

Типовой род: *Aegina* Eschscholtz, 1829. ***Aegina*** Eschscholtz, 1829 (*A. citrea*); ***Aeginopsis*** Brandt, 1835 (*A. laurentii*); ***Aeginura*** Haeckel, 1879 (*A. grimaldii*);

*Bathykorus*\* Raskoff, 2010 (*B. bouilloni*\*); *Solmundella* Haeckel, 1879 (*S. bitentaculata*).

Семейство Cuninidae\* Bigelow, 1913

Типовой род: Род *Cunina* Eschscholtz, 1829. *Cunina* Eschscholtz, 1829 (*C. globosa*; *C. tenella*).

**Отряд TRACHYMEDUSAE HAECKEL, 1866**

Семейство Halicreatidae\* Fewkes, 1886

Типовой род: Род *Halicreas* Fewkes, 1882. *Halicreas* Fewkes, 1882 (*H. minimum*); *Botrynema* Browne, 1908 (*B. brucei*; *B. ellinorae*\*).

Семейство Ptychogastridae Mayer, 1910

Типовой род: *Ptychogastria* Allman, 1878. *Ptychogastria* Allman, 1878 (*P. polaris*).

Семейство Rhopalonematidae Russell, 1953

Типовой род: *Rhopalonema* Gegenbaur, 1857. *Aglantha* Haeckel, 1879 (*A. digitale*); *Crossota* Vanhoffen, 1902 (*C. alba*; *C. brunnea*); *Homoeonema* Maas, 1893 (*H. platygonon*); *Pantachogon* Maas, 1893 (*P. haeckeli*); *Voragonema*\* Naumov, 1971 (*V. profundicula*\*).

**Отряд АСТИНУЛИДА\* Swedmark et Teissier, 1959**

Семейство Halammohydridae\* Remane, 1927

Типовой род: *Halammohydra* Remane, 1927. *Halammohydra*\* Remane, 1927 (*H. schulzei*\*).

В результате проведенной ревизии фауны Hydrozoa российских морей в ней отмечается 350 валидных видов, принадлежащих к 146 родам, 51 семейству и 7 отрядам. Отечественная фауна по числу видов составляет десятую часть мировой фауны Hydrozoa, в ней присутствуют все отряды и большинство из известных семейств.

## **Глава 5. ФАУНИСТИЧЕСКИЙ И БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ**

Моря Российской Федерации расположены в 3-х океанах – Атлантическом, Северном Ледовитом и Тихом и омывают берега Европы, Азии и Северной Америки. Фауна Hydrozoa российских морей отличается большим разнообразием, как по таксономическому, так и по биогеографическому составу. Общее число видов Hydrozoa и наличие эндемичных таксонов распределяется по регионам следующим образом:

Баренцево море – 133 вида (1 условно-эндемичный вид и род);

Белое море – 85 видов (эндемичных нет);

Карское море – 72 вида (эндемичных нет);

Море Лаптевых – 78 видов (эндемичных нет);

Восточно-Сибирское море – 70 видов (эндемичных нет);

Чукотское море – 67 видов (эндемичных нет);

Центральный Полярный бассейн – 50 видов (1 эндемичный род и 3 вида);

Берингово море – 128 видов (1 эндемичный род и вид);

Охотское море – 175 видов (7 эндемичных родов и 27 видов);  
Тих. сторона Курильских о-вов - 167 видов (6 эндемичных родов, 32 вида);  
Японское море (сев.-зап. часть) – 100 видов (эндемичных нет);  
Черное море (сев. часть) – 26 видов (эндемичных нет);  
Азовское море – 5 видов (эндемичных нет);  
Каспийское море – 5 видов (1 эндемичный вид);  
Балтийское море с проливами – 109 видов (эндемичных нет); Балтийское море собственно (исключая проливы) – 39 видов. Российская часть моря:  
Калининградская область – 4-5 видов; Финский залив (росс. часть) – 2 вида.

Для Hydrozoa российских морей насчитывается 47 разновидностей ареалов (биогеографических характеристик), что вполне соответствует географическому масштабу, океанологическому разнообразию акваторий и генезису населяющих их региональных фаун.

### Северные моря.

Среди северных (арктических) морей наиболее западное из них – **Баренцево море** отличается наибольшим видовым разнообразием. Внутри квадратов, означающих множества видов соответствующих морей, указаны значения  $I_{szs}$  (меры включения) этих фаун в фауну Баренцева моря (рис. 4). Наибольшее значение 1.00 этот индекс имеет для фауны **Белого моря**, что означает ее полное включение или полную перекрываемость с фауной Баренцева моря. Также исключительно высоким оказывается и включение фауны **Карского моря** ( $I_{szs} = 0.97$ ; дельта = 2 вида). Лежащие восточнее арктические моря **Лаптевых** ( $I_{szs} = 0.90$ ), **Восточно-Сибирское** ( $I_{szs} = 0.93$ ) и **Чукотское** ( $I_{szs} = 0.87$ ) сохраняют очень высокую связь с фауной уже далекого Баренцева моря. Незначительное уменьшение сходства и увеличение значения «дельты» отмечается лишь для фаун **Чукотского моря** и Центрального полярного бассейна. В Чукотском море - за счет появления видов тихоокеанского генезиса (6 видов), в Центральном Полярном бассейне – за счет добавления глубоководной фауны – 5 видов медуз, не обитающих в мелководных морях. В Баренцевом море высока доля бореальных видов (26%). К востоку от него «отсеиваются» остатки бореальных атлантических видов, а влияние тихоокеанских элементов до самого Чукотского моря не проявляется или оказывается очень слабым (в Восточно-Сибирском море).

Было прослежено распространение северо-атлантической фауны Hydrozoa (Leptothecata) начиная от **Северного моря** через Норвежское море и Фареро-Исландский район в Баренцево море и далее на восток по арктическим акваториям Евразии вплоть до Чукотского моря. Состав фауны Северного (113 видов) моря был принят за 100 % или 1.00. Число общих видов Leptothecata Баренцева моря с фауной Северного моря составляет 51, для Белого моря – 33, а для остальных морей, начиная с Карского – по 24 вида. Значение индекса сходства для фаун Баренцева моря, отдельно района Земли Франца-Иосифа и Белого моря составляет соответственно 0.64 – 0.64 – 0.65, для фауны Карского моря оно снижается до 0.53 и остается далее неизменным на всем огромном протяжении морей Евразии. Можно говорить о крупном

