

На правах рукописи

Журавлева Наталья Евгеньевна

**ФАУНА И УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ГИДРОИДНЫХ ПОЛИПОВ
(HYDROZOA) В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ**

1.5.12. Зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург – 2022

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Баренцево море среди всех морей российской Арктики характеризуется наибольшим разнообразием фауны (Зенкевич, 1963), обильными биоресурсами и уникальными природно-климатическими условиями. С северо-запада на юго-восток водоема проходит граница между бореальной и арктической областями, которая при чередовании периодов потепления и похолодания смещается в северо-восточном или юго-западном направлениях (Дерюгин, 1924, 1925; Танасийчук, 1929; Шорьгин, 1928; Черемисина, 1948; Несис, 1960; Галкин, 1986 и др.). Хорошими индикаторами таких гидрологических флуктуаций, гидродинамической активности, характера осадконакопления и антропогенного воздействия могут быть представители класса Hydrozoa, широко распространенные и представленные наибольшим количеством видов именно в Баренцевом море, если сравнивать его с другими арктическими морями. В своем жизненном цикле гидрополипы имеют медузоидную и полипоидную стадии, и поэтому изучение их роли в обрастании и выявление отношений с другими представителями донных сообществ может стать полезным инструментом в оценках вероятности и скорости возникновения нежелательных поселений на искусственных субстратах и сооружениях.

К сожалению, неполные знания о видовом составе фауны гидрополипов Баренцева моря на современном этапе развития морской биологии не позволяют с нужной степенью надежности выполнять вышеуказанные исследования и использовать их результаты в практике. При этом растущая интенсификация хозяйственной деятельности на фоне климатических изменений в Арктике увеличивает антропогенную нагрузку на морские экосистемы и усиливает необходимость сохранения биологического разнообразия в северных морях, что опять же невозможно без ревизии фауны Hydrozoa.

Цель и задачи исследования. Основной целью настоящей работы является описание фауны гидроидных полипов, анализ её биогеографической структуры и условий существования в Баренцевом море.

При реализации заявленной цели выполнялись следующие задачи:

1) Инвентаризация видового состава гидроидных полипов Баренцева моря с учетом последних экспедиционных сборов зообентоса и материалов фондовой коллекции ЗИН РАН;

2) Сбор и анализ среднемноголетних данных по параметрам среды обитания зообентоса в Баренцевом море и прилегающих акваториях;

3) Выявление основных закономерностей распределения гидрополипов, их основных биотопов и доминирующих таксонов;

4) Анализ биогеографической структуры фауны Hydrozoa Большой морской экосистемы Баренцева моря;

5) Детерминация основных типов взаимодействия гидроидных полипов с другими беспозвоночными в донных сообществах изучаемых районов моря.

Научная новизна исследования. В настоящей работе проанализированы закономерности пространственного распределения Hydrozoa Баренцева моря, выявлены особенности биогеографии гидрополипов и их доминирующие представители в таксоценозах. Рассматриваются факторы внешней среды, влияющие на эти показатели. Список видового состава гидроидных полипов для акватории Баренцева моря дополнен новыми видами. Также анализируются новые формы изменчивости у некоторых видов и места их обнаружения. Рассматриваются симбиотические связи внутри класса Hydrozoa и связи с другими представителями зообентоса.

Теоретико-методологическая основа диссертации. Теоретическую основу работы составляют научные труды отечественных и зарубежных авторов, посвященные фауне Hydrozoa, экологии и гидрологии Баренцева и Норвежского морей, северо-восточной Атлантики. При таксономической идентификации гидроидных полипов использована система Hydrozoa, предложенная К. Бульоном во второй половине XX века (Bouillon, 1985).

В исследовании применен системный анализ, предусматривающий обобщение и сравнение имеющихся данных, позволяющий изучить становление и развитие знаний как о самой фауне Hydrozoa Баренцева моря, так и о комплексе биологических и океанологических параметров этой акватории.

Использован метод визуализации морфологической вариабельности некоторых видов Hydrozoa при помощи графических изображений фрагментов колоний гидрополипов. Для анализа биотических и абиотических данных применяется традиционная статистика (Лакин, 1990), геостатистика и компьютерная картография.

Информационная база работы. В качестве информационных источников для диссертации использованы результаты собственных бентосных сборов, наблюдений, измерений и расчетов, общедоступные базы геологических, гидрологических и гидрохимических данных PANGAEA, а также официальные документы: кодекс зоологической номенклатуры, научные публикации в книгах и журналах, научные доклады и отчеты, материалы научных конференций и совещаний, как российских, так и зарубежных.

Теоретическая и практическая значимость исследования. В настоящей работе проанализированы закономерности пространственного распределения Hydrozoa Баренцева моря, выявлены особенности их биогеографического состава, расширены известные ареалы некоторых видов, дополнены существующие представления о морфологических особенностях ряда гидроидов на границах местообитаний. Расширен видовой список гидрополипов для Баренцева моря, впервые детально рассматриваются факторы внешней среды, влияющие на биоразнообразие и количественную представленность группы в донных экосистемах. Анализируются новые формы изменчивости у некоторых видов и места их обнаружения, обсуждаются симбиотические связи внутри класса и взаимодействие с другими представителями зообентоса.

Результаты, полученные в ходе исследования, впервые позволили описать пространственное распределение биомассы Hydrozoa в Баренцевом

море, выявить биотопы и доминирующие в них виды гидрополипов, Знание этих закономерностей в исследуемом районе позволяет прогнозировать степень возможного обрастания постоянных гидротехнических и причальных сооружений, а также судов ограниченного района плавания с целью их своевременного ремонта и экономии энергоносителей.

Выделены индикаторные виды гидроидных полипов (*Symplectoscyphus tricuspидatus* (Alder, 1856) и *Sertularella gigantean* Hincks, 1874), оценки численности которых, с учетом фертильности и изменчивости, могут быть использованы при мониторинге среды обитания во временных промежутках между сборами материала в отдельных районах Баренцева моря.

Основные положения, выносимые на защиту:

- баренцевоморская фауна Hydrozoa – одна из наиболее богатых среди фаун гидроидных полипов арктических морей России, но все еще нуждается в дальнейшем изучении, как в плане биоразнообразия, так и в плане закономерностей количественного распределения;
- альфа-разнообразие, биогеографический состав гидрополипов и их биомасса зависят от ряда абиотических факторов, включая гидрологические и литолого-гранулометрические;
- на шельфе Баренцева моря обитает несколько таксонов Hydrozoa, которые характеризуются своими доминирующими видами и населяют определенные биотопы со специфическими условиями существования;
- взаимодействие гидрополипов с представителями других групп донных беспозвоночных можно классифицировать четырьмя основными видами отношений: факультативным симбиозом, комменсализмом, паразитизмом и хищничеством.

Личный вклад автора. Автором был собран и обработан обширный коллекционный материал для исследования, проанализированы и обобщены литературные сведения, проведены полевые наблюдения на живых колониях гидрополипов, выполнена идентификация собранных материалов и сравнение полученных результатов с литературными данными, с архивами и образцами фондовой коллекции Зоологического института, созданы фото- и графические изображения объектов исследования и их распространения.

Степень достоверности и апробация работы. В исследовании был задействован большой объем фактического материала, включающий самые последние сборы зообентоса в Баренцевом море по регулярной сетке станций и коллекционные фонды Зоологического института РАН, сформированные в течение предыдущих 200 лет.

Лабораторная обработка образцов выполнена согласно стандартной методике. Полученные данные проанализированы методами математической статистики; результаты сопоставлены с таковыми, полученными и опубликованными в открытой печати другими исследователями. Коллекция идентифицированных образцов и постоянных препаратов хранится в лаборатории морских исследований ЗИН РАН, что обеспечивает, при необходимости, проведение повторных анализов.

