

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

Журавлева Наталья Евгеньевна

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

Специальность 1.5.12. Зоология

Диссертация на соискание ученой степени кандидата
биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
Денисенко Станислав Григорьевич

Санкт-Петербург – 2022

Оглавление

ВВЕДЕНИЕ.....	3
ГЛАВА 1. СОВРЕМЕННАЯ ИЗУЧЕННОСТЬ HYDROZOA В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ.....	12
1.1. Морфология Hydrozoa	12
1.2. Основные этапы изучения фауны гидроидных полипов Баренцева моря	15
1.3. Таксономические противоречия и некоторые вопросы изучения гидроидов Баренцева моря	22
1.4. Зоогеография	27
ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ.....	28
2.1. Географическое положение и геоморфология	28
2.1.1. Границы района исследований	28
2.1.2. Рельеф дна.....	29
2.1.3. Донные осадки	31
2.2. Гидрологическая характеристика Баренцева моря.....	32
ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	34
ГЛАВА 4. ФАУНА HYDROZOA БАРЕНЦЕВА МОРЯ.....	40
4.1. Видовой состав гидроидных полипов Баренцева моря.....	40
4.2. Новые сведения о некоторых видах Hydrozoa обнаруженных в Баренцевом море.....	42
ГЛАВА 5. БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ГИДРОИДНЫХ ПОЛИПОВ ПО АКВАТОРИИ БАРЕНЦЕВА МОРЯ ..	86
ГЛАВА 6. ТАКСОЦЕНЫ, ВНУТРИГРУППОВЫЕ СИМБИОТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ И ВЗАИМООТНОШЕНИЯ С ДРУГИМИ ДОННЫМИ ОРГАНИЗМАМИ.....	100
6.1. Ценотические отношения.....	100
6.2. Внутригрупповые симбиотические отношения и отношения с другими донными организмами	112
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	119
ВЫВОДЫ	122
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	124
ПРИЛОЖЕНИЕ	148

ВВЕДЕНИЕ

Hydrozoa – это класс типа Cnidaria, представители которого обитают в пресных и морских водах по всему миру. Большая часть из них населяет моря и океаны и является обычным элементом донных сообществ, включая обрастания различных предметов, как естественного, так и искусственного происхождения (Чаплыгина, 2006; Звягинцев, Мощенко, 2008). При этом они могут наносить существенный вред, усиливая коррозию технических сооружений, повреждая различные измерительные приборы, трубо- и кабелепроводы, подводные участки судовых корпусов, уменьшая гидродинамическую обтекаемость последних и увеличивая, таким образом, энергозатраты на передвижение плавсредств. Все это заставляет исследователей искать методы борьбы с обрастаниями (Усачев, 1990). Вместе с тем, представители класса Hydrozoa, благодаря своим особенностям морфологии, физиологии и жизненных циклов, могут быть хорошими биоиндикаторами состояния окружающей среды. Кроме того, представляется перспективным использование гидроидов в фармакологии и медицине для получения биологически активных препаратов, таких как обелин, добываемый из представителей рода *Obelia*, широко распространенного в северных морях, в том числе и в Баренцевом (Еремеева и др., 2010).

Актуальность исследования. Евразийские арктические моря (северная часть Белого моря, Баренцево, Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское и Чукотское моря) обладают достаточно богатой для высоких широт донной фауной. По результатам изучения биологического разнообразия в этих морях обнаружено 4784 вида беспозвоночных (List of species..., 2001). Считается, что Баренцево море среди всех морей российской Арктики характеризуется наибольшим разнообразием фауны (Зенкевич, 1963). Опубликованная для него цифра (List of species..., 2001) в 2435 видов указывает, что почти половина обитателей северных

морей проживает в водах Баренцева моря. Возможно, их еще больше, поскольку, согласно прогнозу (Денисенко, 2013), в этом море может обитать порядка 3200-3300 видов.

Интерес исследователей к этой акватории объясняется не только разнообразием и богатством её биоресурсов, но и уникальными природно-климатическими условиями. Оценка биологического разнообразия и изучение возможностей сохранения природных экосистем, в условиях климатических изменений и возрастающего антропогенного воздействия, на сегодняшний день являются одними из основных направлений исследований.

Изучение биологии и океанографии Баренцева моря берет своё начало с конца XIX века и развивалось по мере роста интенсивности и планирования рыбного промысла (Денисенко, 2013; Ожигин, 2016). Результаты масштабной экспедиции для научно-промысловых исследований у берегов Мурмана (Книпович, 1902, 1904) заложили основу упорядоченных знаний гидрологического, биогеографического и биологического направлений исследований (Алексеев, Галкин, 1981; Степаньянц и др., 2002). Сведения, полученные с 1898 по 1908 гг. сформировали достаточно полную картину видового разнообразия и условий среды на тот период времени. За последние сто лет в акватории Баренцева моря работало множество экспедиций, главной задачей которых было изучение фауны этого водоема, его продуктивности, биоресурсов и экологического состояния. В настоящей работе обобщены материалы по фауне Hydrozoa, которые в течение последних двух столетий собирали многие исследователи данного района.

Современные коллекции гидрополипов Зоологического института РАН включают практически все сборы дореволюционных экспедиций, а также экспедиций 20-50-х гг. (исключая военные годы), и дают сравнительно полное, для первой половины 20-го века, представление о видовом разнообразии Hydrozoa открытой части Баренцева моря. После организации на Восточном Мурмане Мурманской биологической станции (с 1958 г. – Мурманского морского биологического института) и применения водолазного метода сбора бентосного

материала были описаны биоценозы прибрежной зоны Восточного и Западного Мурмана, литорали и сублиторали архипелага Новая Земля, Чешской губы (Пропп, 1966; Пушкин, 1968), а также шельфовой зоны архипелага Земли Франца-Иосифа (Биоценозы шельфа Земли Франца-Иосифа..., 1977).

Позднее рост интереса к изучению морских биологических систем стал подпитываться еще и увеличением интенсивности рыбного промысла, разведки и добычи полезных ископаемых. В результате, мониторинговые наблюдения за донными экосистемами в различных районах водоема стали практически постоянными.

В настоящее время в Баренцевом море активно продолжают работать многочисленные экспедиции на судах ММБИ, ПИНРО, Арктического и Антарктического научно-исследовательского института, института Океанологии РАН и норвежского Института морских исследований (IMR). Огромный, накопленный более чем за 150 лет материал, отражает не только основные этапы становления отечественной морской биологии, но происходящие многолетние климатические и гидрологические изменения в самом водоеме. При этом подверженность видового состава и численности представителей зообентоса влиянию абиотических процессов в Баренцевом море была отмечена ещё Дерюгиным (1915).

Фауна Баренцева моря включает в себя тепловодные и холодноводные элементы, и их географическое распределение сильно зависит от положения границы между бореальной и арктической областями. Она проходит по диагонали Баренцева моря, с северо-запада на юго-восток, и, согласно многочисленным исследованиям, периодически ундулирует (Дерюгин, 1924, 1925; Танасийчук, 1929; Шорыгин, 1928; Черемисина, 1948; Несис, 1960 и др.) при чередовании периодов потепления и похолодания. Представители класса Hydrozoa имеют планктонную личинку (планулу) и медузоидную стадию, которые способны на некоторые перемещения относительно мест обитания прикрепленной (у большинства представителей Hydrozoa) полипоидной стадии. Благодаря

особенностям своего жизненного цикла и пребыванию во взрослом состоянии прикрепленными к субстрату, гидроидные полипы могут быть хорошими индикаторами гидрологических флуктуаций, гидродинамической активности, характера осадконакопления и антропогенного воздействия. Зная структуру трофических связей (Кузнецов, 1980) в исследуемых районах и оценивая накопление металлов в тканях организмов (Moore, Stebbing, 1976) на каждом уровне пищевой цепи можно судить о степени антропогенного воздействия и путях его распространения. Исследования обрастаний и иных взаимоотношений между гидроидными полипами и другими представителями донных сообществ, дают возможность оценивать скорость возникновения нежелательных поселений на искусственных сооружениях и, возможно, влиять на этот процесс.

Фактически на сегодняшний день в исследуемом водоеме обитает самая богатая в арктических морях фауна Hydrozoa. (Stepanjants, 2001; Степаньянц, 2004, 2009, 2010; Степаньянц, Журавлева, 2012; Анцулевич, 2015). Несмотря на то, что Баренцево море является одной из наиболее изученных акваторий Арктики, каждое новое исследование расширяет список населяющих его видов, что дополняет сведения о фауне в целом и состоянии среды ее обитания в водоеме. При этом все более актуальной становится проблема сохранения биологического разнообразия морей Арктики, в том числе и Баренцева, поскольку возрастающая хозяйственная деятельность человека негативно влияет на экологическое состояние ряда районов этой акватории. В Печорском море активно осуществляется нефтедобыча, и буровые установки, несомненно, меняют жизнь обитателей моря. Проводимые там ежегодные мониторинговые наблюдения дают разные оценки изменений, происходящих из-за вмешательства человека (Шавыкин, 2015; Печорское море, 2018), но при разных сценариях прогнозируют неизбежные, разного масштаба, изменения в фауне Hydrozoa и других животных, так или иначе связанных с этой группой.

Цель и задачи исследования. Основной целью настоящей работы является описание фауны гидроидных полипов Баренцева моря, а также анализ её биогеографической структуры и условий существования.

Для реализации заявленной цели были поставлены следующие задачи:

- 1) На материале новых сборов и фондовой коллекции ЗИН РАН изучить видовой состав гидроидных полипов большой морской экосистемы Баренцева моря;
- 2) Найти и проанализировать среднесуточные данные по параметрам среды обитания зообентоса в Баренцевом море и прилегающих акваториях;
- 3) Изучить биогеографическую структуру фауны Hydrozoa Большой морской экосистемы Баренцева моря;
- 4) Проанализировать закономерности формирования, распределения и взаимодействия гидроидных полипов с другими членами донных сообществ в изучаемых районах моря;
- 5) Выделить основные биотопы и доминирующие таксоны.

Объект и предмет исследования. На настоящий момент существует множество работ по фауне Hydrozoa Баренцева моря, где описываются отдельные представители и комплексы видов для прибрежных частей акватории и отдельных локальных участков (Ronowicz, Schuchert 2007, Павлова и др., 2018, 2019, Пантелеева, 2010, 2018 и др.). Также имеются публикации, характеризующие общий видовой состав группы в Баренцевом море и её биогеографическую структуру (Пантелеева, 2000; Анцулевич, 2015). На этом фоне фауна центральной открытой части моря остается весьма слабо изученной. Также нет и целостной картины распределения гидрополипов по акватории моря.

Представленная работа дополняет уже известные сведения о фаунистическом и биогеографическом составе гидрополипов Баренцева моря и прилегающих участков акватории, сравнивает более ранние данные с вновь полученными, освещает состояние изученности фауны этой группы на современном этапе, выявляет доминирующие в открытой части водоема виды, рассматривает

пространственное распределение гидроидных полипов по акватории и факторы, влияющие на это распределение.

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 фауны гидроидных полипов, используется обобщение и сравнение имеющихся данных. Исторический подход позволяет изучить становление и развитие знаний как о самой фауне Hydrozoa Баренцева моря, так и о комплексе биологических и гидрологических систем этой акватории.