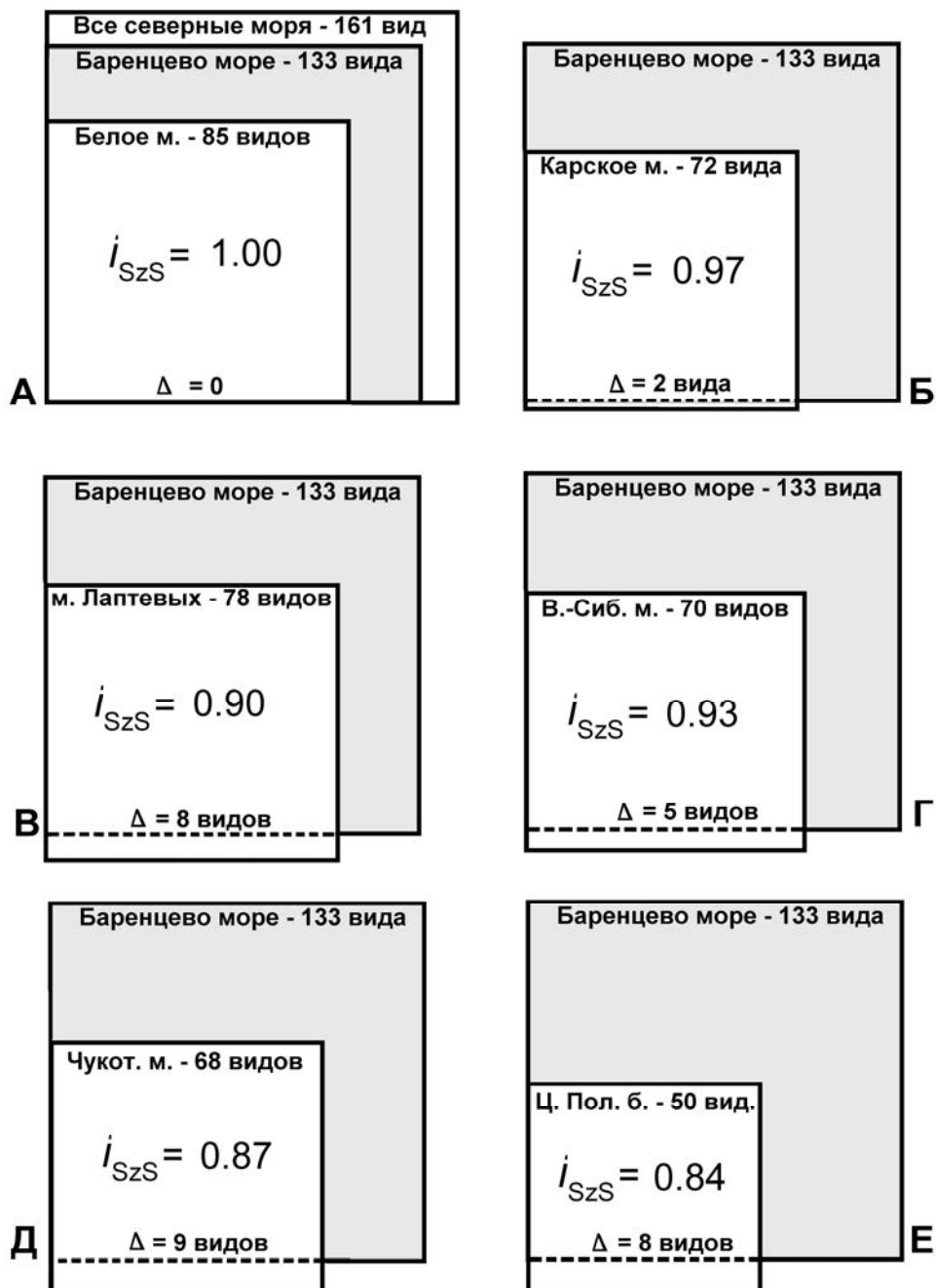


Рис. 4. Диаграммы перекрываемости множеств видов Hydrozoa северных морей (А-Д) и Центр. Полярн. басс. (Е) и значения  $i_{SzS}$ . Дельта – разность видовых списков (площадь квадратов пропорциональна числу видов).

северо-атлантическом комплексе видов, проходящем через все арктические моря, а значения индекса считать мерой их «атлантизма» (рис. 5). Барьерными зонами в северных морях оказываются средняя часть Баренцева моря (по линии юго-запад – северо-восток) и юго-восточная часть Чукотского моря, где «сгущаются» границы ареалов (синператы) многих видов, родов и даже семейств Hydrozoa. Этими двумя зонами очерчиваются западная и восточная биогеографические границы довольно однородной Арктической подобласти Арктатлантической области.

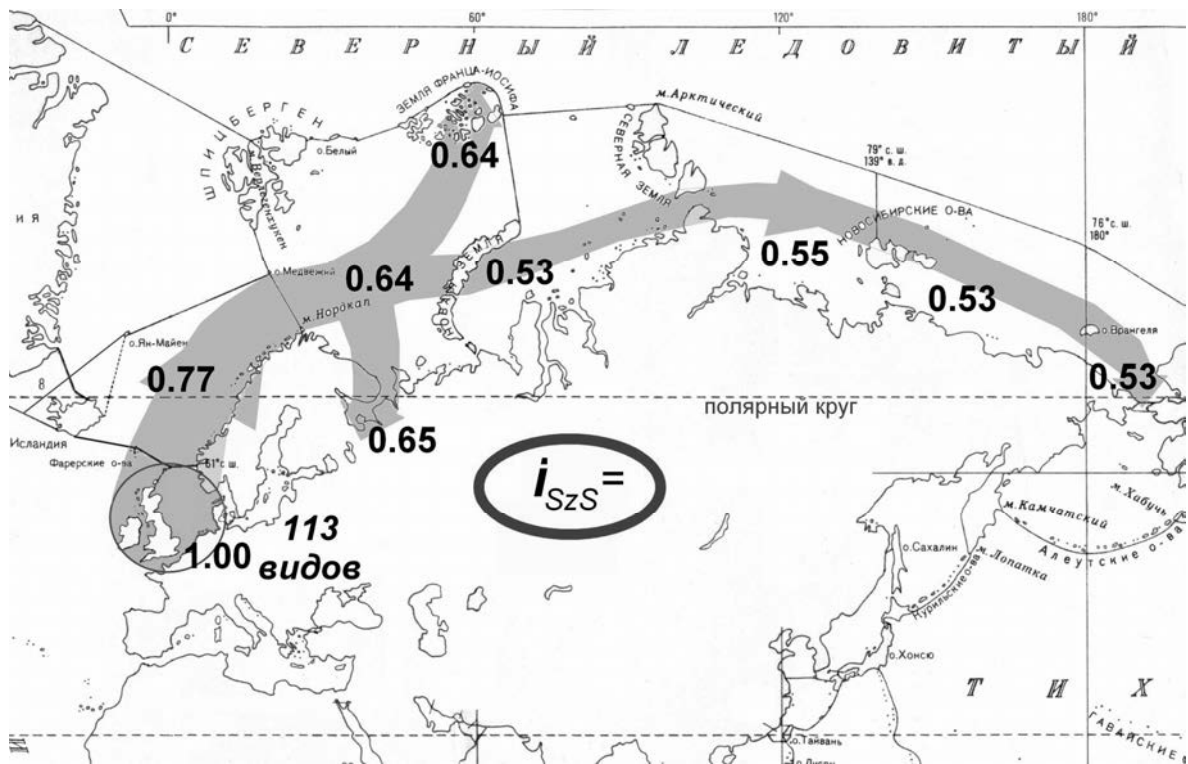
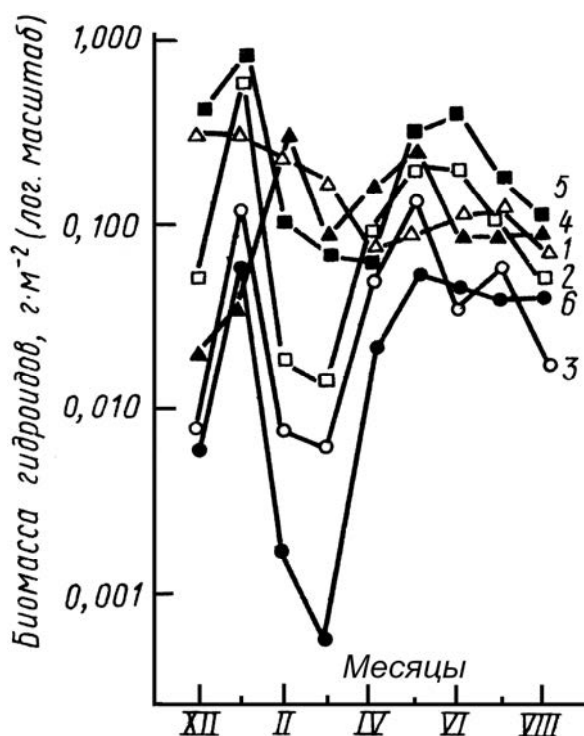


Рис. 5. Распространение Hydrozoa (Leptothecata) Северного моря по арктическим акваториям Евразии (значения ( $I_{SzS}$ )).