Материалы диссертации доложены и обсуждены на конференциях: «Живая природа Арктики: сохранение биоразнообразия, оценка состояния экосистем» (Архангельск, 2017); «Комплексные исследования Мирового океана» (Санкт-Петербург, 2018); на 18-м Российско-норвежском симпозиуме «Влияние изменений экосистемы на промысловые ресурсы в высших широтах» (Мурманск, 2018), а также на научных семинарах Лаборатории морских исследований ЗИН РАН (Санкт-Петербург, 2016; 2018; 2019) и отчетной сессии ЗИН РАН (Санкт-Петербург, 2019).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 16 работ, из них 6 – в рецензируемых журналах перечня ВАК, 1 – коллективная монография и 1 определитель (в соавторстве).

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 156 страницах машинописного текста, состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов, библиографии (207 наименований, включая 90 на иностранных языках) и 3 приложений. Работа проиллюстрирована 37 рисунками и 7 таблицами.

Благодарности. Автор искренне благодарит своего научного руководителя С.Г. Денисенко за поддержку в процессе работы, за идеи, критику и ценные замечания при подготовке рукописи; выражает признательность своему предыдущему руководителю С.Д. Степаньянц за помощь в освоении систематики и фауны гидроидных полипов; благодарит сотрудников ПИНРО (г. Мурманск) И.Е. Манушина, П.А. Любина и Д.В. Захарова, а также сотрудницу института Морских исследований (Норвегия) Л.Л. Йоргенсен, за помощь в сборе материала; очень признательна Н.А. Анисимовой и С.А. Назаровой за ценные советы и помощь при сборе материала и подготовке рукописи.

Работа выполнена в соответствии с госзаданием НИОКТР АААА-А19-119020690072-9 от 06.02.2019 «Таксономия, биоразнообразие и экология беспозвоночных российских и сопредельных вод Мирового океана, континентальных водоёмов и увлажненных территорий», а также при финансовой поддержке гранта РФФИ № 18-05-60157 «Вековые изменения донных экосистем арктических морей России, современное состояние и прогноз».

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Современная изученность Hydrozoa в Баренцевом море

Приводится краткая морфологическая характеристика Hydrozoa по собственным и имеющимся на сегодняшний день литературным данным, отмечены особенности организации гидрополипов. Освещаются основные исторические этапы исследований фауны гидроидных полипов в Баренцевом море и прилежащих акваториях. Рассматриваются таксономические противоречия и некоторые проблемные вопросы в изучении этой группы и зоогеографии гидроидных полипов Баренцева моря.

Глава 2. Физико-географическая характеристика района исследований

На основе современных источников приведено физико-географическое описание района исследований в пределах большой морской экосистемы Баренцева моря. Рассматривается общая топография дна, типы донных осадков и их распределение в водоеме. Приведены основные гидрологические характеристики и расположение различных водных масс в Баренцевом море.

Глава 3. Материал и методы

В работе был использован материал, собранный непосредственно автором или при его участии с 2003 по 2019 гг. в экспедициях ФГУП ПИНРО и IMR (Институт морских исследований, Норвегия), которые охватывали почти всю акваторию большой морской экосистемы Баренцева моря (Рис. 1), а также коллекции ЗИН РАН, собранные в предыдущие годы.

Идентифицированы гидроиды из 288 дночерпательных проб, 172 уловов трала Сигсби, 214 уловов ихтиологического трала “Campelen 1800” и 2609 единиц хранения из коллекций ЗИН РАН. Первичную разборку уловов производили на борту судна сразу после взятия пробы и ее промывки. Дальнейшую обработку материалов осуществляли в лабораторных условиях с использованием бинокля МБС-9 при увеличении 8-14 крат, а также с помощью микроскопов “Биолам” и “Bresser”. Сырую массу животных разных видов и групп, после обсушивания на фильтровальной бумаге, определяли с помощью весов с точностью до 0,001 гр. Все линейные измерения производили с использованием окуляра-микрометра.

Первичную фиксацию большей части собранного материала проводили 75% этиловым спиртом (траловые пробы) и 4% нейтрализованным раствором формальдегида (дночерпательные пробы). В качестве буфера использовали мел и тетраборат натрия. Вторичная фиксация, после таксономической идентификации, всегда осуществлялась 75% этанолом.

При таксономической идентификации гидроидных полипов руководствовались системой Hydrozoa, предложенной К. Буйлоном во второй половине XX века (Bouillon, 1985). Для определения квидомов использовались временные препараты и микроскоп “Bresser”.

Для биогеографического анализа использована стандартная система биогеографической градации (Сиренко и др., 2008).

В качестве показателей биоразнообразия, наряду с простым количеством видов рассчитывали и индекс Симпсона, выражающий вероятность межвидовых встреч (Песенко, 1982). Кроме того, анализировались пермутированные кривые накопленного количества видов в совокупности всех дночерпательных проб, которые интерполировались асимптотическим уравнением Михаелиса-Ментена (NCSS, 2020) с целью нахождения теоретически предельного количества видов для моря в целом и для отдельных его районов. Сходство выделенных районов по фауне Hydrozoa оценено методом кластеризации соответствующих списков видов с использованием