Использован метод визуализации морфологической variability некоторых видов Hydrozoa при помощи графических изображений фрагментов колоний гидроидных полипов. 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 следующие:

- результаты собственных бентосных сборов, наблюдений, измерений и расчетов;
- общедоступные базы геологических, гидрологических и гидрохимических данных PANGAEA;
- 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.

Научная новизна исследования. В настоящей работе проанализированы закономерности пространственного распределения Hydrozoa Баренцева моря, выявлены особенности биогеографии гидрополипов и их доминирующие

представители в таксоценах. 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.

Личный вклад автора. Автором был собран и обработан новый материал для исследования, проанализированы и обобщены литературные сведения, проведены полевые наблюдения на живом материале, выполнен анализ нового материала и сравнение полученных результатов с материалом фондовой коллекции Зоологического института и с литературными данными, созданы фото и графические изображения объектов исследования и их распространения.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты, полученные в ходе исследования, впервые позволяют описать пространственное распределение биомассы Hydrozoa в Баренцевом море, выявить биотопы и доминирующие в них виды гидрополипов, расширить известные границы ареалов некоторых видов Hydrozoa и пополнить представления о морфологических особенностях некоторых видов гидроидных полипов, связанных с обитанием на границе своего ареала. Знание закономерностей распределения биомассы Hydrozoa 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 судового топлива. Выделенные индикаторные виды (*Symplectoscyphus tricuspидatus* (Alder, 1856), *Sertularella gigantean* Hincks, 1874) гидроидных полипов на основе изучения их численности, мест обнаружений, фертильности и изменчивости позволят формировать представление о флуктуациях среды обитания во временных промежутках между сборами материала в некоторых 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 недоизучена, 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 носит многогранный характер, который можно классифицировать четырьмя основными видами отношений: факультативным симбиозом, комменсализмом, паразитизмом и хищничеством.

Апробация результатов исследования. 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, 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 РФ, 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 выражает искреннюю благодарность своему научному руководителю С.Г. Денисенко за поддержку в процессе работы, идеи, критику и ценные замечания при подготовке рукописи. Автор признателен за помощь в освоении фауны гидроидных полипов предыдущему своему руководителю С.Д. Степаньянц. Автор благодарит Н.А. Анисимову, И.Е. Манушина, П.А. Любина, Д.В. Захарова (сотрудников ПИНРО, г. Мурманск) и Л.Л. Йоргенсен (сотрудницу института Морских исследований, Норвегия) за помощь в сборе материала. Искренне благодарю за ценные советы и помощь при подготовке рукописи Н.А. Анисимову, С.А. Назарову. Работа выполнена в соответствии с госзаданием регистрационный номер НИОКТРАААА-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 грантов РФФИ в рамках научного проекта № 18-05-60157 «Вековые изменения донных экосистем арктических морей России, современное состояние и прогноз».

ГЛАВА 1. СОВРЕМЕННАЯ ИЗУЧЕННОСТЬ HYDROZOA В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ

1.1. Морфология Hydrozoa

Представители класса Hydrozoa широко представлены в морской среде, но есть и пресноводные формы. Их жизненный цикл включает в себя три стадии: личинку (планулу), полип и медузу. В ходе жизненного цикла происходит чередование полового и бесполого размножения.

Продуктом полового размножения, происходящего на стадии медузы, является личинка планула, из которой после оседания на субстрат формируется полип, в свою очередь, способный размножаться бесполом путем: почкованием, или фрустуляцией (особая форма размножения, в процессе которого от колонии отделяется и опадает на субстрат небольшой фрагмент, имеющий в своем составе набор клеток, необходимых для формирования первичного полипа).

Строение полипов и медуз некоторых видов детально изучено и подробно описано (Наумов, 1960, Bouillon et al., 2006).

Hydrozoa обладают преимущественно радиальной симметрией. Это двуслойные животные. Внешний слой – эктодерма, а внутренний – энтодерма, между ними некий студенистый слой – мезоглея, образующая базальный матрикс, или опорную пластинку (Рис.1.1 А, Б). Тело полипа состоит из трех главных отделов: проксимальный (аборальный), туловище и дистальный (включающий щупальца и ротовое отверстие) (Рис.1.1 В). Одиночные полипы встречаются довольно редко, чаще всего они образуют различного вида

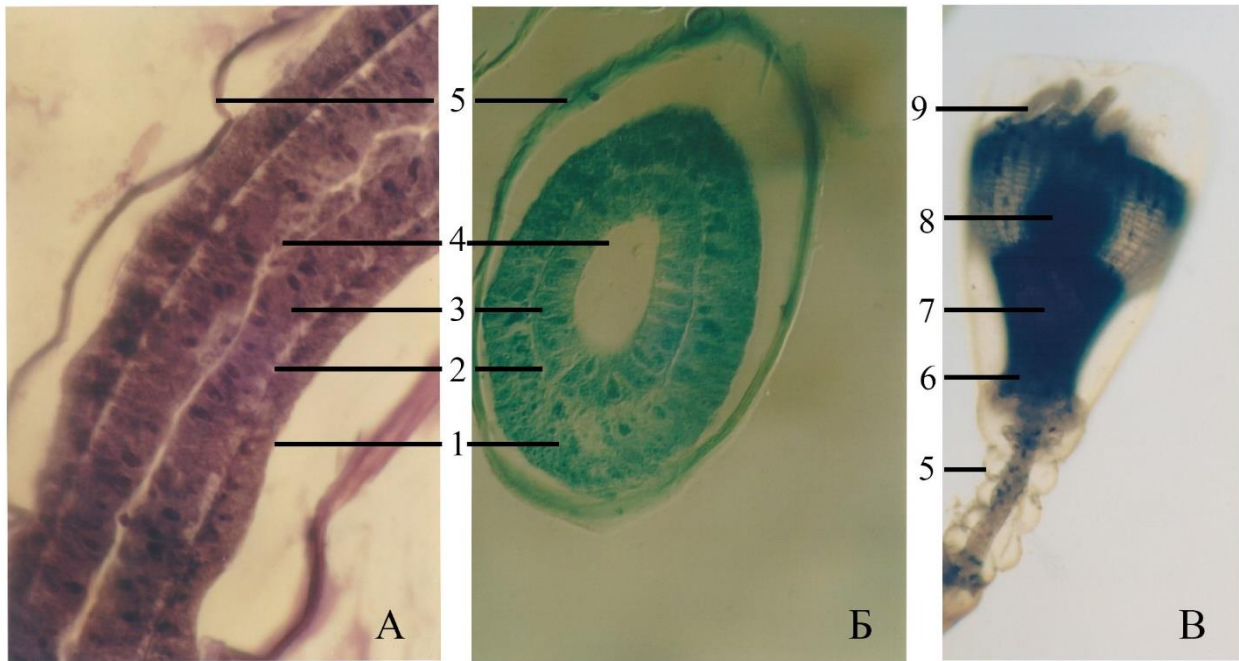


Рисунок 1.1. Морфология гидроидных полипов: А – участок ножки гидротеки *Laomedea flexuosa* Alder, 1857 (краситель гематоксилин Бёмера); Б - косой поперечный срез ствола колонии *Obelia longissima* (Pallas, 1766) (краситель амидочерный 10В); В – гидрант *Obelia longissima* (Pallas, 1766) с участком ножки гидротеки (аргентофильная реакция) (условные обозначения: 1 – эктодерма, 2 – мезоглея, 3 – энтодерма, 4 – гастральная полость, 5 – перисарк, 6 – проксимальная часть зооида, 7 – туловище, 8 – гипостом с ротовым отверстием, 9 – щупальце (по Епифанова Н.Е. (Журавлева Н.Е.) – бакалаврская ВКР).

колонии, которые формируются путем латерального почкования. Встречаются колонии необычного вида, больше похожие на одиночные полипы, но на самом деле это диморфные колонии, в которых доминирует один полип, и к нему прикреплены почки медузоидных особей (Рис. 1.2 А). Широко представлены стелющиеся (Рис. 1.2. Б) и древовидные колонии, с отходящими от ствола ветвями различных порядков, на которых расположены зоиды (Рис. 1.2 В). Образованию таких сложных структур способствует формирование перисарка, хитинового (реже известкового) наружного скелета. У одних видов этот скелет может быть весьма жестким, у других – иметь вид эластичного тонкого чехла. Перисарк может

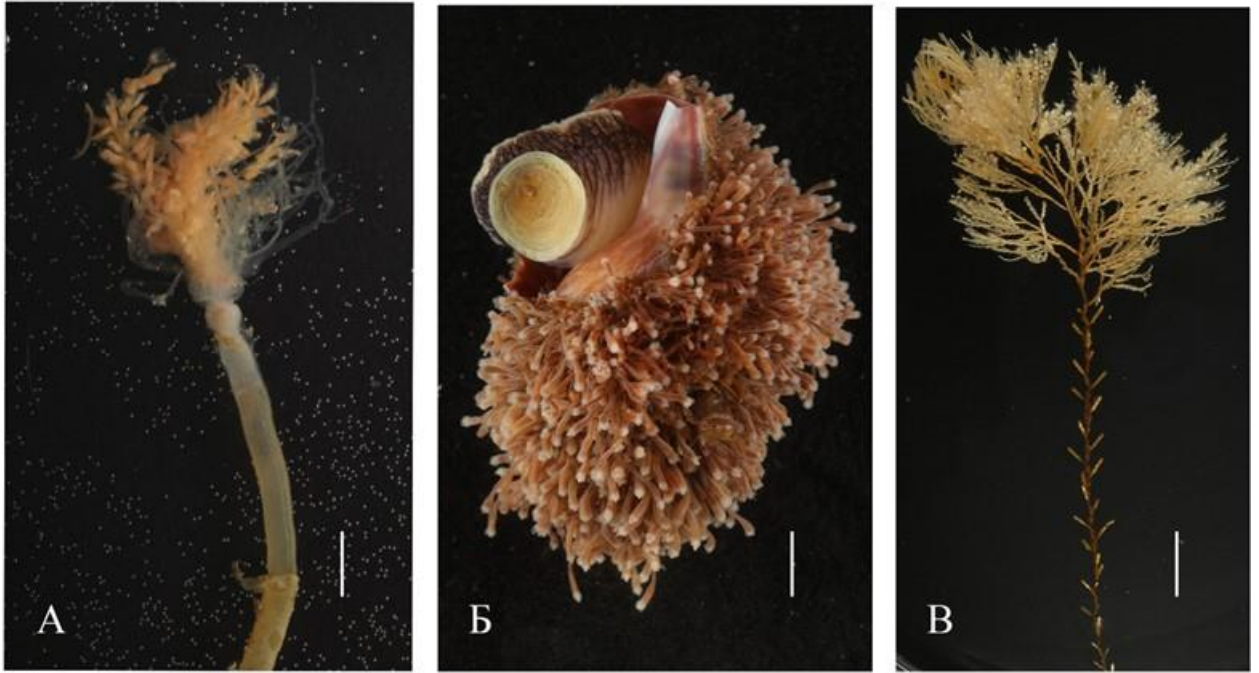


Рисунок 1.2. Примеры различных типов колоний гидроидных полипов: А - диморфная колония в виде одиночного полипа *Tubularia regalis* Boeck, 1869; Б - диморфная стелющаяся колония *Hydractinia echinata* (Fleming, 1828) на раковине *Vuccinum hydrophanum* Hancock, 1846; В - диморфная колония *Abietinaria pulchra* (Nutting, 1904) (размерная линейка: А - 2 мм, Б - 4 мм, В - 2 см).