В Баренцевом море хорошим индикатором таких границ оказывается распространение представителей надсемейства Plumularoidea (7 видов, 4 рода), распространенных не далее п-ва Канин к востоку и не достигающих Земли Франца-Иосифа на севере; далее в Арктике Plumularoidea уже нигде не встречаются. В Чукотском море индикатором такой границы служит сгущение границ ареалов тихоокеанских бореальных видов в его юго-восточной части (Анцулевич, 2008).



**Земля Франца-Иосифа (ЗФИ)** – особый район Баренцева моря, его фауна Hydrozoa по биогеографическому составу заметно отличается от фауны моря в целом (Анцулевич, 1986). Доля арктических и бореально-арктических видов гидрзоев на ЗФИ вырастает до 75 % при

Рис. 6. Сезонные изменения обилия. 1 - *Sarsia sp.*, 2 - *Rhiz. roseum*, 3 - *Orthopyxis integra*, 4 - *Gonothyrea loveni*, 5 - *Lafaea fruticosa*, 6 - *Calycella syringa* (по Анцулевич, Погребов, 1992).



снижении роли бореальных видов до 8 %. Специфическая черта фауны ЗФИ – встречаемость у поверхности воды форм, считающихся в иных районах глубоководными (*Monocoryne gigantea*; *Ptychogena lactea*).

На мелководьях ЗФИ все жизненные циклы проходят при неизменной круглый год отрицательной температуре  $-1.8^{\circ}\text{C}$ . Тем не менее, как было показано, сезонная динамика обилия и жизненные циклы протекают с выраженной годовой цикличностью, как и в умеренных широтах (рис. 6).

### Дальневосточные моря

Основу всей российской фауны Hydrozoa (39,7%) составляют тихоокеанские виды. В дальневосточных водах исключительно или частью своего ареала встречается 80% видов Hydrozoa российских морей.

Из-за различий в систематике у русских и иностранных исследователей фаунистические списки Hydrozoa азиатской (русской) и американской сторон **Берингова моря** отличались значительно. Это позволяло говорить о разном генезисе фаун по обе стороны Берингова моря и отражаться на зоогеографических построениях. В ходе ревизии выяснилось, что фауны Hydrozoa по обе стороны Берингова моря гораздо более сходны, чем считалось ранее (Анцулевич, 2009).

На дендрограммах (рис. 7 А, Б) изображена иерархическая классификация субрегиональных фаун Берингова моря, построенная на основании двух разных индексов общности.

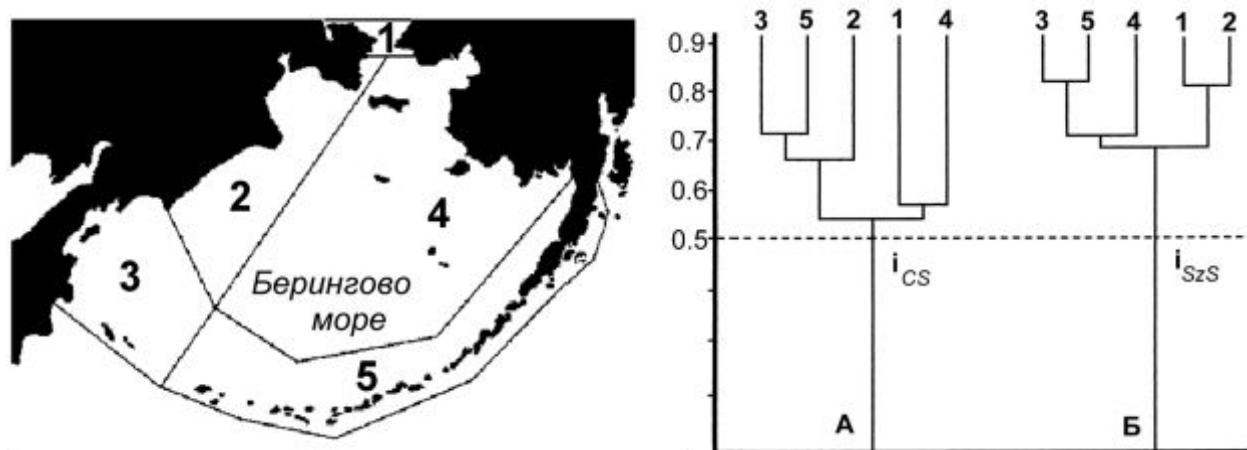


Рис. 7. Иерархическая классификация субрегиональных фаун Берингова моря.

Берингоморская фауна Hydrozoa фактически едина при сравнении западного и восточного побережий, но разделена надвое при сравнении фаун северной и южной частей моря. Единству фаун западной и восточной частей моря способствуют условия рельефа. Сплошные мелководья в северной части моря, а также Командорско-Алеутская гряда островов позволяют расселяться в обоих направлениях шельфовым видам, а глубоководная

котловина моря в центральной и южной частях дает возможность для расселения батимальных и эврибатных форм.

Биогеографический состав Hydrozoa Берингова моря сильно отличается от состава сопредельного с ним Чукотского моря отсутствием арктических видов, резким уменьшением доли бореально-арктических и возрастанием доли бореальных видов до почти половины – 47 % (рис. 9).

По степени и рангу эндемизма резко выделяется **Охотское море**. В нем доля эндемичных видов Hydrozoa составляет 17 % , и ни одно российское море (вероятно и другие моря в Северном Полушарии) не может сравниться с Охотским по этому показателю. В нем отмечается 27 эндемичных видов; также к числу эндемичных относится 7 родов Hydrozoa: *Agglutinaria* Antsulevich, 1987, *Anarthroclada* Naumov, 1955, *Fabulosus* Stepanjants, 1990, *Papilionella* Antsulevich et Vervoort, 1993, *Polysertularella* Antsulevich, 2011, *Pentatheca* Naumov, 1955, *Voragonema* Naumov, 1971, что говорит об очень высокой его фаунистической и биогеографической специфичности. Оно должно выделяться в самостоятельную провинцию, вероятно вместе в р-ном Курильских о-вов. Довольно неожиданно, что соседние крупные Берингово и Японское моря практически не содержат эндемичных Hydrozoa (рис. 9).