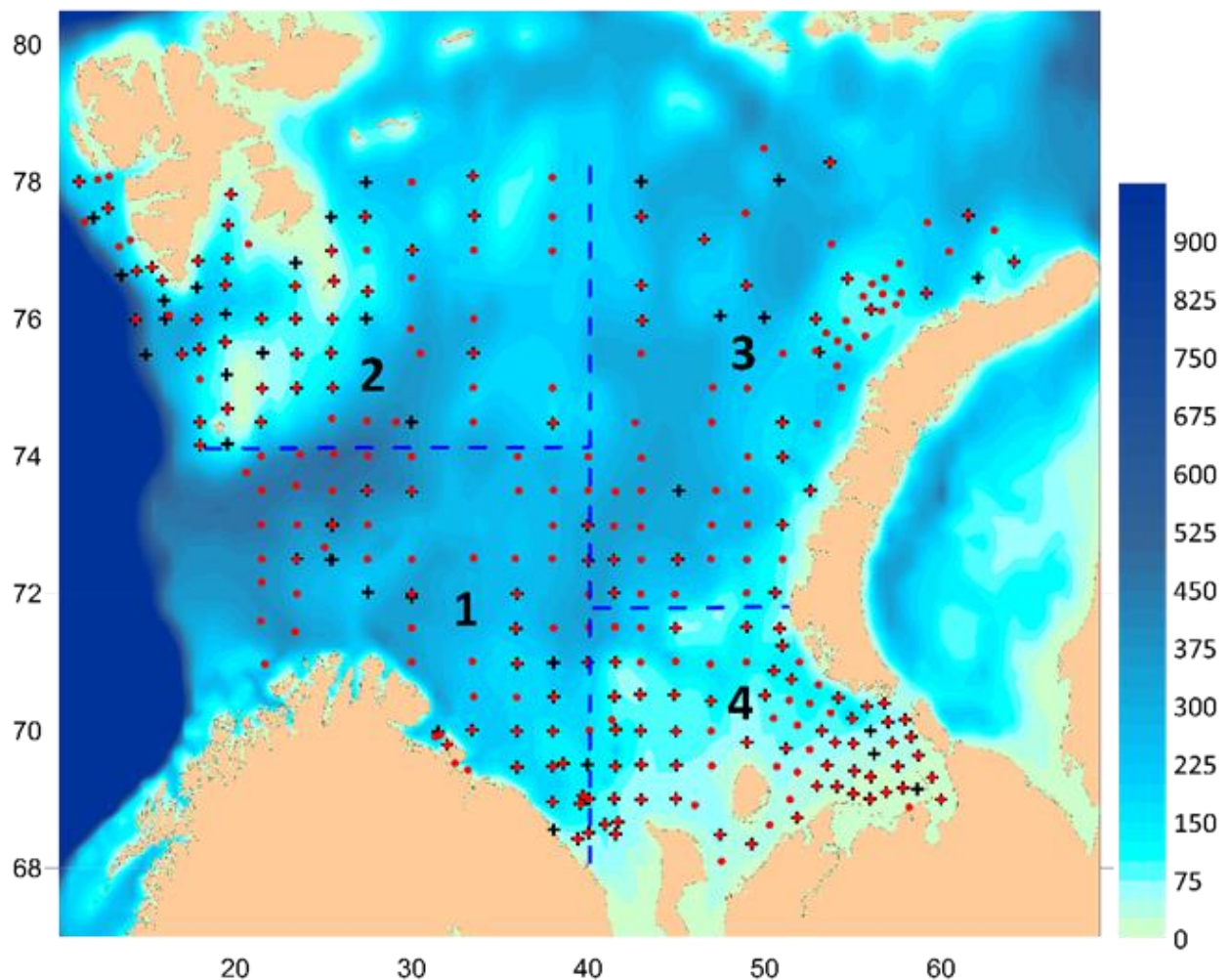


Рисунок 1. Четыре условно выделенных района Баренцева моря (Журавлева, Денисенко, 2020).

эвклидова расстояния и усредненного парно-группового присоединения для построения дендрограмм.

Для оценки влияния факторов среды на биоразнообразие и биомассу гидрополипов вычисляли параметры множественной устойчивой (robust) регрессии (NCSS, 2020), а также проводили снижение размерностей методом PLS (частичных наименьших квадратов), что методически квазиэквивалентно множественной регрессии при большом количестве независимых переменных (Wold, 1966; 1975). Исходная информация для этих анализов была получена методом экстракции значений из интерполяционных узлов карт, построенных по фактическим данным для количества видов и биомассы гидроидов в дночерпательных пробах, среднемноголетней температуры и солености воды в июле-октябре в придонном слое (Матишов и др., 1998; Korablev et al., 2014), глубины моря и уклона дна, гранулометрического состава донных осадков (PANGAEA, 2020) и информационного показателя их сортированности (Романовский, 1977).

Возможная взаимозависимость абиотических факторов (глубина, температура, гранулометрический состав осадков, рельеф дна и т.п.) в ходе

анализа контролировалась и отфильтровывалась методом «гребёнки» (Боровиков, 2003).

Для сопоставления сходства биотопов по своим абиотическим характеристикам и по населяющим их фаунам гидроидов с учетом количественной представленности последних в пробах был использован EM-алгоритм кластеризации (максимального правдоподобия, Wu, 1983), реализованный в Statistica 8. Для оценки характера пространственного распределения использовался стандартизированный индекс Мориситы (Morisita, 1959), который был выбран в связи с тем, что на результаты его работы не оказывают влияния ни размеры пробной площадки, ни размеры выборки (при условии, что она не слишком большая).

Построение карт и их анализ осуществляли с помощью компьютерных GIS-пакетов «OceanDataView 5.20» (Schlitzer, 2019) и «Surfer-9 Golden Software» (Surfer User's Guide 2011) для региона Баренцева моря, ограниченного на западе и востоке долготами 10°E и 69°E, на юге и севере – широтами 67°N и 80°N. Все интерполяционные решетки строились для 2500 равноотстоящих узлов в географической азимутальной равноплощадной проекции Ламберта с координатной привязкой в метрах.

Глава 4. Фауна Hydrozoa Баренцева моря

На сегодняшний день фауна Hydrozoa исследуемой акватории насчитывает 145 видов Hydrozoa, относящихся к 72 родам, 33 семействам и 3 отрядам. Из 100 видов, отмеченных автором, два вида обнаружены в Баренцевом море впервые (*Sertularia brashnikowi* Kudelin, 1914 и *Thuiaria triserialis* (Meresckowsky, 1878)). Оба они тихоокеанского происхождения.

Выявлено расширение границ ареалов в пределах Баренцева моря для пяти видов Hydrozoa (*Sertularia cupressoides* Clark, 1876; *Eutonina indicans* (Romanes, 1876); *Coryne pusilla* Gaertner, 1774; *Gymnognos crassicornis* Bonnevie, 1898 и *Neoturris pileata* (Forsskål, 1775)). Все они обнаружены в акватории Печорского моря, что значительно восточнее более ранних находок.

Для четырех видов гидрополипов уточнен таксономический статус. Сведенные в один вид под названием *Thuiaria articulata* Pallas, 1766 (Наумов, 1960; Cornelius, 1979; Анцулевич, 1987 и др.), но ранее идентифицированные разными исследователями как *Thuiaria lonchitis*, *Thuiaria articulata* и *Thuiaria barentsi* Naumov, 1960, разделены на два вида (*Thuiaria lonchitis* Ellis & Solander, 1786; *Thuiaria articulata* Pallas, 1766;), согласно первоописаниям и откорректированным нами диагнозам. Различия между этими видами среди экземпляров из фондовой коллекции ЗИН РАН и собранных автором диссертации, проявляются по трем признакам: типу ветвления колоний (наличия ветвей 2-го и более порядков); расстоянию между соседними гидротеками одного ряда и наличию выраженной членистости в основаниях ветвей первого порядка.

Различия между *Lafoea dumosa* (Fleming, 1820) и *Lafoea fruticosa* (M. Sars, 1850) проявляются по шести признакам: у *L. dumosa* гидротеки бóльшего

размера, чем у *L. fruticosa*; ножка гидротеки отсутствует; может формироваться вторичное устье гидротеки; нитевидная гидрориза (у *L. fruticosa* гидрориза корневидная); стенки гидротеки толстые; для коппий не свойственна закрученность, количество стерильных трубок небольшое, гонотеки сближенные.

Изучение внутривидовой изменчивости гидрополипов в Баренцевом море обнаружило сильную морфологическую вариабельность для *Ptychogena crocea* Kramp & Damas, 1925, *Modeeria rotunda* (Q. Et G., 1827), *Campanularia volubilis* (L., 1758), *Campanularia groenlandica* Levinsen, 1893, *Sertularella gigantea* Mereschkowsky, 1878, *Symplectoscyphus tricuspидatus* (Alder, 1856), *Sertularia plumosa* (Clark, 1876) и *Abietinaria pulchra* (Nutting, 1904). У некоторых из изученных видов изменчивость возможно связана с температурным режимом среды обитания. К ним относятся *Sertularella gigantea* и *Symplectoscyphus tricuspидatus*, которые теоретически могут быть индикаторами гидрологических изменений среды обитания.

Глава 5. Биогеографический состав и распределение гидроидных полипов по акватории Баренцева моря

Согласно системе биогеографического районирования, предложенной в 2008 году (Сиренко и др., 2008) в фауне Hydrozoa Баренцева моря присутствуют представители 19 биогеографических групп, которые можно объединить в 5 общностей более высокого ранга (арктическую, бореально-арктическую, бореальную, амфибореальную и панокеаническую). Сравнивая все известные данные и наши собственные материалы (Рис. 2), можно говорить о близких долях числа видов разных биогеографических групп в обеих совокупностях. На долю бореально-арктической фауны приходится большая часть выявленных для Баренцева моря видов, на втором месте – мультizonальные виды, а затем – бореальные и арктические (Рис. 2). Соотношение представителей разных типов ареалов является отражением гидрологического режима исследуемой акватории и во многом говорит об интенсивном влиянии теплых атлантических вод на значительную часть большой морской экосистемы Баренцева моря.