покрывать колонию и полипов полностью, быть не полным или вовсе отсутствовать (в редких случаях). В большинстве своем гидроидные полипы имеют щупальца, которые могут быть сплошными (большинство видов Hydrozoa) или полыми внутри, и располагаться как по всей поверхности головки полипа, так и одним или несколькими рядами вокруг ротового отверстия. Щупальца бывают: нитевидные, головчатые, неразветвленные и ветвящиеся. Одни виды обладают только одним родом щупалец, другие - двумя. Есть и такие представители гидрополипов, которые лишены щупалец вовсе - это *Protohydra*, *Olindias*, *Microhydra*. Количество щупалец у разных видов варьирует от 1 до 380, если не считать тех, у кого их нет.

Существуют разные типы гидрантов: гастрозоиды (питающие полипы), гонофоры (прикрепленные и медузоидные почки, сидят непосредственно на гидранте), гонозоиды (приспособлены для отпочковывания медузоидного

поколения) и бластостили (выпочковывают медузоидов), дактилозооиды и нематофоры (несут защитную функцию).

Стрекательные клетки, характерные для типа Cnidaria, к которым относятся Hydrozoa, расположены в эктодерме полипа. Эти клетки имеют свою собственную классификацию (Рис. 1.3) (Боженова, 1988, 1989; Ostman, 2000), не менее сложную, чем систематика группы, и для некоторых видов использование стрекательных клеток при идентификации является необходимым условием верного таксономического определения.

Ещё один признак, используемый в определении гидрзоев – слепой вырост (некоторые рода сем. Sertulariidae). Это непарное образование в нижней части полипа, косая складка, вызванная особым способом прикрепления полипа к колонии и являющаяся свидетельством наличия у гидрополипов не только радиальной, но и билатеральной симметрии.

1.2. Основные этапы изучения фауны гидроидных полипов Баренцева моря

Довольно продолжительную историю изучения фауны гидроидов в Баренцевом море можно разделить на несколько перекрывающихся между собой этапов: этап накопления знаний о видовом составе, анализ накопленных данных и попытка упорядочить эти данные. Началом изучения фауны Hydrozoa Баренцева моря можно считать конец XVIII века, когда в результате четырехлетней экспедиции И.И. Лепехина, затронувшей Белое и Баренцево моря и окончившейся в 1772 г., появились первые описания видов, обитающих в обследованных районах. (Lepeschin, 1781). Первые данные о составе зообентоса Баренцева моря, с оформлением аннотированного списка видов, (D'Urban, 1880) включали в себя 12

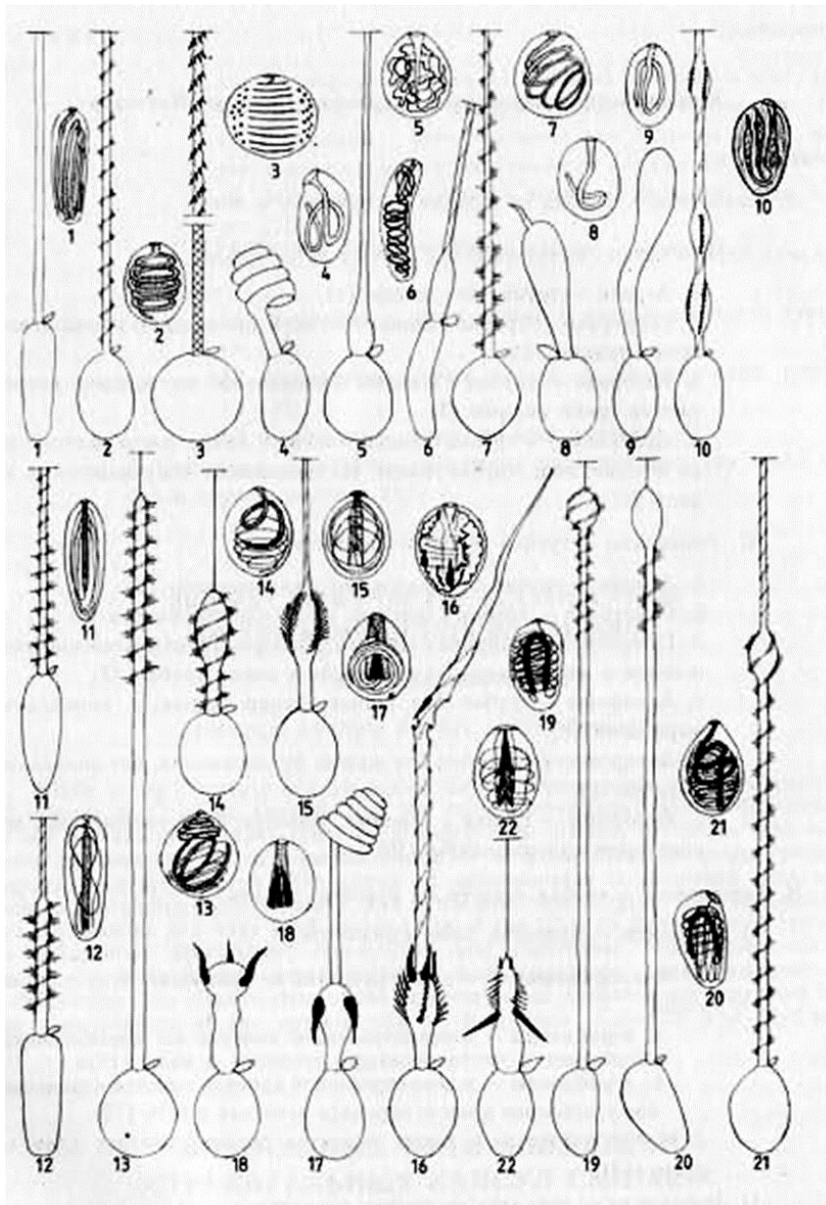


Рисунок 1.3. Нематоцисты Scyphozoa, Cubozoa и Hydrozoa (по Боженова, 1988).
 Усл. Обозначения: 1 – изориза атриха, 2 – изориза голотриха, 3 - изориза алотриха, 4 – десмонема, 5 – анизортза атриха, 6 – анизориза голотриха, 7 – анизориза гетеротриха, 8 – акрофор, 9 – анакрофор, 10 – булофор, 11 – в-рабдоид, 12 – р-рабдоид, 13 – макробазический рабдоид, 14 – микробазическая эврителла гомотриха, 15 – микробазическая эврителла гетеротриха, 16 - микробазическая эврителла семиофора, 17 - микробазическая эврителла спиротела, 18 - микробазическая эврителла аспиротела, 19 – макробазическая эврителла телотриха, 20 – макробазическая эврителла мелотриха, 21 – макробазическая эврителла голотриха, 22 - стенотела.

видов гидроидных полипов: *Myriothela phrygia* (Fabricius, 1780); *Calycella fastigiata* (Alder); *Lafoea grandis* Hincks, 1874; *Lafoeina tenuis* G. O. Sars, 1874; *Filellum*

serpens (Hassal, 1848); *Halecium muricatum* (Ellis et Solander, 1786); *Sertularella tricuspidata* (Alder, 1856); *Sertularella quadricornuta* Hincks, 1880, *Thuiaria articulata* (Pallas, 1766), *Selaginopsis decemserialis* Mereschkowsky, 1878, *Sertularia cupressina* L., 1758 и *Eudendrium* sp.

В конце XIX века (1898-1909 гг.) начала свои работы Экспедиция Научно-Промысловых исследований Мурмана (ЭНПИМ) – первая русская научная экспедиция на судне «Андрей Первозванный» под руководством известных отечественных гидробиологов Н.М. Книповича и Л.С. Брейтфуса. Материалы, полученные в этой экспедиции, внесли большой вклад в формирование баренцевоморской коллекции гидрополипов Зоологического института РАН (порядка 90 видов Cnidaria, в том числе и бентосных Hydrozoa) (Степаньянц и др., 2002). Особенно подробно в этой экспедиции была изучена фауна Восточного Мурмана. Собранные материалы положили начало многолетним исследованиям изменений в видовом составе гидробионтов, в том числе и гидроидных полипов. Работы ЭНПИМ стали, своего рода, толчком к развитию масштабного и всеобъемлющего изучения Баренцева моря, а применявшиеся в них методики и орудия лова (Степаньянц и др., 2002) стали использоваться в последующих экспедициях, вплоть до нашего времени.

В упомянутые периоды исследований над изучением фауны Hydrozoa Баренцева моря и сопредельных вод работало множество исследователей (М. Сарс (M. Sars) (1863, 1877), Г.О. Сарс (G.O. Sars) (1873), Е. Ядерхолм (E. Jäderholm) (1908, 1909), Х. Брох (Broch) (1908, 1910, 1916, 1918), Н.М. Книпович (1901) и К.М. Дерюгин (1915, 1925, 1927)), что послужило стремительному развитию представлений о видовом составе фауны и описанию новых видов и их изменчивости в первой половине 20 века. В свет вышло несколько крупных работ по гидроидам России, где была отражена и фауна баренцевоморских вод (Линко 1903, 1911, 1912; Куделин, 1914; Вагин, 1934; Березина, 1948).

М. Сарс (M. Sars), Г.О. Сарс (G.O. Sars) и Е. Ядерхолм (E. Jäderholm) публикуют работы содержащие описания видов (M Sars, 1863; G.O. Sars, 1873) и

полемику по вопросам различий между видами (Jaderholm, 1908, 1909). Это было началом активного развития таксономических представлений о группе Hydrozoa.

Появились публикации по гидроидам норвежских вод и северной Атлантики (Broch, 1908 1910) и составлены таблицы географического распространения Hydrozoa (Broch, 1910).

В экспедициях по исследованию Кольского залива под руководством К.М. Дерюгина (1915) получены данные о составе флоры и фауны залива (в том числе и гидроидных полипов), так же были составлены подробные карты рельефа дна, типов грунтов и течений, что позволяет судить об условиях обитания Hydrozoa в исследуемой акватории. К.М. Дерюгин отметил появление в течение нескольких лет видов животных не характерных для данной акватории, и исчезновение ранее отмеченных здесь видов. Он был первым, кто связал изменения фауны с изменением климата (Дерюгин, 1915). Потепление климата, связанное с усиленным действием тёплых атлантических вод в течение 1904 – 1908 гг., по его мнению, объясняло появление в бентосе Кольского залива бореальных видов, к которым он относил *Corymorpha nana* Alder., *Boungainvillia van benedeni* Bonnevie, *Eudendrium ramosum* (L.), *Lictorella pinnata* (G.O. Sars). В своей монографии по исследованию фауны Кольского залива К.М. Дерюгин использует определения, сделанные по большей части А.К. Линко, и некоторые определения Х. Броха. Некоторые замечания в работе К.М. Дерюгина, который изучал фауну не только Баренцева моря, но и всего Мирового океана, указывают на разногласия этих авторов в вопросах идентификации и валидности некоторых видов, а, так же, на то, что ряд форм Hydrozoa, обнаруженных в Кольском заливе, характерен и для некоторых представителей фауны Аляски, западного побережья Сев. Америки, и даже Гавайских островов и Австралии (Nutting, 1904, 1905). Он обратил особое внимание на вопросы, касающиеся биполярного распространения морских организмов (на примере гидроидов) и предложил рассматривать происхождение биполярных ареалов из всесветных (Дерюгин, 1915). Дальнейшие исследования дали подтверждения этим предположениям (Степаньянц и др., 2002).