Наибольшим видовым богатством Hydrozoa, степенью и рангом эндемизма отличается восточная часть Охотского моря – **район Курильской островной гряды**. Средняя часть Курильского архипелага у о-вов Симушир и Уруп отличается наивысшими степенью и рангом эндемизма; здесь также отмечается выход на малые глубины типичных батимальных видов Hydrozoa, что связано с подъемом глубинного промежуточного охотоморского слоя вод – средне-курильским апвеллингом. Выделение Средне-курильского биогеографического округа полностью оправдано на примере Hydrozoa. Характер водных масс и температурный режим вод, омывающих Курильскую гряду, связан с течениями в большей степени, чем с широтной зональностью, что особенно заметно в южной части гряды. Отличительной чертой районирования южной части Курильского архипелага по составу фауны Hydrozoa оказывается выделение здесь Сояского (Сиретокского по Анцулевичу, 1987) биогеографического округа (рис. 8). Только на охотоморской стороне о. Кунашир и южной части о. Итуруп обнаружены виды и роды гидроидов тропического и субтропического происхождения: *Solanderia misakinensis*, *Hebella dyssymetra*, *Amphisbetia furcata*, *Plumularia filicaulis*, *Antennella secundaria*. Еще единственный район российских морей, где встречены все названные виды – Южное Приморье вблизи Владивостока. Своим существованием Сояский округ обязан ветви теплого Цусимского течения - Соя (рис. 8). Фауна Сояского округа более близка к фауне заливов Петра Великого и Посьета Японского моря, чем к обитателям близлежащих курильских вод. По происхождению она является более япономорской (цусимской), чем курильской. До о. Кунашир доходит лишь самая северная оконечность Сояского округа, основная акватория которого располагается вдоль берегов о. Хоккайдо. Т.о. распределение гидрозоев демонстрирует высокие индикаторные свойства характера водных масс.

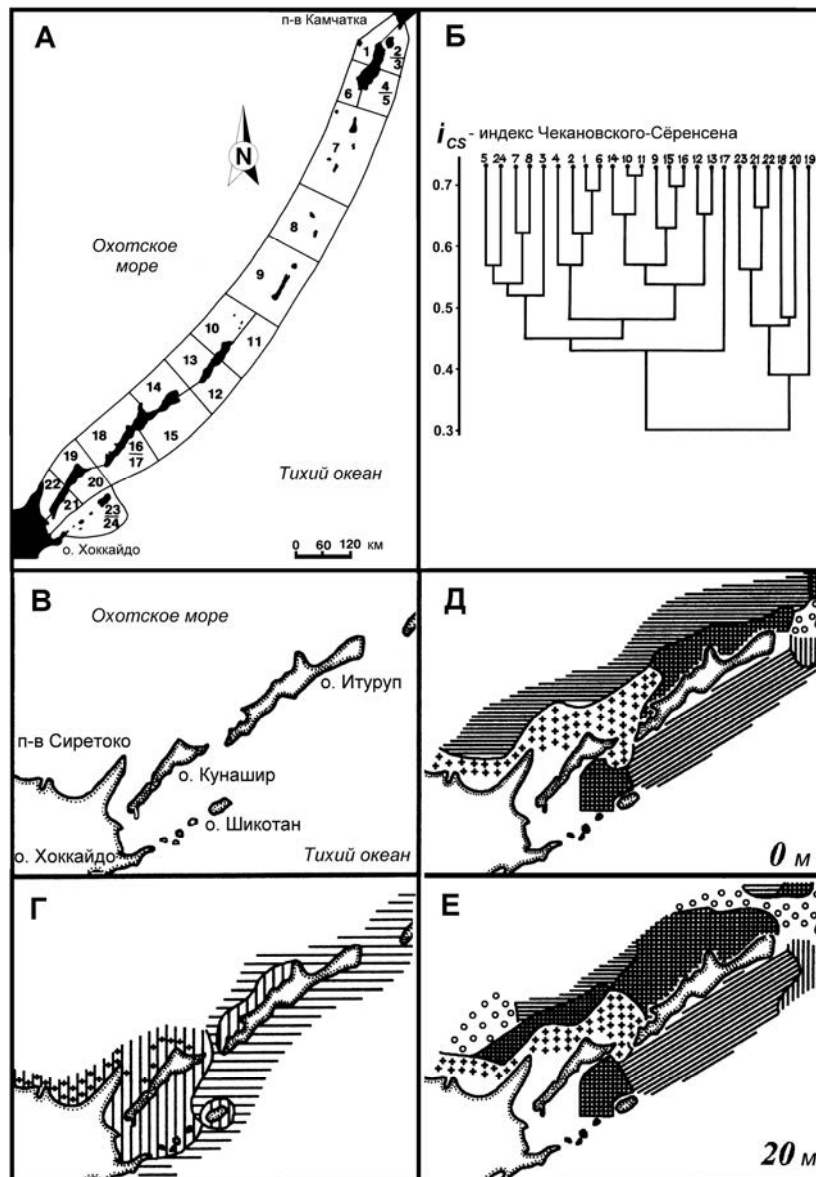


Рис. 8. А – Схема субрегионального деления р-на Курильских о-вов; Б – классификация субрегионов по составу Hydrozoa; В – карта-схема Южнокурильского региона; Г – его биогеографическое районирование;

▨ - низкобореальная (Манчжурская) биогеографическая подобласть

▨ - высокобореальная (Берингийская) биогеографическая подобласть

⊙ - Сояский (Сиретокский) биогеографический округ

Д-Е – схемы распределения водных масс:

⊙ I ▨ II ⊙ III ▨ IV ▨ V

I – воды течения Соя; II – охотоморские воды; III – холодный промежуточный слой; IV – воды течения Оясио; V – воды смешения (по Antsulevich, 1992; Анцүлевичу, Бобкову, 1992).

Состав фауны Hydrozoa в пределах **Японского моря** неоднороден. Распространение тепловодных (тропических и субтропических) элементов фауны ограничено Южным Приморьем, севернее они быстро исчезают, не продвигаясь за м. Поворотный. В восточной части, у пролива Лаперуза (м. Соя, о. Монерон) они встречаются заметно севернее и с ветвью Цусимского течения - Соя достигают охотоморской стороны южных Курильских о-вов.

Северная часть Японского моря – Татарский пролив также характеризуется собственным фаунистическим комплексом. В его составе высока роль бореально-арктических и высокобореальных элементов - *Modeeria plicatile*, *Sertularia mirabilis*, *S. staurotheca*, *S. tatarica*, *Sertularella pellucida*, *Sertularella albida*, *Abietinaria (Abietinaria) gigantea*, *A. (Semilunaria) alternithecata*, *A. (Semilunaria) kinkaidi*, *A. (Semilunaria) thujarioides*, *Thuiaria carica*, *T. decemserialis*, *T. excepticea*, *T. hartlaubi*, *T. tetrastrata*, *Campanularia groenlandica*, не обитающих в южной и в средней части моря. В пределах Японского моря (Манчжурской провинции Айнской подобласти) на основании распределения Hydrozoa наблюдается 3 линии «сгущения» границ ареалов видов (или синперат), маркирующих границы фаунистических выделов. Одна линия располагается в районе м. Поворотный и ограничивает распространение тепловодных форм на север вдоль материка. Другая