Анализ собранных автором материалов показал существенную неравномерность в распределении гидроидных полипов в акватории Баренцева моря. Построение кумулятивных кривых накопленного количества видов в зависимости от количества выполненных станций и сходство по спискам видов показали, что наиболее близки по этим показателям северо-западный и юго-восточный районы (Рис. 3). При этом для юго-западного, северо-западного и юго-восточного районов теоретическое количество видов для 300 теоретических станций оказалось практически одинаковым (соответственно - 94, 95 и 94). Для северо-восточного района это количество ровно на треть меньше (63).

Картографические построения по результатам уловов трала Сигсби и дночерпателя выявили схожие пространственно-географические распределения количества видов Hydrozoa в Баренцевом море. Зоны с наиболее богатым

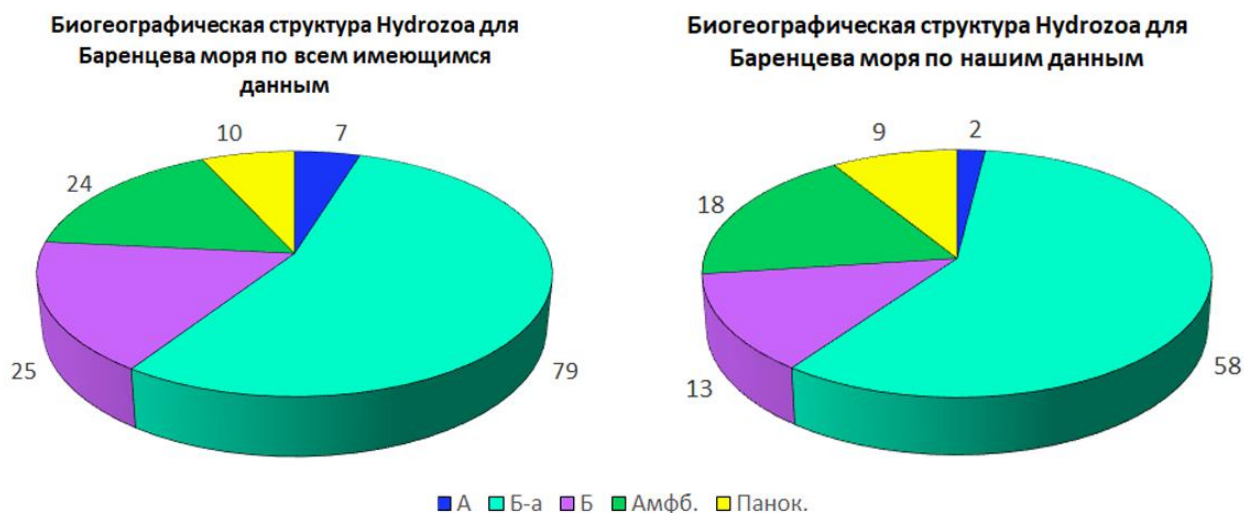


Рисунок 2. Биогеографическая структура фауны Hydrozoa Баренцева моря. (цифры – число видов; А – арктические виды, Б-а – бореально-арктические; Б – бореальные, Амфб. – амфибореальные, Панок. – панокееантические).

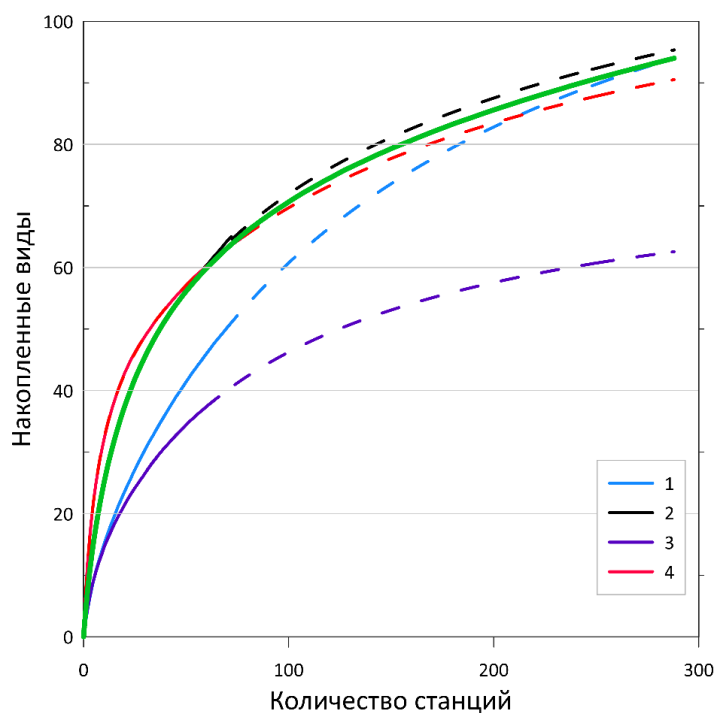


Рисунок 3. Кумулятивные кривые накопленного количества обнаруженных видов в зависимости от количества выполненных станций для разных районов моря (номера приведены на Рис.1 (зеленая линия – кумулята для всего моря в целом, сплошные линии – реальные данные, продолжение пунктиром – экстраполяция уравнением Михаелиса-Ментена).

видовым составом (точечное альфа-разнообразие) приходится на сравнительно мелководные участки с высокопродуктивными поселениями зообентоса в целом и на разноглубинные участки, где часто располагаются смешанные донные осадки, включающие грубообломочный материал (Денисенко, 2013). Более половины вариаций точечного альфа-разнообразия в Баренцевом море

обуславливаются влиянием пяти факторов (Табл. 1), три из которых оказывают положительное влияние (степень заиленности донных осадков, придонная температура и содержание гравия в донных отложениях), а два – отрицательное (глубина и градиент донного рельефа).

На величины биомассы гидрополипов достоверно влияет меньше факторов внешней среды, нежели на биоразнообразии (Табл. 2).

Если глубина и содержание гравия оказывают по-прежнему положительное влияние, то заиленность донных осадков оказывает уже отрицательное воздействие, а не положительное, как в случае с биоразнообразием.

В районах с локальными максимумами биомассы гидроидные полипы представлены в значительной степени бореально-арктическими видами, но на этих участках рядом могут сосуществовать и тепловодные, и холодноводные виды. Биогеографическая специфика фауны гидрополипов в водоеме

Таблица 1. Коэффициенты множественной «робастной» регрессии ($adj R^2 = 0.747$) для зависимой переменной $Ln(Sp)$

Предикторы	Коэффициент регрессии $b(i)$	Стандартная ошибка $sEb(i)$	Стандартизованный коэффициент $B(i)$	Статистика	
				Tst для 0-гипотезы	вероятность 0-гипотезы
D	-0.00217	0.0002342	-0.3853	-11.55	0.000
Gd	-4.84E-05	0.0002078	-0.0061	4.797	0.000
T°K	0.165412	0.012341	0.3049	18.475	0.000
M	0.265382	0.0138494	0.8874	14.848	0.000
Gr	0.013591	0.0021098	0.1681	9.236	0.000

* $Ln(Sp)$ – натуральный логарифм количества видов в дночерпательной пробе, D – глубина (м), Gd – градиент донного рельефа ($\sim = \text{угол уклона} \cdot 100$), T°K – среднесуточная придонная температура (градусы Кельвина), M – степень заиленности осадков (сумма перцентилей алеврита и пелита), Gr – содержание гравия в осадках (%).