Повышающийся интерес к акватории Баренцева моря был вызван растущими потребностями рыбного промысла и судоходства и последующие несколько лет исследований отмечены изучением границ теплых и холодных масс, (Дерюгин, 1915, 1925; Книпович, 1921) и, в связи с продолжением исследований в Кольском заливе и около Мурмана, пополнением знаний о гидроидных полипах исследуемой акватории, касающихся уже 86 видов Hydrozoa (Спасский, 1929), что составляет чуть менее половины известной на сегодняшний день гидрозойной фауны водоема.

Результатами вышеупомянутых исследований и экспедиций, проводившихся ПИНРО в 1968-1970 годах, охватывающих почти всё Баренцево море, стали расшифровки жизненных циклов, систематическая идентификация представителей Hydrozoa и формирование представлений о внутривидовой изменчивости этой группы (Broch, 1910; Линко, 1911, 1912; Куделин, 1914; Дерюгин, 1915; Наумов, 1960).

В работах А.К. Линко (1911, 1912) и Н.В. Куделина (1914), опубликованных в серии «Фауна России», наряду с подробными описаниями известных к тому времени видов, приводятся значимые и сегодня сведения о составе коллекций ЗИН по гидроидам, синонимии и распространению каждого вида в Мировом океане.

В 1960 году, после обработки всех сборов коллекции ЗИН РАН и новых материалов, собранных за период от выхода работ А.К. Линко и Н.В. Куделина (Линко, 1911, 1912; Куделин, 1914) до 60-х гг., Д.В. Наумов (1960) публикует определитель «Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватых и пресноводных бассейнов СССР». В этой монографии, переведенной позже на английский язык (Naumov, 1969), помимо обширной фаунистической и таксономической частей, содержится обширная информация по морфологии и присутствует филогенетический раздел, включающий анализ данных, касающихся расшифровки жизненных циклов многих видов, в том числе и тех, которые встречаются в Баренцевом море. Огромная значимость этой публикации заключается в том, что наряду с описанием донных стадий каждого вида, в ней даются описания и пелагических стадий – медуз – тех, которые были известны к тому времени. Ранее

фауна медуз Баренцева моря рассматривалась в работах А.К. Линко (Linko, 1900, 1902, 1904; Линко, 1907). Всего в монографии указано 119 видов Hydrozoa, отмеченных для Баренцева моря. Обобщение всех имеющихся материалов по Hydrozoa евразийских арктических морей (включая аннотированный список из 130 видов Hydrozoa) содержится в публикации Степаньянц С.Д. (1989). В этой работе кроме видового состава гидрополипов рассматриваемой акватории дана характеристика каждой биогеографической группы этих животных и принадлежность к этой группе тех или иных видов, а также указаны глубины обитания обнаруженных видов.

Начиная с рубежа 20 и 21 вв. развитие представлений о фауне гидроидных полипов Баренцева моря по большей части зависило от трансформации системы классификации этой группы. Обнаружение новых для акватории всего моря видов стало происходить все реже. Отмечаемое исследователями число видов Hydrozoa для Баренцева моря колебалось. Н.Н. Пантелеевой опубликован список гидрополипов (Пантелеева, 2000), который включает 130 видов гидроидных, относящихся к 6 отрядам, 31 семейству, 75 родам. Опубликованный несколько позже, список видов Cnidaria для Баренцева моря (Stepanjants, 2001) включает 125 видов Hydroidea, принадлежащих к 69 родам, 34 семействам. А в 2012 г. издан иллюстрированный определитель, в состав которого вошли почти все встреченные когда-либо в Баренцевом море гидрополипы и медузы (138 видов) с описаниями, их ареалов и биогеографическими характеристиками (Степаньянц, Журавлева, 2012). В последние годы описаны отдельные представители и комплексы видов гидрополипов для прибрежных частей акватории и отдельных локальных участков (Ronowicz, Schuchert 2007, Павлова и др., 2018, 2019, Пантелеева, 2010, 2018), за счет которых пополняется список видов Hydrozoa, встреченных в пределах исследуемой акватории. В ряде работ зарубежных авторов рассмотрены вопросы систематического положения некоторых видов (Cornelius, 1975; Schuchert, 2001; Vervoort, Watson, 2003). В 2015 году опубликована монография А.Е. Анцулевича «Hydrozoa (гидроиды и гидромедузы) морей России», которая включает в себя

большую часть накопленных к настоящему моменту материалов по фауне Hydrozoa и характеризует общий видовой состав группы в морях России, в том числе и в Баренцевом. Несмотря на свою схожесть с работой Наумова 1960 г., в этом труде приведено много суждений, отражающих современное состояние фауны и систематики группы в целом. Кроме того, в ней анализируется и биогеографическая представленность гидрополипов в Баренцевом море. Для исследуемой нами акватории автор называет 133 вида Hydrozoa, тогда как для Карского моря – 72, Лаптевых – 78, Восточно-Сибирского – 70, Чукотского – 67 видов. Кратко описывая биогеографическую структуру Hydrozoa каждого из рассматриваемых морей, автор сравнивает характеристики основной части Баренцева моря и района труднодоступного архипелага Земли Франца Иосифа, данных по фауне которого довольно мало в литературе (Анцулевич, 2015).

Архипелаг Шпицберген более доступен исследователям и занимает особое место в интересах ряда стран, что не может не отражаться на поступающей информации. Создание и поддержание на архипелаге научных и образовательных центров способствует развитию исследований этого района Баренцева моря. Там работают иностранные и российские исследователи, сотрудники ААНИИ, ММБИ и ПИНРО. Рельеф, гидрология и климат Шпицбергена создают уникальные условия обитания для гидрополипов и других представителей зообентоса. Прибрежные сборы Hydrozoa и исследования отдельных фиордов указывают на изменения фауны гидроидных полипов, а значит на малую изученность акватории с учетом меняющегося климата (Ronowicz, Schuchert, 2007, Пантелеева, 2018).

В связи с климатическими изменениями внимание исследователей так же обращено еще на два района Баренцева моря, которые заметно реагируют на происходящие перемены сменой донных биоценозов. Это район Мурманского побережья (Павлова и др., 2018) и Печорского моря. Последний подвержен ослабленному влиянию теплых атлантических вод, а вот распресненные холодные воды Белого моря и речной сток Печоры, наоборот, имеют очень большое значение,

однако элементы тепловодной фауны Hydrozoa обнаруживаются и на этом участке (Zhuravliova, 2019).

В 2018 году вышел атлас по приловам донных рыболовных тралов, в который включена глава автора настоящей диссертации по гидрополипам, попадающим в промысловые орудия лова (Атлас мегабентосных организмов..., 2018), и помещены карты распространения видов по данным из приловов рыболовных тралов типа Campelin с 2006 по 2017 гг.

Перечисленные выше работы составляют очень маленькую часть того массива знаний, которые мы уже имеем на сегодняшний день по Баренцеву и сопредельным морям. Но интерес к этой акватории и её обитателям не уменьшается, а, скорее наоборот, растет. Каждый год выполняются новые экспедиции, изучающие фауну и её изменения. Чем больше этих исследований, тем больше появляется новых находок разных видов. (Епифанова, 2005; Ronowicz, Schuchert, 2007; Stepanjants, Svoboda, 2008; Сабиров и др., 2009; Пантелеева, 2010; Захаров и др., 2016; Захаров, Йоргенсен 2017). Во многом, это следствие климатических изменений, которые наблюдаются в районе северо-восточной Атлантики (Галкин, 1984; Денисенко, 2013).

С момента опубликования списка, в состав которого вошли всего 19 видов гидроидных полипов, отмеченных в Баренцевом море (D'Urban, 1880), представления о видовом богатстве и структуре системы Hydrozoa, а также подходы к их изучению претерпели множественные изменения, но общие результаты многолетних исследований свидетельствуют о том, что с увеличением числа экспедиций растет и общее число видов, обнаруженных в районе исследований (Zhuravleva, 2019)

1.3. Таксономические противоречия и некоторые вопросы изучения гидроидов Баренцева моря

Любая фаунистическая работа подразумевает формирование списка видов изучаемого района, которое всегда сталкивается с проблемой идентификации

близкородственных видов. Споры таксономического характера всегда были актуальны, не исключая и наш век, когда в помощь морфологическим методам пришли методы молекулярные. Правда, пока трудно сказать, помогли молекулярные методы таксономистам упорядочить систему, или создали новую почву для споров и сомнений, касающихся вопросов систематики. В настоящей работе использован морфологический метод формирования представлений о фауне гидроидных полипов. Связано это со способом фиксации материала и с тем, что молекулярные методы должны идти следом, за морфологическими и быть неразрывно с ними сцепленными, во избежание ошибок в интерпритации результатов.

Избегая вопросов на тему концепции вида стоит сразу оговорить, что в данной работе за «вид» принимается минимальная таксономическая единица. К одному виду относятся организмы, с общими морфофизиологическими, биохимическими и поведенческими признаками, дающими жизнеспособное потомство, закономерно распространённые в пределах определённого ареала и сходно изменяющиеся под влиянием факторов внешней среды (это сборное определение, из различных формулировок термина, имеющих место в литературе, применимое, как мне кажется, для Hydrozoa, в отсутствие применения молекулярных методов определения родства).

Споры о валидности тех или иных видов Hydrozoa начались ещё в конце 19 в. (M Sars, 1863; G.O. Sars, 1873), и продолжают оставаться актуальными и в настоящее время. Существует множество работ, описывающих и переописывающих виды. Первые описания гидроидов сделал Линней (Linnaeus, 1758), которым были описаны следующие виды, позже обнаруженные и в фауне Баренцева моря: *Tubularia indivisa*; *Sertularia (Campanularia) volubilis*; *Sertularia (Rhizocaulus) verticillatus*, *Sertularia (Dynamena) pumila*, *Sertularia (Diphasia) rosacea*, *Sertularia (Tamarisca) tamarisca*, *Sertularia (Sertularella) rugosa*, *Sertularia cupressina*, *Sertularia (Abietinaria) abietina*, *Sertularia (Hydrallmania) falcata*, *Sertularia (Halecium) halecinum*.

Работы, включающие историю описания различных видов (синонимия, полемика) (Линко, 1911, 1912; Куделин, 1914; Cornelius, 1979, 1995a, b; Анцулевич, 1987; Степаньянц, 1994), дают достаточно детальную картину систематического положения описанных видов и позволяют составить собственное мнение о таксономической принадлежности того или иного вида. Сравнительно недавно, в систематику вторглись современные, молекулярные методы выявления родства между видами, включая и гидроидов (Collins at al., 2004), но представляется нецелесообразным заострять на этом внимание, поскольку нельзя считать этот метод удобным для изучения фауны в целом. Несмотря на то, что он необходим, для выявления родства между медузоидным и полипоидным поколениями (Shucher at al., 2017), его использование, порой, приводит к возникновению ещё большей путаницы в систематике, нежели была прежде.