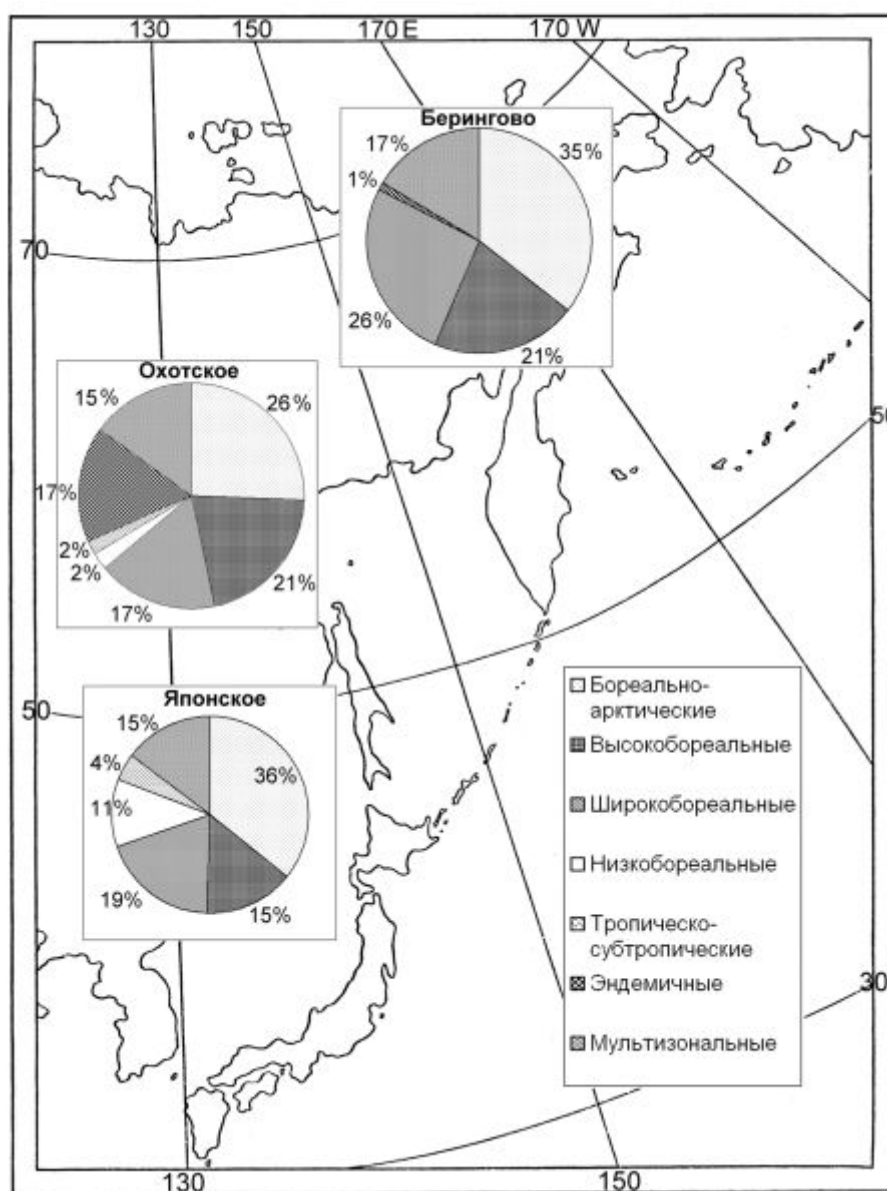


Рис. 9. Биogeографический состав Hydrozoa дальневосточных морей.

наблюдается вдоль восточного берега моря севернее о. Монерон, третья – у южной границы Татарского пролива, отражает границы распространения к югу целого ряда холодноводных форм. Эти линии намечают в Японском море 3-4 биогеографических выдела рангом ниже провинции. Один из этих выделов (Сояский округ) выходит за пределы Японского моря и связан с деятельностью течения Соя (Анцулевич, Бобков, 1990; 1992). Однако имеющийся материал и слабая изученность западного побережья Японии не позволяют провести детальное районирование, что оставляется для региональных работ. Такие работы были проведены в Японском море на других группах гидробионтов, а их результаты сходны с полученными при изучении Hydrozoa (Кафанов, Кудряшов, 2000; Kafanov et al., 2000).

### **Южные и западные моря**

Из-за пониженной солености фауна Hydrozoa **Черного моря** сильно обеднена. В Средиземном море обитает 457 видов Hydrozoa (Bouillon et al., 2004), а в Черном море - всего 26. Эндемичных видов Hydrozoa в Черном море нет. Считавшийся до настоящего момента «черноморским эндемиком» вид *Plumularia linkoi* Naumov, 1960 (Наумов, 1960; 1968a), как было показано в работе - лишь недоразвитая колония обычного средиземноморского гидроида *Kirchenpaueria [Ventromma] halecioides* (Alder, 1859). Множество видов гидрозоев Черного моря представляет собой крайне (более, чем на порядок!) обедненное и 100%-е подмножество средиземноморской фауны. Крупнейшие таксоны Hydrozoa, составляющие около половины всех видов мировой фауны – Sertulariidae и Plumularoidea, представлены в Черном море всего одним и двумя видами. Представители крупного повсеместно распространенного семейства Haleciidae в Черном море не представлены вовсе, хотя и отмечаются еще в прол. Босфор (Albayrak, Balkis, 2000).

Многие гидрозои - выходцы из Средиземного моря, в Черном море «страдают» уменьшением размера или угнетенным, неполным, развитием, также как и выходцы из Северного моря в Балтийском море.

Отличительной чертой черноморских Hydrozoa можно назвать высокую эврибиотность подавляющего числа видов и, как следствие, очень широкие ареалы. Многие из них имеют «неправильные», «рваные» очертания и формировались под воздействием не природных, а антропогенных факторов (главным образом, судоходства). Таковы, например, ареал вида *Blackfordia virgignica*, характеризующийся как «атлантическо-индо-тихоокеанский субтропическо-низкобореальный», ареалы «амфибореальный субтропическо-широкобореальный» (*Laomedea calceolifera*), «панокеанический тропическо-умеренный» (*Cordylophora caspia*) и др. Многие черноморские гидробионты, хорошо приспособленные к пониженной солености, стали инвазийными видами-вселенцами и распространились по неполносоленным морям и эстуарным системам всего Мирового океана (кроме полярных областей).

Черноморская фауна Hydrozoa представляет собой небольшое число наиболее устойчивых к понижению солености выходцев из Средиземного моря плюс вселенец из мезогалинного Каспийского моря (*C. caspia*).

**Азовское море** – самое небольшое из российских морей. Оно отделено от Черного моря узким и мелководным Керченским проливом и может быть рассмотрено как мелководный, еще более изолированный от океана и еще более опресненный залив Черного моря. Азовская фауна Hydrozoa по видовому составу оказывается сильно обедненной черноморской, которая в свою очередь представляет собой крайне обедненную средиземноморскую фауну. Здесь отмечается всего 5 видов Hydrozoa, представляющих 100%-е подмножество черноморской и, соответственно, средиземноморской фаун. Однако, именно в Азовском море отмечались наибольшие известные биомассы гидроидов в обрастании – вида *G. franciscana*, – до 16 кг/м<sup>2</sup>; в Таганрогском заливе Азовского моря эти мезогалинные гидроиды лишены конкурентов из числа морских обрастателей и оказываются доминантной формой в сообществе (Старостин, Пермитин, 1963; Парталы, 1980).