Таблица 2. Коэффициенты множественной «робастной» регрессии ($adj R^2 = 0.690$) для зависимой переменной $Ln(Bms)$

Предикторы	Коэффициент регрессии $b(i)$	Стандартная ошибка $sEb(i)$	Стандартизованный $B(i)$	Статистика	
				Tst для 0-гипотезы	вероятность 0-гипотезы
D	-0.01323	0.000849	-0.5152	-15.589	0.000
Gd	0.000301	0.000796	0.0082	0.378	0.706
$Ln(T°K)$	-0.24214	0.154536	-0.2599	-1.57	0.107
Hv	0.399465	0.845352	0.0525	0.473	0.637
$Ln(M)$	-0.24247	0.128069	-0.1827	-1.893	0.050
Gr	0.035015	0.007864	0.0975	4.452	0.000

* $Ln(Bms)$ – натуральный логарифм биомассы гидроидов ($г/м^2$), D – глубина (м), Gd – градиент донного рельефа ($\sim = \text{угол уклона} \cdot 100$), $Ln(T°K)$ – натуральный логарифм среднесуточной придонной температуры (градусы Кельвина), Hv – степень несортированности осадков; $Ln(M)$ – натуральный логарифм степени заиленности осадков (сумма перцентилей алеврита и пелита), Gr – содержание гравия в осадках (%).

проявляется и в том, что наиболее часто встречающиеся виды, и виды, образующие 75% суммарных биоресурсов Hydrozoa в море, также имеют, в основном, бореально-арктическое распространение.

Глава 6. Таксоцены, внутрigrupповые симбиотические отношения и взаимоотношения с другими донными организмами

Несмотря на небольшую биомассу, частая встречаемость Hydrozoa в пробах зообентоса может указывать на их незначительную, но все-таки фонообразующую роль в бентосных сообществах Баренцева моря. С помощью метода кластеризации (EM-алгоритм кластеризации) было выявлено 5 биотопов (обозначенные буквами А, Б, В, Г, Д), характеризующихся определенными преобладающими абиотическими условиями. Для биотопа «А» характерны средняя степень сортированности осадков с большой долей алевропелита, небольшим количеством песка и малой долей гравия, сравнительно большой уклон дна; для «Б» – небольшое содержание алеврита в осадках, большое содержание гравия и алевропелита и умеренное – песка, средние глубины, большой уклон дна и небольшая положительная температура воды; для «В» – средняя степень сортированности донных осадков с большой долей алевропелита, средним количеством пелита, небольшим количеством алеврита и песка, малым числом гравия, средний уклон дна, небольшой температурный градиент и сравнительно высокая соленость; для «Г» – наибольшая долгота и минимальная широта, минимальные глубина и уклон дна, наибольший градиент температуры и минимальная соленость; для «Д» – максимальная долгота, небольшое содержание пелита и гравия в осадках при среднем уклоне дна и близкая к нулю положительная температура.

Уверенное разделение биотопов по перечисленным факторам среды хорошо подтверждается результатами снижения размерностей методом PLS (частичных наименьших квадратов). Наиболее значимыми факторами для разделения являются: содержание гравия в донных осадках, придонная температура воды и географическая долгота местоположения (Рис. 4). И для каждого из основных биотопов обитания Hydrozoa на шельфе Баренцева моря выделяются 2-3 доминирующих таксона гидрополипов по частоте встречаемости и средней биомассе не нулевых значений в пробах (Табл. 3).

Рассчитанные величины стандартизованного индекса Мориситы (Morisita, 1959; Akhavan et al., 2015) показывают, что в районах биотопов «А» колонии в поселениях располагаются случайным образом или даже равномерно (*Lafoea dumosa*) Колонии в поселениях биотопа «Б» сильно агрегированы и располагаются мозаично, в поселениях биотопа «В» – случайно и слабо агрегировано, в поселениях биотопа «Г» - сильно агрегировано и равномерно, а в поселениях биотопа «Д» – умеренно агрегировано и равномерно.

Между биомассой и степенью агрегированности наблюдается корреляция. Выделенные основные биотопы обитания гидрополипов на шельфе Баренцева моря и населяющие их таксоцены показывают между собой разную степень сходства и этим могут свидетельствовать об удовлетворительных

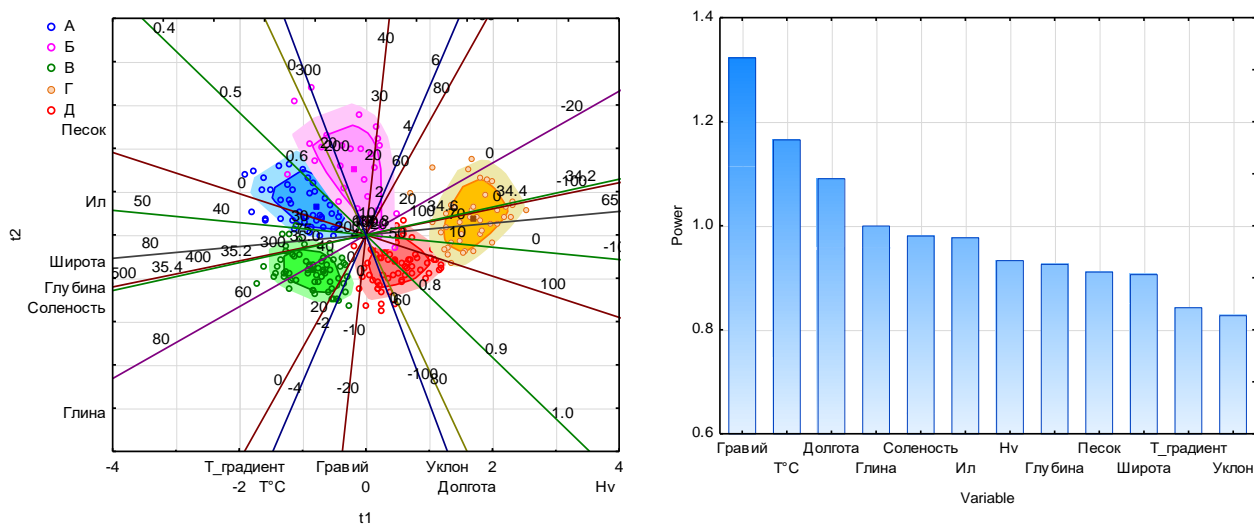


Рисунок 4. Диаграмма рассеяния точек станций в условном двухмерном пространстве на фоне векторов абиотических факторов (слева, близость векторов указывает на степень корреляции между ними, а контуры внутри облаков точек отдельных кластеров соответствуют 95 и 99 % полям), степень значимости факторов среды при выделении кластеров (справа).

Таблица 3. Таксоны Hydrozoa, доминирующие на основных биотопах, и их количественные характеристики.

Биотопы	Таксоны	n	p, %	Биомасса, г•м ⁻²	Ip
А	<i>Lafoea dumosa</i>	59	0.390	0.011	-0.304
	<i>Obelia longissima</i>		0.254	0.005	0.001
Б	<i>Lafoeina maxima</i>	29	0.621	1.106	0.557
	<i>Gonothyrea loveni</i>		0.379	1.003	0.736
	<i>Abietinaria abietina</i>		0.276	5.147	0.979
В	<i>Ptychogena crocea</i>	63	0.365	0.017	0.001
	<i>Lafoea dumosa</i>		0.206	0.075	0.265
Г	<i>Hydrallmania falcata</i>	42	0.500	0.976	0.929
	<i>Lafoeina maxima</i>		0.571	0.481	0.547
	<i>Obelia longissima</i>		0.904	0.180	-0.309
Д	<i>Lafoeina maxima</i>	75	0.360	0.540	0.503
	<i>Lafoea dumosa</i>		0.440	0.050	-0.257

*n – количество станций, p – частота встречаемости, Ip – стандартизированный индекс Мориситы (-1-+1, Akhavan et al., 2015).