Высокая степень внутривидовой изменчивости гидроидных полипов, связанная с разными условиями обитания, приводит к различиям в описаниях и выделению вариететов в самостоятельные виды, которые на самом деле не являются таковыми. Множество работ посвящены этой проблеме (Broch, 1910; Janderholm, 1909; Fleming, 1828; Nutting, 1904; Куделин, 1914; Наумов, 1960; Calder, 1970; Cornelius, 1979; Анцулевич, 1987; Степаньянц, 1994 и др.), но она актуальна и по сей день. Различия между выявляемыми формами могут быть настолько большими, что зачастую трудно понять, как эти формы могут относиться к одному виду. Не встречая переходных форм между такими вариациями, исследователи могут считать эти вариации разными видами. Яркий тому пример виды *Lafoea pocillum* Hincks, 1868 и *Lafoea fruticosa* (M. Sars, 1851), которые сильно различались количеством завитков на ножке гидротеки (у *Lafoea pocillum* завитков в 3-4 раза больше, чем у *Lafoea fruticosa*) (Наумов, 1960) и формой самой гидротеки. До недавнего времени они считались валидными видами, и только в недалёком прошлом были сведены в один вид под названием *Lafoea fruticosa* (M. Sars, 1851) (Calder, 1970), который, в свою очередь, вместе с ещё одним видом этого рода (*Lafoea grandis* Hincks, 1874), был отнесен к *Lafoea dumosa* (Fleming, 1828)

(Cornelius, 1975). Однако, сведение *Lafoea grandis* к виду *Lafoea dumosa* вызывает сомнение (Анцулевич, 2015).

Пример с представителями рода *Lafoea* демонстрирует, как исследователи пытаются, опираясь на все новые и новые доказательства, найти четкие различия между видами. Кроме упомянутого рода, из обычных для Баренцева моря гидрополипов, определенным сомнениям подвержена и видовая принадлежность некоторых представителей рода *Thuiaria*. Так, например, было с видами *Thuiaria articulata* (Pallas, 1766) и *Thuiaria lonchitis* Ellis & Solander, 1786, которые различались лишь по расположению ветвей. У одного вида ветви были расположены супротивно, а у другого поочередно. Обнаружение экземпляров с обоими типами ветвления изменило представления о валидности этих видов и их зоогеографическом распространении. Оказалось, что на разных концах ареала ветвление у колоний различное, что и привело к описанию этих форм как самостоятельных видов (Billard, 1910). Несмотря на этот факт, некоторые исследователи различают эти виды (Jaderholm, 1909; Broch, 1910).

Очень частая причина неверной идентификации вида – наличие в анализируемом материале только молодых особей. Часто встречаются стелющиеся колонии, которые в нормальном взрослом состоянии образуют прямостоячие формы, а при бесполом размножении и наличии нитевидной гидроризы они растут вдоль субстрата до момента возникновения новой прямостоячей колонии и выглядят как стелющиеся. К таким видам относится *Ptychogena crocea* Kramp & Damas, 1925, которую очень легко спутать с молодой *Modeeria rotunda* (Quoy et Gaimard, 1827), образующей стелющиеся колонии. У только формирующихся *Modeeria rotunda* ножки гидротеки короче, и сами гидротеки меньшего размера, чем у уже сформированных колоний. А в некоторых районах и у сформированных колоний особи не достигают своих максимальных размеров и на первый взгляд напоминают стелющиеся столоны *Ptychogena crocea*, что подтверждается разными авторами, описывающими эти виды из разных морей (Наумов, 1960; Garcia Carrascosa et al., 1987; Cornelius, 1995a; Shuchert, 2001; Степаньянц, 2004).

Ptychogena crocea не образует крупных гидротек, но у молодых колоний они часто имеют более длинные ножки и впоследствии становятся основанием прямостоячей колонии (наблюдение автора). Настоящее название вида *Ptychogena crocea* Kramp & Damas, 1925, под которым сейчас подразумевается полипоидное и медузоидное поколения, установилось лишь в 2017 году (Schuchert et al., 2017), когда с помощью молекулярных методов удалось выявить связь между медузоидным поколением этого вида и его полипоидной стадией, обозначенной на тот момент под названием вида *Stegopoma plicatile* (Sars, 1863).

Подобные трудности в изучении гидрополипов свойственны многим видам. Рассматривая этот вопрос в рамках Баренцева моря, в качестве примера можно привести два семейства: Sertulariidae и Haleciidae, в которых многие молодые колонии можно определить только до рода. Да и большие колонии порой вызывают трудности, если в пробу попадают только их небольшие фрагменты. Правда, задача сильно облегчается, когда в пробу попадают фертильные колонии. Еще сложнее идентифицировать представителей отряда Athecata, мягкие покровы которых часто повреждаются при сборе материала и отмывке от грунта. В этой группе используются иные определительные признаки, нежели у форм, обладающих наружным хитиновым скелетом. В состав отряда входят виды, которые обладают перисарком на столонах, но не имеют его вокруг зооидов, а плотные структуры гидротек часто заменяет мягкая складка, покрывающая зооид или часть его (псевдотека).

Трудно сказать какой из родов Athecata самый проблемный, однако, очевидно, что рода *Hydractinia*, *Eudendrium*, *Corine* и многие другие требуют детального изучения, ревизии и выработки особого подхода для верной идентификации. В этой группе наиболее часто приходится прибегать к методу определения книдомов, которые за многие годы исследований были выявлены у многих видов гидрополипов (Östman, 1979, 1982, 1999; Östman et al., 1995; Shuchert, 2001). Так, например, род *Eudendrium* почти не поддается определению без использования препаратов с книдоцитами. Препараты стрекательных капсул

дополняют морфологические признаки колонии, и совокупность всех выявленных признаков указывает на конкретный вид.

1.4. Зоогеография

Описание любой фауны всегда основывается на анализе географического распространения составляющих таксонов и условий их обитания. Результаты зоогеографического районирования Баренцева моря, в течении многих лет исследований, претерпевали определенные изменения, связанные в основном с менявшимися подходами в разработке данной проблемы (Дерюгин, 1915; Шорыгин, 1928). Одна часть исследователей считала все Баренцево море арктической областью (Forbes, 1859; Sars, 1879; Hartmeyer, 1911), а другая – делила море на арктическую зону и зону переходную между арктической и бореальной, в которую попадала вся юго-западная часть моря, (Герценштейн, 1885; Шидловский, 1901; Дерюгин, 1915) впоследствии рассматриваемая как отдельная область (Дерюгин, 1924; Шорыгин, 1928; Гурьянова, 1939). Границу этой области каждый из авторов видел по-своему и в определенной степени был прав, так как в основу анализа часто ложился материал по фауне разных временных периодов (Черемисина, 1948), соответственно и положение границ выдела зависело от времени сбора материала. Повлиять на результаты могли ещё и особенности группы организмов (ракообразные, моллюски, иглокожие и рыбы), которых анализировали (Дерюгин, 1924; Шорыгин, 1928; Филатова, 1938; Андрияшев, 1939; Гурьянова, 1939; Зенкевич, 1947).

В целом изменчивый характер вод Баренцева моря не позволяет в его пределах провести четких постоянных границ биогеографических районов (Семенов, 1986), но практически все они располагаются в зонах максимальных температурных градиентов придонных вод (Денисенко, 2013).

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Географическое положение и геоморфология

2.1.1. Границы района исследований

Район исследований расположен в пределах границ большой морской экосистемы Баренцева моря (Рис. 2.1.1). Концепция такого выделения границ моря была предложена еще в 1986 году К. Шерманом и Л. Александером (*Variability and management...*, 1986). Она заключается в выделении экологически однородного участка океана от побережья материка до кромки шельфа, характеризующегося уникальными экологическими параметрами, океанографическими условиями, продуктивностью и трофическими связями (Петров, 2009). Всего в Мировом океане выделено 64 больших морских экосистем, и Баренцевоморская одна из них. Для изучения биологии моря, ровно, как и гидрологии, такой принцип деления акватории более удобен, нежели общепринятый на сегодняшний день, выполненный Международной гидрографической организацией (*Limits of Oceans and Seas*, 1953) с изменениями, опубликованными Главным управлением навигации и океанографии Министерства обороны РФ (*Границы океанов и морей*, 2000).

Согласно вышесказанному, граница Баренцева моря в северном направлении проходит от острова Аннёя (Сев. Норвегия) по границе увеличения глубин (по глубинам около 500 м), с запада и севера огибает архипераг Шпицберген и тянется на восток и северо-восток, огибая архипелаг Земля Франца Иосифа и проходит прямой линией между о. Грэм-Белл (ЗФИ) и м. Желания, северной точкой архипелага Новая Земля, который является восточной границей моря, включающей



Рис. 2.1.1. Границы большой морской экосистемы Баренцева моря (по Границы океанов и морей, 2000).

также о. Вайгач. С южной стороны Баренцево море ограничено материком и Горлом Белого моря.

Согласно такому расположению Баренцево море относится к типу материковых окраинных морей. Располагаясь на Североевропейском шельфе, оно открыто к Гренландскому и Норвежскому морям и почти открыто к центральному арктическому бассейну, а с востока через проливы граничит с Карским морем.

2.1.2. Рельеф дна

Рельеф дна Баренцева моря весьма разнообразен (Рис. 2.1.2). Он представляет собой чередование мелководных банок и желобов, протяженностью 10-30 миль, с перепадами глубин порядка 100 м (Матишов, 1986).

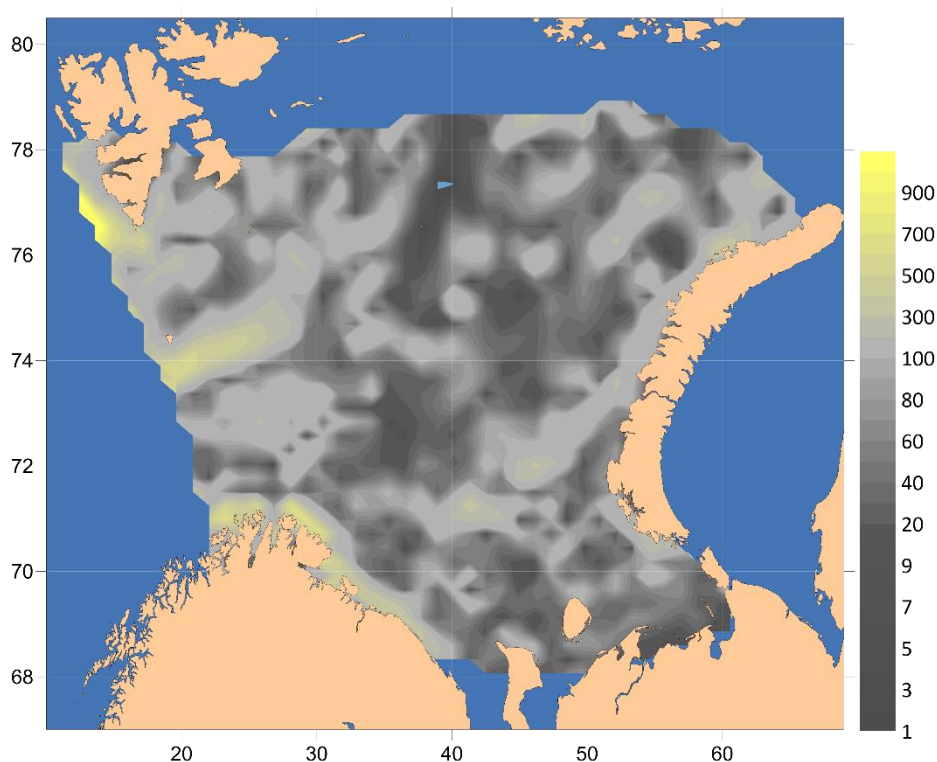


Рис. 2.1.2. Карта распределения градиентов донного рельефа (\sim = угол наклона *100) в Баренцевом море (Журавлева, Денисенко, 2020)

Средняя глубина шельфа составляет около 220 м, а максимальная – превышает 500 м (Ожигин, 2016). Самые глубоководные участки приходятся на юго-западную часть моря, где глубина постепенно увеличивается в сторону Норвежского моря, и на западную, где расположен Медвежинский жёлоб. Внешний край шельфа на севере и западе Баренцева моря расположен на глубинах от 200-350 м на банках до 400-550 м во впадинах желобов. Мелководные пространства шельфа (глубины менее 100 м) расположены в основном в юго-восточной части моря, в узкой прибрежной полосе архипелагов Новая Земля и Шпицберген, а также на Медвежинско-Надеждинской возвышенности (Рис. 2.1.2.). В остальных районах только небольшие участки дна находятся на глубинах менее 100 м. (Матишов, Ванюхин, 1979).