**Каспийское море** отличается значительным видовым разнообразием и высокой степенью эндемизма фауны (например, ракообразных), чего нельзя сказать о Hydrozoa. В Каспийском море обитает всего 5 видов гидрозоев: 4 из них – общие с Азовским морем, а 1 – *Moerisia pallasii* считается эндемичным. По рельефу дна Каспийского моря разделяется на три части – Северный Каспий, Средний и Южный. В обширной и наиболее опресненной северной части Каспийского моря встречается лишь один вид гидрозоев – *C. caspia*.

Отмечается общая закономерность: соотношение внутри фаун малосоленых морей (Черного, Азовского, Каспийского и Балтийского) между гидрозоями имеющими гидротеху (*Leptothecata*) и с «голыми» полипами (*Anthoathecata*) заметно смещено в сторону антоатекат, т.е. совсем не так, как в морях с нормальной соленостью. Текатные гидрозои, составляющие подавляющее большинство среди Hydrozoa, в гораздо меньшей степени приспособляются к опреснению, чем атекатные.

Фаунистический состав **Балтийского моря** слишком различается в разных участках моря из-за сильного изменения в солености с запада на восток с 34-30 ‰ (дно – поверхность) у входа в прол. Скагеррак до 7 - 0 ‰ в Финском заливе. Эндемичных видов Hydrozoa в Балтийском море нет. Его современная фауна на основной части акватории представляет собой крайне обедненную северо-атлантическую фауну, к которой прибавились некоторые виды-вселенцы. В сопредельной фауне Северного моря насчитывается 170 видов Hydrozoa (без сифонофор); в широких проливах Скагеррак и Каттегат, сохраняющих еще тесную связь с Северным морем и соленостью в регионе 30-20 ‰ их число уже падает до 108 (Calder, 2012), а на выходе из датских проливов, где соленость резко снижается до 10-8 ‰, общее число видов гидрозоев падает также резко и составляет 27 (Кильский зал.), 35 (зал. Мекленбург) (рис. 10).

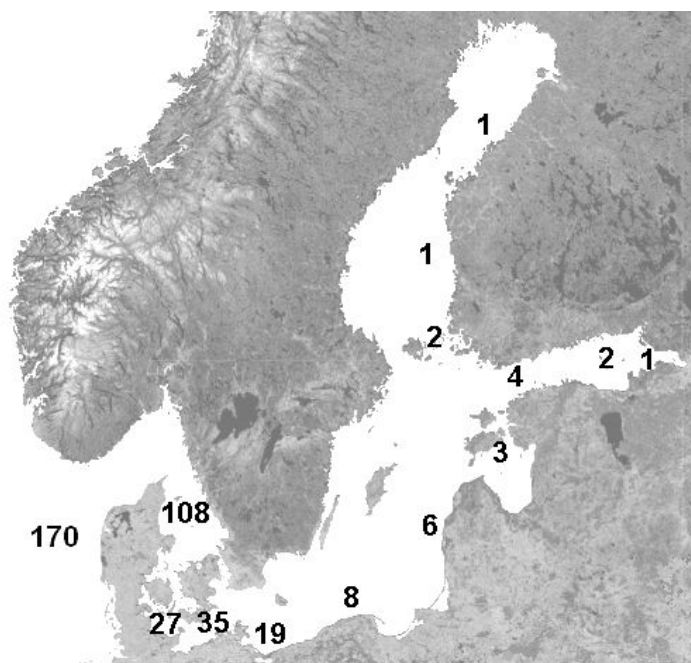


Рис. 10. Число видов Hydrozoa в разных участках Балтийского моря.

Общая закономерность уменьшения числа видов морских гидрозоев в Балтийском море с запада на восток по мере понижения солености четко прослеживается по всей акватории. Еще восточнее, в Бассейне Аркона число видов гидрозоев уменьшается до 19, а в бассейне о. Борнхольм – до 8. И далее этот же набор из 8-6 толерантных к понижению солености видов наблюдается по всему Центральному Бассейну моря, сокращаясь лишь в еще более опресненных заливах. Наиболее заметное снижение числа видов отмечается в датских проливах при изменении солености в интервале 18-14 ‰. Высшую толерантность к понижению солености демонстрируют два вида *Cordylophora caspia* и *Gonothyraea loveni*. В российской части Финского залива отмечаются лишь два этих вида гидроидов причем, *G. loveni* обнаружен только у границы с Финляндией где, возможно, не образует устойчивых поселений, как в водах Финляндии и Эстонии (Antsulevich et al., 2000). Балтийское море заселено северо-атлантической фауной Hydrozoa с малой примесью понто-каспийских вселенцев, а единственной его спецификой оказывается крайнее ее обеднение. Оно относится к выделу низкого ранга - Балтийскому округу Скандинавской провинции Северо-Атлантической бореальной подобласти Арктатлантической биогеографической области.

На основании полученных данных по распределению Hydrozoa составлена **общая схема биогеографического районирования** всей исследованной российской части Мирового океана (рис. 11). Здесь поддерживается мнение рассматривать Северный Ледовитый океан как часть единой Арктатлантической биогеографической области (Кусакин, 1979;