результатах выполненных классификаций, отражающих вполне естественные ассоциации видов. Наиболее обычен по своим условиям биотоп «Д», для него же свойственна и наибольшая общность таксоцены с таксоценой других биотопов. Биотопы «Б», «В» и «Г», кроме «А», примерно равноценны по степени своих индивидуальных значений. Это же можно сказать и в отношении населяющих их таксоценов, но уже в совокупности с биотопом «А».

Выделенные основные биотопы обитания гидрополипов на шельфе Баренцева моря и таксоцены, населяющие эти биотопы, показывают близкие результаты ординации, что свидетельствует о вполне естественной ассоциированности видов (Рис. 5).

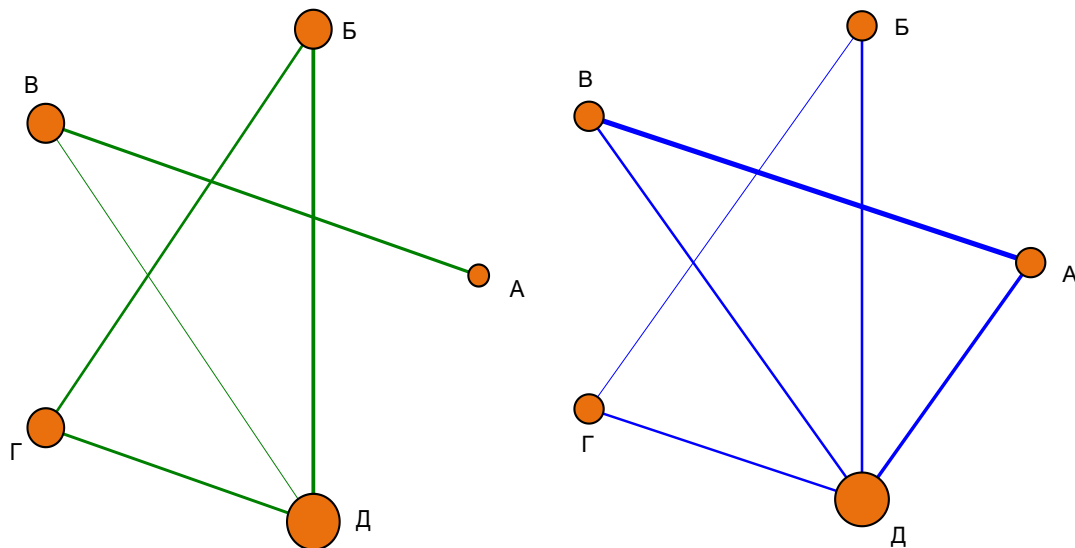
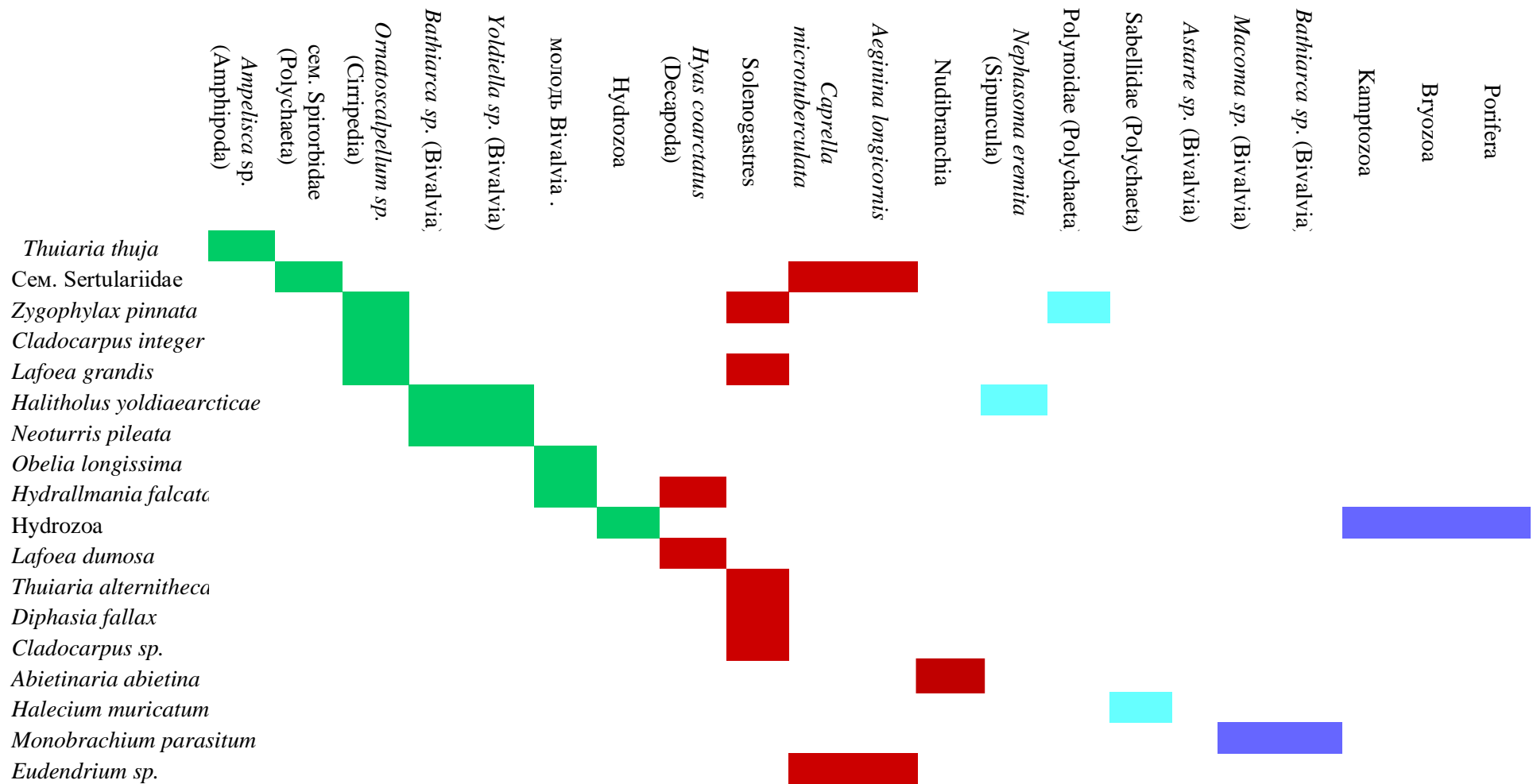


Рисунок 5. Неориентированные графы сходства основных биотопов на шельфе Баренцева моря и таксоценов Hydrozoa, населяющих эти биотопы. Диаметр кружков пропорционален количеству связей, превышающих 0.45 (0-1), толщина линий – силе этих связей (0-1).