Шельф архипелага Шпицберген характеризуется наиболее расчлененным рельефом дна. В этом районе многочисленны банки, холмы, желоба и долины (Виноградова, 1966). Глубины вокруг Западного Шпицбергена в основном не

превышают 100-250 м. Неглубокие продольные желоба (50-150 м) и некрутые склоны разделяют шельф на прибрежную и внешнюю части (Матишов, 2002).

Материковый склон в районе архипелага Шпицберген имеет значительный уклон до глубины 1200 м и имеет вид уступа с ровным дном. Наибольший уклон наблюдается в районе острова Земля Принца Карла (Виноградова, 1966).

Наиболее сложную структуру подводного берегового склона имеет Западный Мурман. Уклон подводного склона может варьировать от долей градуса в кутовых частях до вертикального. Наибольшее разнообразие рельефа наблюдается во фиордах (Вилкова, 2005).

В юго-восточной части моря, восточнее меридиана о-ва Колгуев, выделяется область, называемая Печорским морем. Этот район важен в хозяйственном значении, поскольку является частью Северного морского пути (граница с Карским морем через проливы Карские Ворота и Югорский Шар) и значимым районом добычи полезных ископаемых. Так же Печорское море характеризуется наибольшим речным стоком в Баренцевом море (Денисенко, 2013).

2.1.3. Донные осадки

Центральная часть Баренцева моря, включающая Центральную возвышенность, Демидовское плато и участок Центральной равнины, имеет наименее сложный рельеф, но донные осадки в этом районе представлены всеми типами – от мелкого песка, до плотной серой глины. Южнее, ближе к материковому склону, и на восток, к Новоземельскому шельфу увеличивается количество обломочного материала, и в районах Рыбачьей банки и Новоземельского мелководья широкое распространение приобретают галечный и крупнопесчаный грунты. Вдоль побережья Норвегии, где присутствует множество крупных фиордов, преобладают валуны, сложенные метаморфизированными отложениями (Кленова, 1931).

Основным видом осадков, покрывающих большую часть шельфа острова Западный Шпицберген, является ил со значительной примесью

крупнообломочного материала в виде гравия, гальки, щебня и валунов. Песчаный ил встречается как на дне подводных желобов, так и на материковом склоне до глубины 700-900 м. Он переносится течениями из зон интенсивной абразии берегов, а также из губ и заливов, где может накапливаться (Бойцов, Терещенко, 2004).

Щебень, галька и валуны встречаются от прибрежной зоны до материкового склона, где на глубинах 300-600 м крупнообломочный материал составляет 20-50% осадков. Их локализация связана с особенностями придонной гидродинамики, обусловленной рельефом дна (Кленова, 1960).

Грунты Возвышенности Персея представлены всеми типами – от песка до глинистого ила и окрашены в коричневый цвет в связи с активным вымыванием железистых минералов, которому подвергается крупнообломочный материал (Кленова, 1931; Журавлева, Денисенко, 2020).

2.2. Гидрологическая характеристика Баренцева моря

Акватория юго-западной части Баренцева моря не замерзает круглый год. Граница плавучего льда зимой может опускаться до 75° северной широты, а в период гидрологического лета она может подниматься до 79° северной широты (Максимов, 1954). Более того, замеры, сделанные с подводных лодок, показали, что за последние 20 лет в Северном Ледовитом океане заметно уменьшилась толщина льдов (на 1,3 м), а постоянно покрываемая ими площадь сократилась (Гладкий, 2005).

Температурный режим Баренцева моря определяется как теплообменом с окружающей средой, так и адвекцией вод из соседних водоемов. С юго-запада в море поступают теплые Атлантические воды, продвигающиеся вдоль материка на юге моря и проникающие к берегам архипелага Новая Земля и в центральную часть акватории с западной и восточной сторон. Холодные воды поступают в основном с севера и северо-востока (Рис.2.2.1).

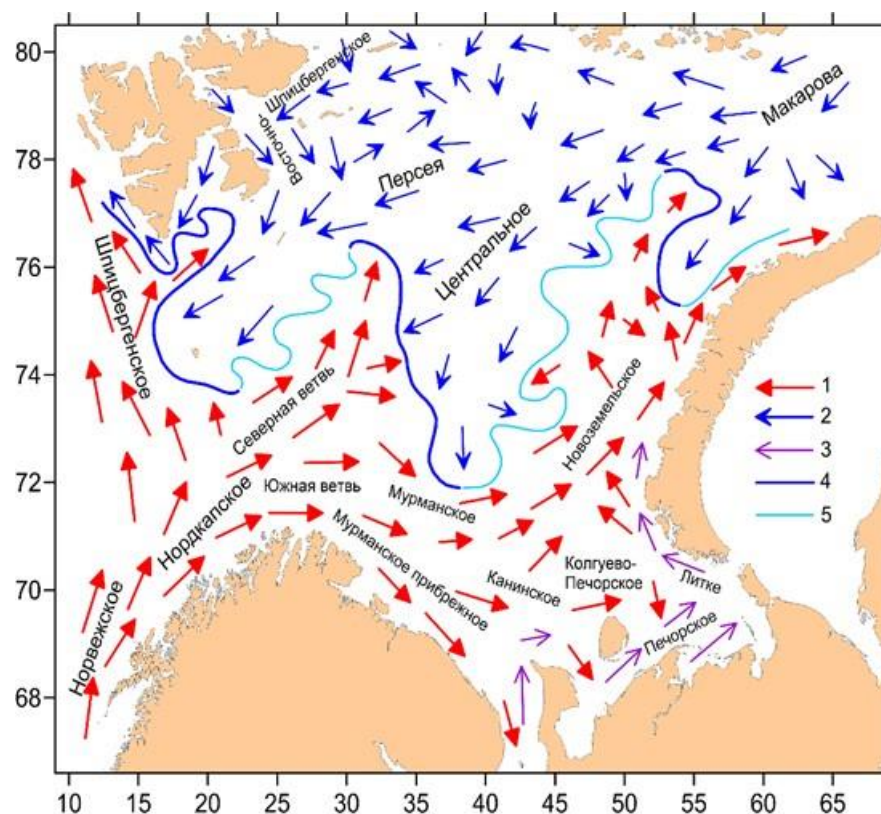


Рис. 2.2.1. Направления основных течений Баренцева моря (Журавлева, Денисенко 2020). (красные стрелки – теплые, синие – холодные, розовые – трансформированные; сплошные линии – полярный фронт (синяя) и зоны смешения (голубая)).

Для Баренцевоморской акватории характерно разнообразие и мозаичное расположение водных масс. Так, в западной части моря присутствуют атлантические воды (сол. $>35,0\%$, темп. около 5°C), прибрежные воды (сол. ниже 34% , темп. около 6°C), атлантические трансформированные воды, перемешанные с арктическими (сол. от 34 до 35% , темп. около 4°C) и воды, сформированные в Баренцевом море путем сползания в желоба охлажденных вод с более мелководных банок и возвышенностей (сол. ок. $35,1\%$, темп. $1,5^{\circ}\text{C}$). Восточная часть характеризуется преобладанием трансформированных атлантических вод (сол. ок. $35,0\%$ и темп. -1°C). Северная часть представлена арктическими водами (сол. $34,5$ - $34,8\%$ и темп. 0°C). В южной части Баренцева моря можно отметить прибрежные воды, трансформированные атлантические и стоковые воды. Роль последних в формировании водных масс очень мала. (Денисенко, 2013; Ожигин, Трофимов, 2016; Ожигин и др., 2016).

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Имеющиеся в коллекциях ЗИН РАН материалы по Hydrozoa достаточно обширны, но представлены, в основном, сборами из локальных районов в разные временные периоды, что не вполне удобно для предпринятых нами исследований.

Поэтому в работе был использован материал, собранный автором (или при участии автора) в экспедициях разных лет ФГУП ПИНРО и IMR (Институт морских исследований, Норвегия) в период с 2003 по 2019 гг. охватывающих почти всю акваторию большой морской экосистемы Баренцева моря (Рис. 3.1) и материал, хранящийся в коллекциях ЗИН РАН, собранный в разные годы в Баренцевом море.

Для формирования общего списка видов и общих представлений о фауне в целом были использованы материалы собственных сборов, указанные выше, литературные данные и материалы 2609 единиц хранения коллекции, полученных в различных экспедициях: сборы Данилевского (1861 г.); сборы Мережковского (1876, 1877 гг.); Мурманская экспедиция С. Герценштейна (1880, 1887, 1898 - 1900 гг.); сборы Н.М.Книповича на судах «Ермак», «Наездник» (1891, 1893, 1894, 1895, 1901, 1908 гг.); ЭНПИМ на судах «Помор» (1898 г.), НИС «Андрей Первозванный», «Рыбак» (1899-1907 гг.); «Пахтусов» (1902, 1909, 1913 гг.); экспедиция ПМНИ на судах «Малыгин», «Мурман» (1898, 1921 - 1928 гг.); Русская полярная экспедиция (1900 – 1903 гг.); экспедиция на судне «Александр Ковалевский» (1908 – 1909 гг.); Карская экспедиция на судне «Таймыр» (1921 г.); экспедиция на судне «Персей» (1923 г.); Экспедиция на Новую Землю на судах «Дельфин», «Зарница», «Эльдинг» (1924, 1925, 1927, 1929, 1935 гг.); экспедиция судна «Седов» (1925, 1929, 1930 гг.); ПИНРО – 1935; экспедиция на судне «Садко» (1935, 1936 гг.); сборы МБС (1936, 1949, 1950 гг.); на судне «Профессор Дерюгин» (1953 г.); сборы МБИ (1967 г.); экспедиции ЗИН (1970, 1976, 1981, 1982, 1983 гг.); на судне «Polarstern» (1991, 1996, 1998 гг.) ; на НИС «Дальние Зеленцы» (1990, 1993 гг.); экспедиция