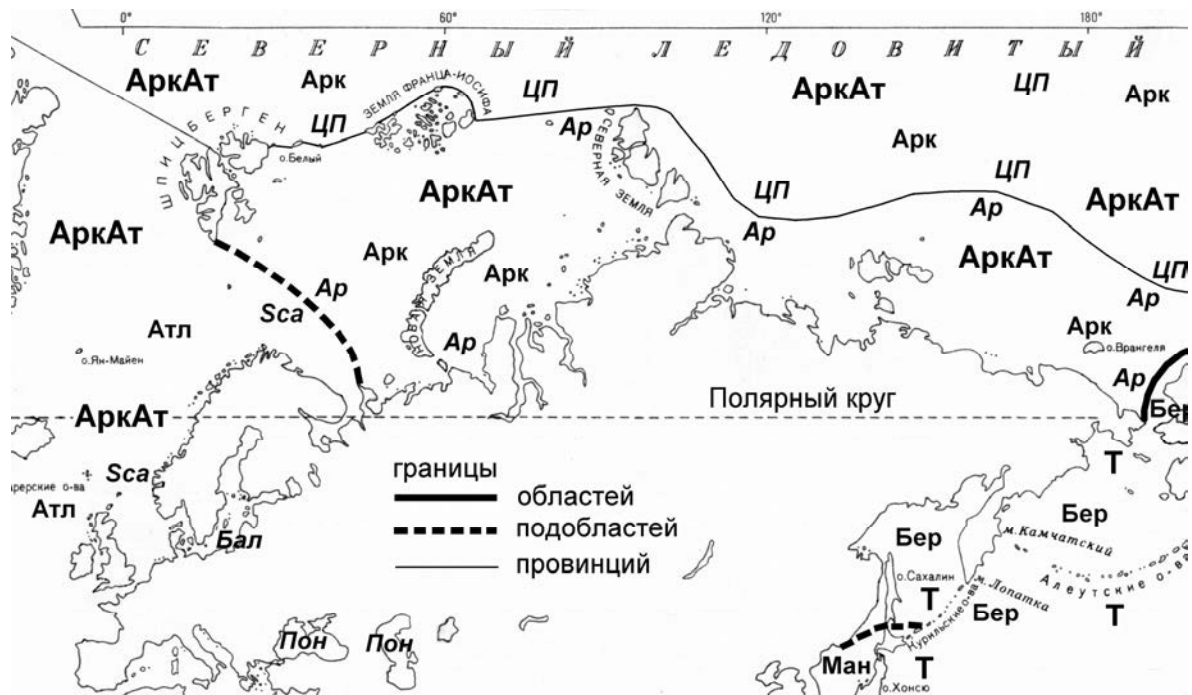


Рис. 11. Схема биогеографического районирования на основании данных о фауне Hydrozoa. **АркАт** – Арктатлантическая биогеографическая область; **Арк** – Арктическая подобласть; **Атл** – Северо-атлантическая подобласть; **Т** – Тихоокеанская бореальная область; **Сса** – Скандинавская провинция; **Ар** – Арктическая (евразийская) провинция; **ЦП** – Центральная полярная провинция. **Бер** – Берингийская высокобореальная подобласть; **Ман** – Манчжурская низкобореальная подобласть; **Пон** – Понтийская провинция Средиземноморской подобласти; **Бал** – Балтийский округ Скандинавской провинции.

Кафанов, 2005; Петряшов, 2004; 2009). По ее краевым участкам в Баренцевом море и Чукотском море проходят хорошо выраженные биогеографические границы с Северо-Атлантической бореальной подобластью и с Тихоокеанской бореальной областью (Берингийской высокобореальной подобластью). Вся центральная и евразийская Арктика оказываются очень монотонными по видовому и биогеографическому составу Hydrozoa, а образуемые выделы имеют большую площадь, но низкий ранг провинций.

Биогеографические картины, складываемые в дальневосточных, южных и западных морях, обсуждались выше в соответствующих разделах.

В ходе обработки полученных материалов и анализа полученных данных был сделан ряд заключений и выводов.



## ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ

1. В ходе ревизии фауны Hydrozoa всех российских морей и прилегающих крупных океанических регионов соискателем описано 26 новых таксона - 20 видов, 5 новых родов и 1 подрод Hydrozoa, а также впервые для отечественных морей обнаружены 23 вида, 8 родов и 4 семейства. Изменены сведения о составе фауны за счет новых объединений полипов и медуз, переопределения ошибочно идентифицированных таксонов, выявления новых синонимов, совершенствования таксономии. Установлено, что Hydrozoa морей России насчитывают 350 видов, принадлежащих к 146 родам и 51 семейству и 7 отрядам.
2. Составлены иерархические определительные таблицы таксонов всех рангов для полипов и медуз (108 таблиц), диагнозы надвидовых таксонов, оригинальная синонимика, подробные описания и иллюстрации видов.
3. В составе фауны выявлено 47 разновидностей ареалов Hydrozoa. Проведен фаунистический и биогеографический анализы северных, дальневосточных, южных и западных морей, биогеографическое районирование по фауне Hydrozoa.
4. Все евразийские арктические моря и Центральный Полярный бассейн включаются в Арктатлантическую биогеографическую область. Арктические биогеографические выделы имеют низкий ранг, что определено очень высоким сходством морей по фауне Hydrozoa на огромном протяжении евразийской Арктики, высокой ролью северо-атлантической фауны в морях евразийской Арктики вплоть до самого восточного Чукотского моря.
5. Сезонные явления в поселениях гидроидов в условиях высокой Арктики с неизменной отрицательной температурой воды проходят так же, как в умеренных областях.
6. Наиболее богатая фауна Hydrozoa обитает в Охотском море, которое также отличается высшими степенью и рангом эндемизма; наивысшего проявления эндемизм Hydrozoa достигает в районе средней части Курильской островной гряды. Соседние Берингово и Японское моря резко отличаются от него почти полным отсутствием эндемичных Hydrozoa.
7. На примере Курильского района показана высокая индикаторная роль гидрозоев для определения характера водных масс. Пространственное распределение Hydrozoa более следует распределению холодных и теплых течений (в т.ч. вертикальных), чем широтной зональности.
8. Фауны Черного и Азовского морей - полные и крайне обедненные подмножества средиземноморской фауны без эндемичных видов.
9. Мезогалинное Балтийское море представляет пример прослеженного катастрофического падения числа видов Hydrozoa в градиенте солености.
10. Рукопись диссертации представляет собой крупную монографическую сводку – определитель и справочное пособие по Hydrozoa всех морей и сопредельных океанических районов Российской Федерации.

## Список работ, опубликованных по теме диссертации после защиты кандидатской диссертации

1. Алимов А.Ф., Орлова М.И., Анцулевич А.Е. и др. Биологическое загрязнение водных экосистем бассейна Финского залива. В кн. «Охр. окр. среды, природопольз. и обеспеч. экол. безопасности в Санкт-Петербурге в 2004 г.», Ком. природ., охране окр. среды и экол. безопасн., СПб, 2005.- С.185-194.
2. Анцулевич А.Е. Биогеографическая характеристика фауны гидроидов архипелага Земля Франца-Иосифа. В кн.: Экология и биологическая продуктивность Баренцева моря, Мурманск, 1986. - С. 107-108.
3. Анцулевич А.Е.. Гидроиды рода *Laomedea* Lamouroux, 1812 в фауне СССР // Вестн. Ленингр. Унив. (3 Биол.), 1987. - Вып. 4(24). - С. 11-18.
4. Анцулевич А.Е. Гидроиды шельфа Курильских островов. Изд-во ЗИН АН СССР, Ленинград, 1987. - 165 с. – Монография.
5. Анцулевич А.Е. Влияние среднекурильского апвеллинга на местную шельфовую фауну гидроидов. 3-й Конгресс советских океанологов, Часть 1, Л. 1987.- С. 20-22.
6. Анцулевич А.Е. Некоторые итоги многолетних фаунистических исследований Hydroidea Белого моря. В кн.: Пробл. изуч., рац. использ. и охраны природных ресурсов Белого моря, 3, Кандалакша. 1987. - С. 121-123.
7. Анцулевич А.Е. Гидроиды рода *Zygophylax* (Hydrozoa, Zygophylacidae) в фауне СССР // Зоол. Журн. АН СССР, 1988, Т. 67, вып. 1. - С. 123-127.
8. Анцулевич А.Е. Первое обнаружение гидроидов рода *Monocoryne* (Hydrozoa, Myriothelidae) в водах СССР // Зоол. Журн. АН СССР. 1988. Т. 67, вып. 6. - С. 931-933.
9. Анцулевич А.Е. Морфология гидроида *Sertularella spasskii* (Feniuk, 1947) - пример олигомеризации числа клапанов оперкулюма в семействе Sertulariidae // Вест. Ленингр. Унив. (3 Биол.), 1988, вып. 2(10). - С. 115-116.
10. Анцулевич А.Е. Насколько самобытна фауна гидроидов Белого моря? В кн.: Фундаментальные исследования современных губок и кишечнополостных, Зоол. Инст. АН СССР, Л., 1989. - С. 25-27.
11. Анцулевич А.Е. Роль океанических течений в распределении гидроидов на шельфе Курильских островов. В кн.: География Мирового океана на службе рац. использования морских ресурсов, Л., 1989. - С. 38-40.
12. Анцулевич А.Е. Характеристика фауны гидроидов Дальневосточного государственного морского заповедника. В кн.: Гидробиологические исслед. в заповедниках СССР, М., 1989. - С. 65-67.
13. Анцулевич А.Е. Об эндемизме беломорской фауны гидроидов и связи между фаунами Белого и Баренцева морей. В кн.: Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. Тр. Зоол. Ин-та АН СССР, вып. 233, Л. 1991. - С. 35-43.