В масштабах точечного биоразнообразия разные гидроиды и другие представители зообентоса также могут формировать неслучайные видовые комплексы. Нами выявлено несколько групп гидрополипов, которые совместно обитают с определенными таксонами других беспозвоночных животных: *Thuiaria thuja* (L., 1758) – *Ampelisca* sp. (Amphipoda); *Abietinaria pulchra* (Nutting, 1904), *Sertularia fabricii* Levinsen, 1893, *Sertularia argentea* Linnaeus, 1758, *Cladocarpus integer* (G.O. Sars, 1874) и разные виды рода *Eudendrium* – *Caprella microtuberculata* G.O. Sars, 1879 и *Aeginina longicornis* (Krøyer, 1843) (Amphipoda); *Abietinaria abietina* (L., 1758) – Nudibranchia (Gastropoda); *Halecium muricatum* (Ellis et Solander, 1786) – Sabellidae (Polychaeta); *Zygophylax pinnata* (G.O. Sars, 1874) – Polynoidae. (Polychaeta); *Hydrallmania falcata* (L., 1758) и *Lafoea dumosa* (Fleming, 1820) – *Hyas coarctatus* Leach, 1816 (Decapoda); *Monobrachium parasitum* Mereschkovsky, 1877 – *Bathyarca* spp., *Astarte* spp. и *Macoma* spp. (Bivalvia).

Многие из указанных животных располагаются на строго определенных участках колоний (например *Ampelisca* sp. (Amphipoda) располагаются на колониях *Thuiaria thuja* (L., 1758) вдоль ствола в срединной части колонии; Sabellidae (Polychaeta) прикрепляют свои трубки вдоль главных стволов колоний *Halecium muricatum* (Ellis et Solander, 1786)), что видимо указывает на тип отношений, который связывает их с гидрополипами. Все эти отношения

Таблица 4. Возможные типы взаимных отношений внутри сообществ с участием гидрополипов.



Зеленый – комменсализм; красный – хищничество; голубой – факультативный симбиоз; фиолетовый – паразитизм.

укладываются в 4 типа межвидовых взаимодействий – факультативный симбиоз, комменсализм, паразитизм и хищничество (Табл. 4).

Заключение

На сегодняшний день для большой морской экосистемы Баренцева моря отмечено 145 видов Hydrozoa (Cnidaria), относящихся к 72 родам, 33 семействам и 3 отрядам. Среди арктических морей это самый высокий показатель биоразнообразия гидроидных полипов. Вместе с тем, из-за постоянных флуктуаций притока атлантических вод и происходящих в настоящее время глобальных климатических изменений, состав фауны Hydrozoa в Баренцевом море нельзя считать полностью изученным. Появление в акватории тепловодных видов, ранее не отмеченных для водоема и распространение на восток видов, ранее обитавших в западных районах, является подтверждением происходящих изменений.

Достаточно равномерная сетка станций нашего исследования позволила пополнить знания о распространении некоторых видов гидрополипов в акватории Баренцева моря и рассмотреть их внутривидовую изменчивость. Сравнение имеющегося в фондовой коллекции Зоологического института материала, из сборов разных лет в пределах исследуемой акватории, и материала, собранного непосредственно нами, прояснило некоторые вопросы номенклатурного значения. В частности, удалось обосновать позицию автора о самостоятельности некоторых спорных видов (*Thuiaria lonchitis* Ellis & Solander, 1786, *Thuiaria articulata* Pallas, 1766, *Thuiaria barentsi* Наумов, 1960 и *Lafoea dumosa* (Fleming, 1820), *Lafoea fruticosa* (M. Sars, 1850)).

Регулярные сборы в западной части баренцевоморской акватории в одинаковые сезоны года позволили проследить изменения в формах колоний и отдельных их частей у некоторых представителей сем. Sertulariidae и выявить среди них потенциальные виды-индикаторы гидрологических изменений окружающей среды, которыми могут стать *Symplectoscyphus tricuspидatus* (Alder, 1856) и *Sertularella gigantean* Hincks, 1874.

Представители фауны Hydrozoa Баренцева моря отнесены к 19 биогеографическим группам, среди которых виды атлантического и тихоокеанского происхождения, тепловодные и холодноводные. Более 70 % приходится на бореальные и бореально-арктические виды, как атлантического, так и тихоокеанского происхождения. Весомую долю составляют также мультizonальные группы видов, в то время как арктические и тропические единичны.

Распределение гидрополипов по исследуемой акватории неравномерно. Построение кумулятивных кривых накопленного количества видов в зависимости от количества выполненных станций и сходство по спискам видов показало, что наиболее близки по этим показателям северо-западный и юго-восточный районы моря. Зоны с наиболее богатым видовым составом (точечное альфа-разнообразие) приходятся на сравнительно мелководные участки с высокопродуктивными поселениями зообентоса в целом и на разноглубинные

участки, где часто располагаются смешанные донные осадки (Денисенко, 2013), включающие грубообломочный материал – основной субстрат для прикрепления гидрополипов. Локальные максимумы влажной биомассы гидроидов по визуальным оценкам в значительной степени совпадают с областями максимального альфа-разнообразия и распределением вероятностей межвидовых встреч по Симпсону. На пространственное распределение видового богатства Hydrozoa влияют температура, степень заиленности донных осадков и количество гравия в них.

В Баренцевом море выделяются 5 основных биотопов обитания Hydrozoa, которые характеризуются различающимися абиотическими условиями. По частоте встречаемости и средней биомассе не нулевых значений в пробах для каждого из биотопов на шельфе Баренцева моря выделяются 2-3 доминирующих таксона гидрополипов. Рассчитанные величины стандартизованного индекса Морисита показывают, что в районах биотопов «А» колонии в поселениях располагаются случайным образом или даже равномерно (*Lafoea dumosa*). Колонии в поселениях биотопа «Б» сильно агрегированы и располагаются мозаично, а в поселениях биотопа «В» – случайно и слабо агрегированно. Расположение колоний в поселениях биотопа «Г» - сильно агрегированно и равномерно, а в поселениях биотопа «Д» – умеренно агрегированно и равномерно. Между биомассой и степенью агрегированности наблюдается корреляция. Выделенные основные биотопы обитания гидрополипов на шельфе Баренцева моря и населяющие их таксоцены показывают между собой разную степень сходства и этим могут свидетельствовать об удовлетворительных результатах выполненных классификаций, отражающих вполне естественные ассоциации видов. Наиболее обычен по своим условиям биотоп «Д», для него же свойственна и наибольшая общность таксоцены с таксоценой других биотопов. Биотопы «Б», «В» и «Г», кроме «А», примерно равноценны по степени своих индивидуальностей. Это же можно сказать и в отношении населяющих их таксоценов, но уже в совокупности с биотопом «А».

Предварительная оценка межвидового взаимодействия Hydrozoa с представителями иных групп зообентоса, показывает, что оно может быть достаточно разнообразным и весьма тесным. В одних случаях гидрополипы играют роль субстрата или дома, в других – сами являются обрастателями каких-либо животных. Для встреченных на колониях организмов выявлены следующие типы связей с гидроидами: комменсализм, хищничество, факультативный симбиоз и паразитизм. Иногда перечисленные функции участников межвидовых взаимодействий взаимно меняются.

Представляется, что виды гидрополипов, которые редко подвергаются обрастаниям со стороны других организмов, могут использоваться в качестве альтернативы химическим методам борьбы с морскими обрастателями.

Выводы

1. На сегодняшний день в большой морской экосистеме Баренцева моря выявлено 145 видов Hydrozoa (Cnidaria), относящихся к 72 родам, 33 семействам и 3 отрядам. Из них *Lafoea dumosa* (Fleming, 1820) и *Lafoea fruticosa* (M. Sars, 1850); *Thuiaria lonchitis* Ellis & Solander, 1786, *Thuiaria articulata* Pallas, 1766 следует считать самостоятельными видами.