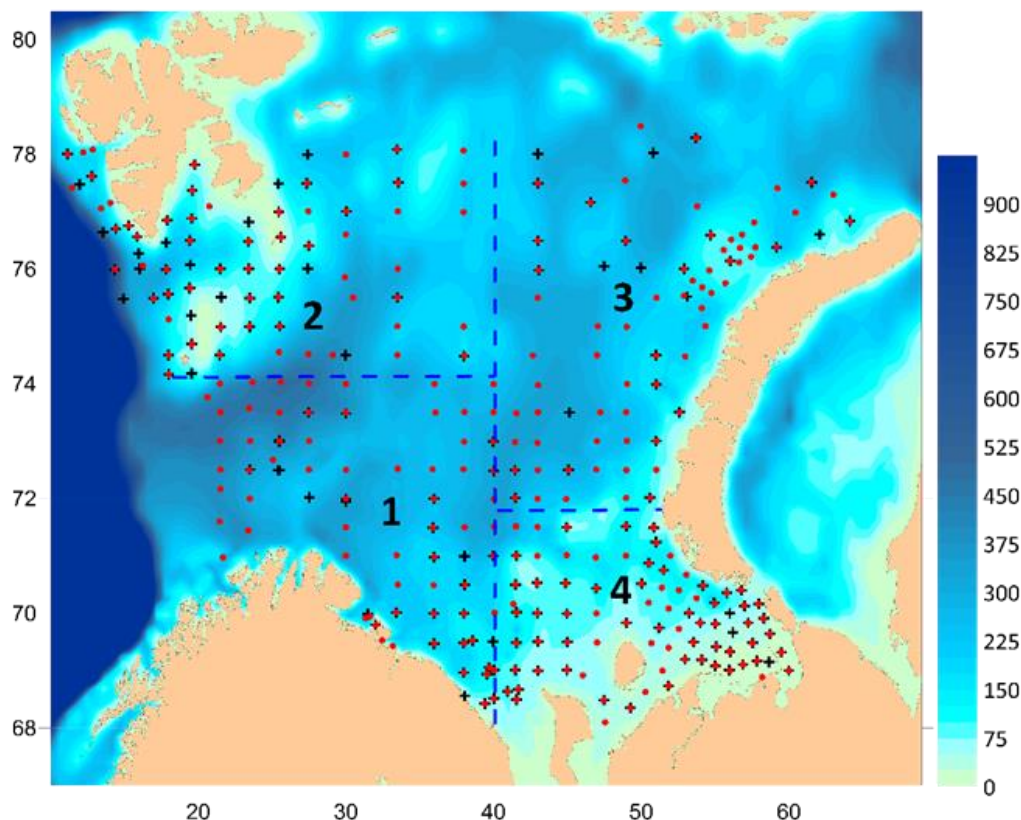


Рисунок 3.1. Четыре условно выделенных района Баренцева моря (Журавлева, Денисенко, 2020).

Норвежского полярного института (1996, 1998 гг.); сборы Н.Н. Пантелеевой (1999, 2000 г.); норвежская экспедиция на судне «Иван Петров» (1999, 2003 г.).

Для анализа состава и состояния фауны, ее распределения и факторов, влияющих на это распределение, были использованы результаты обработки количественных (дночерпательных) проб зообентоса, собранных в экспедициях ПИНРО и норвежского Института морских исследований в Баренцевом море в 2003-2008 и 2017 гг. Пробоотбор проводили с судов: ГС «Ромуальд Муклевич», НИС «Смоленск», НИС «Фритъоф Нансен», «Вильнюс» и «G.O. Sars» по сетке станций (171 траловая и 288 дночерпательных), которая покрывает большую часть водоема. На каждой станции было отобрано по 5 дночерпательных проб. Траловые сборы производились на всех станциях, где была возможность осуществления данного пробоотбора. В качестве орудий лова использовали трал Сигсби и дночерпатель ван-Вина. Трал с размерами рамы 1x0,35 м имел внутреннюю

рубашку мешка из сетки со стороной прямоугольной ячеи – 10 мм. Кутовая часть изнутри была подшита трикотажной безузловой делью с ячеей – 5 мм. Промывка траловых уловов проводилась на специальном промывочном столе через систему двух металлических сит, с размером ячеи 10 мм и 3 мм. Дночерпатель конструкции Van Veen имел площадь пробоотбора равную 0,1 м². Промывка дночерпательной пробы производилась в промывочном коническом сите из газа со стороной ячеи 0,75 мм.

Для рассмотрения симбиотических отношений и различных форм изменчивости в определенных частях ареала были использованы материалы, собранные ихтиологическими донными тралами типа «Campelen-1800» в экспедициях IMR в 2010, 2014, 2015, 2017-2019 гг. на НИС «Jan Mayen» (с 2011 г. «Helmer Hansen») и «Johan Hjort» (214 единиц коллекции). Трал «Campelen-1800» используется для морских исследований и добычи северной креветки, и представляет собой мешок из капроновой дели с шагом ячеи 125 мм и снабженный в кутовой части мелкоячеистой вставкой с размером ячеи 22 мм и резиновым грунтропом типа «рокхоппер» диаметром 40 мм.

Первичную разборку траловых уловов производили на борту судна сразу после взятия пробы и ее промывки. Дальнейшую обработку траловых материалов и дночерпательных проб осуществляли в лабораторных условиях с использованием бинокля МБС-9 при увеличении 8 и 14 крат, а также с помощью микроскопов “Биолам” и “Bresser”. Сырой вес материала, после обсушивания на фильтровальной бумаге, определяли с помощью весов с точностью до 0,001 гр. Все линейные измерения производили с использованием окуляра-микрометра.

Фиксацию большей части бентосного материала проводили 75% этиловым спиртом (траловые пробы) и 4% нейтрализованным раствором формальдегида (дночерпательные пробы). В качестве буфера использовали мел и тетраборат натрия. Фиксация материала из экспедиций института морских исследований в 2010, 2014, 2015, 2017-2019 гг. проводилась 75° и 96° этиловым спиртом.

При таксономической идентификации гидроидных полипов руководствовались системой Hydrozoa, предложенной К. Буйлоном во второй половине XX века (Bouillon, 1985), а также единой базой данных по морским животным (World Register of Marine Species: [сайт]. URL: www.marinespecies.org). Для обсуждения систематического статуса некоторых видов рода *Thuiaria* был использован материал, собранный автором, и материал из коллекций ЗИН РАН.

Для определения книдомов использовались временные препараты и микроскоп “Bresser”.

При биогеографическом анализе 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 для моря в целом и для четырех его районов (Рис. 3.1). Выделенные районы включают примерно одинаковое количество станций. Они более или менее однородны по своим геоморфологическим характеристикам. Кривые интерполировались асимптотическим уравнением Михаелиса-Ментена (NCSS, 2020), и результатом этой процедуры было определение теоретически предельного количества видов для моря в целом и для выделенных районов в частности. Сходство выделенных районов по фауне Hydrozoa оценено методом кластеризации соответствующих списков видов с использованием 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):

$$Y=a+b_1*X_1+b_2*X_2 + \dots + b_i*X_i,$$

где Y - независимая переменная, a - свободный член (при прохождении регрессии через начало координат - приравнивается к нулю), b – коэффициенты при независимых переменных X_1 - X_i . Исходная информация для этого анализа 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 (PANGAEA, 2020), гранулометрического состава донных осадков (PANGAEA, 2020) и информационного показателя их сортированности (Романовский, 1977). Необходимость такого подхода была вызвана практически полным отсутствием выполненных в сжатые сроки детальных наблюдений за абиотическими факторами среды в точках сбора фаунистического материала.

Глубина моря, представляющая собой комплексный экологический фактор и присутствующая во всех современных описаниях различных видов гидробионтов как одна из основных характеристик местообитания, рассматривалась в основном в качестве регрессора, дающего представление о гидростатическом давлении и интенсивности потока органического углерода (основного источника энергии для обитателей бентали за пределами пояса макрофитов в конкретной точке водоема) из пелагиали. Возможная взаимозависимость абиотических факторов (глубина, температура, гранулометрический состав осадков, рельеф дна и т.п.) в ходе анализа контролировалась и отфильтровывалась методом «гребневой регрессии» (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. Основной подход и логика этого метода основаны на анализе в большой выборке наблюдений распределений непрерывных переменных, которые могут

быть представлены суммой нескольких нормальных распределений с различными средними значениями (и, возможно, различными стандартными отклонениями). Метод оценивает средние значения и стандартные отклонения для каждого кластера, чтобы максимизировать вероятность наблюдаемых данных (распределения), т.е. аппроксимирует наблюдаемые распределения значений на основе комбинаций различных распределений в различных кластерах. При этом алгоритм сам выбирает наиболее оптимальное конечное количество кластеров.

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. Области за пределами компактного расположения точек пробоотбора из анализа исключались

ГЛАВА 4. ФАУНА HYDROZOA БАРЕНЦЕВА МОРЯ

4.1. Видовой состав гидроидных полипов Баренцева моря

На основании литературных данных, с учетом нового и коллекционного материала, изменений в системе классификации группы и по результатам данной работы для акватории большой морской экосистемы Баренцева моря на сегодняшний день состав фауны выглядит следующим образом: 145 видов Hydrozoa, относящихся к 72 родам, 33 семействам и 3 отрядам (Приложение, Табл. 1). Из полного видового состава фауны в сборах экспедиций ПИНРО 2003-2008 гг. автором было выявлено 78 видов гидрополипов, входящих в состав 38 родов, 19 семейств и 3 отрядов (Приложение, Табл. 1). В последующие годы работы в Баренцевом море автором было обнаружено еще 22 вида Hydrozoa. Итоговое число обнаруженных автором видов гидрополипов для исследуемой акватории Баренцева моря достигло 100. Это около $2/3$ видов, известных для водоема, что вполне ожидаемо и объясняется рядом причин. Во-первых, наши сборы не затрагивали богатые, в плане общего биоразнообразия, прибрежные акватории и район Земли Франца Иосифа. Также мы не располагаем данными по планктону, собранному в этих же экспедициях. А как известно, количество обнаруженных видов в том или ином регионе зависит от изучаемой площади и интенсивности ее обследования (Песенко, 1982). Во-вторых – за прошедшее столетие водные массы в Баренцевом море испытывали несколько, достаточно продолжительных и ощутимых для гидробионтов, потеплений и похолоданий (Дерюгин, 1924; Галкин, 1986). В эти периоды в водоем проникали бореальные элементы из Атлантики и холодноводные из Арктики, и их регистрировали в своих сборах отдельные исследователи (Дерюгин, 1915; Галкин, 1979 и др.). Не последнюю роль играет также квалификация сборщиков и сортировщиков материала, которые с разной степенью

аккуратности могут осматривать крупнообломочные включения донных осадков и покровы других животных, являющихся потенциальным субстратом для прикрепления гидроидов. Часто, спустя несколько лет с момента сбора материала, гидрополипы, особенно мелкие формы, обнаруживаются среди животных других групп. Так это произошло и с нашим материалом. Ареалы нескольких видов гидрополипов были расширены при осмотре обрастаний Ascidiacea, Bivalvia и Gastropoda. Речь о них пойдет во втором разделе настоящей главы.