14. Анцулевич А.Е. Новый вид гидроидов (Cnidaria, Hydroidea) из батиали Тихого океана // Зоол. Журн. РАН, 1992, Т. 71, вып. 1. С. - 134-136.
15. Анцулевич А.Е. Новый вид глубоководных гидроидов из Северной Пацифики // Зоол. Журн. РАН, 1997. Т. 76, вып. 6. - С. 750-753.
16. Анцулевич А.Е. 1998. Биогеографическое районирование. В кн.: Океанографический атлас Южно-Курильского района Тихого океана (Ред. В.Р. Фукс, Л.Г. Карлин), Изд-во СПб унив. С. 8-9.
17. Анцулевич А.Е. Фауна гидроидов Белого моря и ее положение в фауне гидроидов российской Арктики // Вестн. СПб ун-та., сер. 3 (Биол.), 2006, вып. 4. - С. 10-16.
18. Анцулевич А.Е. Водные виды-вселенцы в восточной части Финского залива. Экология Петергофа - Наукограда Российской Федерации и сопредельных территорий, СПб.: ВВМ, 2006. - С. 11-12.
19. Анцулевич А.Е. Гидроиды (Hydrozoa, Hydroidea) Чукотского моря // Фауна и зоогеография бентоса Чукотского моря. Исслед. Фауны морей. Вып. 61 (69), Изд-во ЗИН РАН, СПб, 2008. - С. 44-84.
20. Анцулевич А.Е. Об изученности фауны гидроидов Берингова моря // Вестн. СПб ун-та., сер. 3 (Биол.), 2009, вып. 3. - С. 14-30; 169; 174.
21. Анцулевич А.Е. Class Hydrozoa. Список видов свободноживущих беспозвоночных Чукотского моря и Берингова пролива. В кн.: Сиренко Б.И. (ред.) Экосистемы и биоресурсы Чукотского моря и сопредельных акваторий. Иссл. фауны морей. Вып. 64(72), ЗИН РАН, СПб, 2009. - С. 269-271.
22. Анцулевич А. Е. Гидроиды рода *Amphisbetia* L.Agassiz 1862 (Leptolida; Sertulariidae) в фауне России // Вестн. СПб ун-та., сер. 3 (Биол.), 2011, вып. 4. - С. 3-9.
23. Анцулевич А.Е. Система высших таксонов Hydrozoa. – Мат-лы XIII научного семинара «Чтения памяти К.М.Дерюгина». СПб, 2011. - С. 5-30.
24. Анцулевич А.Е., Бобков А.А. Океанические основы биогеографического районирования южно-курильского района // Океанология, РАН, М., 1992, Т. 32, вып. 5. - С. 910-916.
25. Анцулевич А.Е., Бубырева В.А., Иванов М.И. и др.. Северная часть Лужской губы Финского залива как район строительства нового портового комплекса. Биологический аспект. X Междунар. экол. форум «День Балтийского моря», СПб, 2009. -С. 80-84.
26. Анцулевич А.Е., Максимович Н.В. Оценка влияния на распределение гидробионтов и продуктивность акватории комплекса из подводных садков и искусственных рифов. В кн.: Опыт и персп. экспл. морских стац. платформ Каспийского бассейна в целях марикультуры. Изд-во ВНИРО, М.,1990. - С. 80-89.
27. Анцулевич А.Е., Погребов В.Б. Статистические закономерности распределения водорослей и гидроидов мелководья Земли Франца-Иосифа в ходе сезонных изменений // Биол. Науки, М., 1991, вып. 9(333). - С. 67-76.
28. Анцулевич А.Е., Полтева Д.Г. Гидроиды рода *Rhizogeton* (Athecata, Clavidae) в фауне СССР. Зоол. Журн. АН СССР, 1986, Т. 65, вып.7. - С. 965-972.

29. Анцулевич А.Е., Полтева Д.Г. Организация и репродукция гидроида *Corymorpha groenlandica* // Вестн. Ленингр. Унив., сер. 3 (Биол.). 1988, вып.4 (3). - С. 3-10.
30. Анцулевич А.Е., Регель К.В. Два новых вида гидроидов (Hydroidea, Thesacphora) из мелководий средних Курильских островов // Зоол. Журн. АН СССР, 1986, Т. 65, вып. 6.- С. 929-932.
31. Анцулевич А.Е., Старобогатов Я.И. Первое обнаружение голожаберных моллюсков (=Tritoniiformes) в Каспийском море // Зоол. Журн. АН СССР, 1990, Т. 69, вып. 11. - С. 138-140.
32. Анцулевич А.Е., Степаньянц С.Д. Новый вид гидроидов редкого рода *Rosalinda* (Hydroidea) в дальневосточных водах // Зоол. Журн. АН СССР, 1985. Т. 64, вып. 8. - С. 1140-1147.
33. Анцулевич А.Е., Чернова Г.Б. 1996. Новый представитель гидроидов рода *Orthorhynchis* из батиали Курильского архипелага // Вестн. Санкт-Петерб. Унив., (3 Биол.), вып. 4(24). - С. 110-112.
34. Анцулевич А.Е., Чивилев С.М. Современное состояние донной фауны Лужской губы Финского залива // Вестн. Санкт-Петерб. Унив., (3 Биол.), 1992, вып. 3(17). - С. 3-7, 110.
35. Antsulevich A.E. Observations on the hydroid fauna of the Kurile Islands. In: J. Bouillon, F. Boero, F. Cicogna, J.M. Gili & R.G. Hughes (Eds). Aspects of hydrozoan biology // Scientia Marina, Barcelona, 1992, Vol. 56(2-3). - P. 213-216.
36. Antsulevich A.E. Artificial reefs project for improvement of water quality and environmental enhancement of Neva Bay (St.-Petersburg County Region) // Bull. Marine Sci., Univ. Miami, 1994, Vol. 55(2). - P. 1191-1194.
37. Antsulevich A.E. New genus and species of hydroids (Hydrozoa; Leptothecata) of family Sertulariidae from the Sea of Okhotsk // Zootaxa, 2011, iss.3107. - P. 59-64.
38. Antsulevich A.E., Graevsky A.P., Kvitko K.V. et al. Flora and fauna complexes of Pechora Bay as indicator of global climate change and anthropogenic impact. In: BASIS , Global Changes and the Barents Sea Region, Proc. First International Res. Conf., Inst. Geoph. Univ. Munster, Germany, 1999. - P. 423-424.
39. Antsulevich A.E., Laihonen P., Vuorinen I. Employment of artificial reefs for environmental maintenance in the Gulf of Finland. In: Artificial Reefs in European Seas., Univ. of Southampton, UK, Kluwer Acad. Publ. 2000. P. 319-329.
40. Antsulevich A.E., Vervoort W. Some little-known species of hydroids (Cnidaria: Hydrozoa) and description of *Papilionella pterophora* gen. nov., spec. nov. (Sertulariidae) // Zool. Meded., Leiden 1993, iss. 67. - P. 431-443.