2. Представители фауны Hydrozoa Баренцева моря относятся к 19 биогеографическим группам и включают виды атлантического и тихоокеанского происхождения, тепловодные и холодноводные. Преобладают бореальные и бореально-арктические виды, как атлантического, так и тихоокеанского происхождения. Весомую долю составляют также мультизональные группы видов, в то время как арктические и тропические представлены единично.

3. Распределение видового богатства (точечное альфа-разнообразие) гидрополипов по исследуемой акватории неравномерно, и наиболее близки по этому показателю северо-западный и юго-восточный районы моря. Как и биомасса, альфа-разнообразие зависит от придонной температуры, степени заиленности донных осадков и количества гравия в них.

4. В открытой части Баренцева моря выделяются 5 основных биотопов Hydrozoa, которые характеризуются различными абиотическими условиями и населяющими их таксоценозами. Результаты ординации последних по соответствующим местообитаниям свидетельствуют о вполне естественных ассоциациях, обитающих в них видов.

5. Взаимодействие гидрополипов с представителями иных групп зообентоса наблюдается в формах факультативного симбиоза, комменсализма, паразитизма, хищничества, и направленность этих взаимодействий иногда может меняться на противоположную.

6. Представляется, что некоторые виды Hydrozoa, способные формировать густые и эластичные колонии, могут использоваться в качестве альтернативы химическим методам борьбы с обрастателями судов и гидротехнических сооружений, а внутривидовая изменчивость некоторых представителей может быть полезна при косвенной индикации гидрологических изменений.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

В изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Любин, П.А. Приловы макрозообентоса в ихтиологических донных тралениях как показатель интенсивности тралового промысла / П.А. Любин, Н.А. Анисимова, И.Е. Манушин, **Н.Е. Журавлёва** // Вестник МГТУ. Тр. Мурман. гос. техн. ун-та. - 2010. - Т. 13, № 4 (Спец. вып.). - С. 641-646.
2. **Журавлева, Н.Е.** Состояние фауны гидроидных полипов (Hydrozoa) на сегодняшний день / Н.Е. Журавлева // Процессы в геосредах. – № 3(17). – 2018. – С.31-32.

3. Denisenko, S.G. The current status of the macrozoobenthos around the Atlantic walrus haul-outs in the Pechora Sea (SE Barents Sea) / S.G. Denisenko, N.V. Denisenko, E.M. Chaban, S.Yu. Gagaev, V.V. Petryashov, **N.E. Zhuravleva**, A.A. Sukhotin // *Polar Biology*. – 2019. – V. 42(9). – P. 1703 – 1717.
4. **Журавлева, Н.Е.** Биоразнообразие и распределение гидрополипов (Hydrozoa) в Баренцевом и прилегающей акватории Норвежского моря (по результатам сборов бентоса в экспедициях ПИНРО 2003 – 2008 гг.) / Н.Е. Журавлева, С.Г. Денисенко // *Труды Зоологического института РАН*. – 2020. – Т. 324(4). – С. 548-563.
5. **Журавлева, Н.Е.** Уточнение фауны и биогеографической структуры Hydrozoa, Scyphozoa, Staurozoa и Alcyonacea (Anthozoa) Карского моря / Н.Е. Журавлева // *Труды Зоологического института РАН*. – 2021. – Т. 325. – № 2. – С. 143–155.
6. Манушин, И.Е. Многолетняя динамика биомассы макрозообентоса в восточной части Баренцева моря (за период с 1924 по 2014 гг.) / И.Е. Манушин, Н.А. Стрелкова, П.А. Любин, **Н.Е. Журавлёва**, Д.В. Захаров, В.С. Вязникова // *Зоологический журнал*. – 2020. – Т. 99(7). – С. 745–756.

В иных изданиях:

1. **Епифанова, Н.Е.** Донные (Hydrozoa) Баренцева моря, как обрастатели гидроидов / Н.Е. Епифанова // *Естественнонаучные проблемы арктического региона: Труды пятой региональной научной студенческой конференции*. (Мурманск, 20-21 апреля 2004 г.). – Мурманск: 2004. – С. 83–86.
2. **Епифанова Н.Е.** Новые данные по фауне гидроидных полипов (Cnidaria, Hydrozoa, Hydroidea) Баренцева моря / Н.Е. Епифанова // *Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского севера. Труды IV (XXVII) международной конференции, посв. памяти проф. Л.А. Жакова (1923-2005)*. - Вологда: 2005. - С.139-141.
3. **Епифанова Н.Е.** Видовой и зоогеографический состав Hydrozoa (Cnidaria, Hydrozoa, Hydroidea) Баренцева моря / Н.Е. Епифанова // *Труды конф. Естественно-научные проблемы арктического региона. 7 рег. науч. студен. конф. 11-12 мая 2006 г.* – Мурманск. – 2007. – С. 15-21.
4. Степаньянц, С.Д. Hydrozoa / С.Д. Степаньянц, **Н.Е. Журавлева** // *Иллюстрированные определители свободноживущих беспозвоночных евразийских морей и прилежащих глубоководных частей Арктики* / отв. ред. Б.И. Сиренко – Т. 3. Cnidaria, Stenophora. – М.; СПб. – 2012. – С. 45-141.
5. **Журавлева, Н.Е.** Класс Гидроидные Hydrozoa Owen, 1843 / Н.Е. Журавлева // *Атлас мегабентосных организмов Баренцева моря и сопредельных акваторий* (отв. ред. К.М. Соколов) – Мурманск: ПИНРО. 2018. – С. 75-128.
6. Денисенко, С.Г. Исследования донных экосистем Печорского моря в районе острова Долгий на НИС "Профессор Владимир Кузнецов" в 2014 и 2016 гг. / С.Г. Денисенко, С.Ю. Гагаев, Н.В. Денисенко, **Н.Е. Журавлева**, В.В. Петряшев, А.А. Сухотин, Е.М. Чабан // В книге: *Экспедиционные исследования на научно-исследовательских судах ФАНО России и*

архипелаге Шпицберген в 2017 г. Федеральное агентство научных организаций, Совет по гидросфере Земли. 2018. С. 100-109.

7. **Zhuravleva, N.E.** Changes in the fauna of the Barents Sea Hydrozoa in the course of 1899-2017 / N.E. Zhuravleva // Proceeding of the 18th Russian-Norwegian Symposium. - Murmansk/Bergen/Tromsø: 2019/ - № 1. – P. 113-120.

Тезисы докладов

1. **Журавлева, Н.Е.** Hydrozoa Баренцева моря и сопредельных акваторий, и их, наиболее часто встречающиеся, «спутники жизни» / Н.Е. Журавлева // Сб. тез. Международной конференции «Живая природа Арктики: сохранение биоразнообразия, оценка состояния экосистем» (г. Архангельск, 30 октября – 3 ноября 2017 г.). – М.: Тов. науч. изд. КМК, 2017. – С. 103-104.
2. **Журавлева Н.Е.** Внутривидовая изменчивость некоторых видов гидрополипов (Hydrozoa) Баренцева моря. Зоология беспозвоночных – Новый век: материалы конференции, посвященной 160-летию Кафедры зоологии беспозвоночных Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (19-21 декабря 2018 г.). – с. 47.
3. Lyubin, P.A. Megabenthos of the Barents Sea / P.A. Lyubin, L.L. Jørgensen, N.A. Anisimova, I.E. Manushin, T.A. Prohorova, D.V. Zakharov, V.S. Viaznikova, **N.E. Zhuravleva**, A.V. Golikov, A.R. Morov, O.L. Zimina, O.S. Lyubina // Norwegian-Russian workshop, HAV 5, Biological-Geological Seabed Mapping and Monitoring in the Barents Sea.– IMR-PINRO Joint Report Series. – 2012. – P. 10-11.