Большая часть фауны Hydrozoa в Баренцевом море состоит из хорошо изученных видов, по которым имеется много материалов из Баренцева моря и сопредельных акваторий (D'Urban, 1880; Книпович, 1901; Дерюгин, 1915; Линко, 1903, 1911, 1912; Куделин, 1914; Наумов, 1960; Stepanjants, 1989; Пантелеева, 1999, 2005; Linko, 1904, Stepanjants, 2001). К редко встречающимся в работах видам можно отнести *Cordylophora caspia* (Pallas, 1771), *Semilomerona nematophora* (Antsulevich, 1986), *Neoturris pileata* (Forsskål, 1775), *Eudendrium insigne* Hincks, 1861, *Eudendrium album* Nutting, 1898, *Eudendrium unispirum* (Schuchert, 2008), *Eudendrium arbuscula* (Wright, 1859), *Gymnogonos crassicornis* Bonnevie, 1898, *Coryne pusilla* Gaertner, 1774, *Coryne hincksii* Bonnevie, 1898, *Stauridiosarsia producta* (Wright, 1858), *Monocoryne gigantea* (Bonnevie, 1898), *Acaulis primarius* Stimpson, 1854, *Hartlaubella gelatinosa* (Pallas, 1766), *Filellum parasiticum* (Antsulevich, 1987), *Campanulina pumila* (G.O. Sars, 1874), *Modeeria rotunda* (Q. Et G., 1827), *Earleria panicula* (G.O. Sars, 1874), *Sertularia cupressoides* Clark, 1876, *Halecium textum* Kramp, 1911, *Halecium arcticum* (Ronowicz & Schuchert, 2007) (Scheuring, 1922; Анцулевич, 1986; Пантелеева, 2000, 2005, 2010 Епифанова, 2005; Ronowicz, 2007; Ronowicz, Schuchert, 2007; Ronowicz et al., 2008, 2011, 2013). Вероятно, что некоторые виды гидрополипов редко отмечаются в сборах из-за неравномерности исследования акватории. Работы вблизи берегов, к примеру, производятся значительно реже, и каждая экспедиция подобного рода приносит видимые результаты, пополняя существующие списки видов. Так, сборы у ЗФИ (Анцулевич, 1986), ряд прибрежных исследований материковой части (Scheuring,

1922; Пантелеева, 2000, 2005, 2010) и архипелага Шпицберген (Ronowicz, 2007; Ronowicz, Schuchert, 2007; Ronowicz et al., 2008, 2011, 2013) дополнили список фауны Hydrozoa Баренцева моря 17 видами. Вторая причина, по которой часть видов ускользает от взгляда специалистов по группе Hydrozoa, это выбор представителями этого класса субстрата для оседания. Вероятно, у части видов имеются предпочтения в этом отношении, и в качестве субстрата они выбирают покровы и образования представителей других групп донных животных, таких как Decapoda (Scheuring, 1922; Пантелеева, 2005), Ascidiacea, Porifera, Bivalvia, Gastropoda, Sipuncula, Balanidae, Brachiura, Polychaeta (Наумов, 1960; Журавлева, 2017). При разборе собранного материала гидроидные полипы, связавшие свое существование с представителями других групп зообентоса, отсортировываются согласно выбранным субстратам и уходят к специалистам по другим группам, при этом, чаще всего, не попадая к специалистам по гидрополипам, а их размеры и формы бывают слишком малы для идентификации сторонним специалистом, который обычно работает с более крупными объектами.

Состав фауны гидроидных полипов баренцевоморской акватории, представленный в таблице 4.1, содержит виды, относящиеся к различным типам ареалов, что характеризует ее как сложносоставную. Получение новых данных о распространении и внутривидовой изменчивости некоторых представителей Hydrozoa позволяет добавить некоторые недостающие части картины общих представлений о современном состоянии этой группы животных в исследуемом районе.

4.2. Новые сведения о некоторых видах Hydrozoa обнаруженных в Баренцевом море

Непосредственное участие автора в ряде вышеперечисленных экспедиций позволило получить максимум информации об условиях обитания и местах сбора материала, а также дало возможность изучать объекты исследования до фиксации,

что способствовало получению ряда результатов, которые изначально не предполагались. В материале были встречены виды, данных по которым очень мало в литературе, поэтому им уделено отдельное внимание.

Neoturris pileata (Forsskål, 1775) (Cnidaria, Hydrozoa, Anthoathecata, Pandeidae, Neoturris).

В нашем материале из Печорского моря был обнаружен тепловодный вид, который ранее отмечался только для западной части Баренцева моря (Рис. 4.2.1 А).

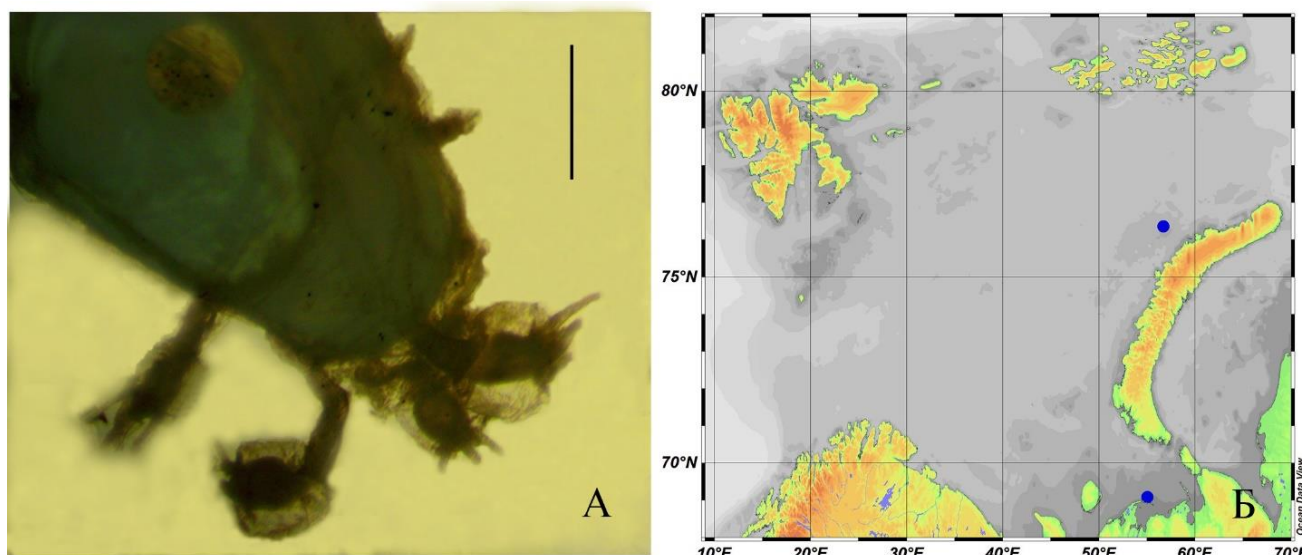


Рисунок 4.2.1. *Neoturris pileata* (Forsskål, 1775): А – фрагмент колонии на створках *Mya pseudoarenaria* Schlesch, 1931 (размерная линейка 1 мм); Б – места обнаружения гидрополипа (в Печорском море) и медузы (в северо-восточной части Баренцева моря).

Neoturris pileata сложен своей идентификацией, как и все виды семейства Pandeidae. До недавнего времени медузы и полипы этого вида относили к разным видам и даже родам. В сборах ПИНРО 2017 года впервые для Печорского моря (Приложение, Табл. 2; Рис. 4.2.1 Б) отмечена одна маленькая колония на створках раковины двустворчатого моллюска *Mya pseudoarenaria* Schlesch, 1931 (Zhuravleva, 2019), на гл. 22,3 м. В этой же экспедиции, но в планктонных сборах (Приложение, Табл. 2.), в северо-восточной части исследуемой акватории были отмечены медузы

N. pileata. Ниже приводимое описание полипоидного поколения дано по колонии из Печорского моря.

Полипоидное поколение *N. pileata* формирует стелющиеся колонии. Гидрориза гладкая, нитевидная, образующая разреженную сеть на поверхности раковин моллюсков. Маленькие полипы (высотой, включая ножку, примерно 1,5-2 мм) увенчаны одним рядом, состоящем из 4-8 нитевидных щупалец. Гипостом конический. Тонкий перисарк, местами инкрустированный мелкими песчанисто-илистыми частичками, покрывает гидроризу, ножку полипа и формирует псевдогидротекку, доходящую до основания щупалец. На гидроризе и ножке перисарк почти гладкий, а на псевдогидротекке сильно морщинистая в поперечном направлении, относительно вертикальной оси полипа. Гонофоры формируются на ножке полипа или на гидроризе.

Медуза *N. pileata* имеет вытянутую форму в направлении от щупалец к вершине купола. Взрослые медузы достигают 2-4 см в высоту. Апикальный вырост может отсутствовать или формироваться (возможна различная степень выраженности формы апикального выроста: от округлой, до заостренной). Апикальный канал отсутствует. Щупалец около 60-90, не имеющих в основании конусовидных бульб. Глазков нет. Манубриум обычно длиннее половины высоты колокола. Широкая межрадиальная область гонад не имеет складок, но образует большое число гонадных ямок, восемь адрадиальных рядов горизонтальных складок, направленных в сторону межрадиусов. Папиллы на гонадах отсутствуют. Радиальные каналы зазубренные. Цвет зависит от возраста и окружающей среды. У молодых медуз манубриум желтый или оранжевый, а у взрослых – от розового, до рубиново-красного. Основание щупалец желтоватое.

Диагноз медузы составлен на основании работы Шухерта (Schuchert, 2018), показавшего разнообразие форм медуз этого вида даже в пределах одного места обитания. Медуза из нашего материала не половозрелая. Конечно, в таких ситуациях в идентификации лучше использовать еще и сравнение генетического материала, но колонии представлены в единичном экземпляре в каждом

обнаружении, и первичная фиксация была произведена раствором формальдегида. В связи с этим пришлось использовать только морфологические признаки, которые во многом очень спорные.

Полипы этого вида ранее относились к виду *Leukartiara abyssi* (G.O. Sars, 1874), а под настоящим названием числилась медузоидная стадия жизненного цикла. Но в недавнее время с помощью генетических методов два вида были объединены под именем, ранее принадлежащем гидромедузе *Neoturris pileata* (Schuchert et al., 2017; Schuchert, 2018). Ареалы обитания обоих ранее признаваемых видов пересекались, но не были абсолютно совпадающими. Если по полипоидному поколению вид относился к арктическим циркумполярным видам, то после выявления его медузоидной стадии его скорее можно охарактеризовать как суббореально-арктический циркумполярный. Для района Печорского моря и северо-восточной части Баренцева моря вид отмечен только из нашего материала, но его общеизвестный район обитания в Баренцевом море расположен у о. Медвежий. Остальные находки относятся к Норвежскому морю (типовое местонахождение), западной Швеции, Гренландскому морю, Девисову проливу, архипелагу Шпицберген, центральной части полярного бассейна севернее Новосибирских островов (Sars, 1874; Broch, 1910; Kramp, 1911; Наумов, 1960; Schuchert, 2001, 2007, Анцулевич, 2015). Недавно, в сборах экспедиций по проекту «Трансарктика» от 2019 г., вид был отмечен автором для западной части Карского моря и для северо-восточной части Восточно-Сибирского моря.

Neoturris pileata относится к той группе Hydrozoa, материал по которым крайне скуден в связи с их очень нежными покровами и малыми размерами. Представители отряда Anthoathecata могут теряться по пути между сбором материала и специалистом по группе. Они легко рвутся и мнутся при промывке, и в дальнейшем мало кто сможет признать в них гидрополипа. Тем ценнее каждый экземпляр, дошедший до определения. Вероятно, этот вид распространяется с Атлантическими водами с запада на восток. Полипоидное поколение формируется на мелководных участках, подверженных влиянию вод Атлантики и пресных вод

материкового стока, а медузоидное поколение можно встретить в планктоне по пути движения атлантических водных масс. Проникновение в Баренцево море наиболее вероятно происходит из Норвежского моря с Нордкапским течением (трансформированными водами Восточной ветви Норвежского течения) в сторону Печорского моря, а далее, в северном направлении вдоль архипелага Новая Земля и на восток, в сторону Карского моря. В периоды усиления потока атлантических вод могут создаваться благоприятные условия для оседания личинок этого вида, и их распространение на восток от общеизвестных районов обитания *Neoturris pileata* становится наиболее возможным.

***Gymnogonos crassicornis* Bonnevie, 1898** (Cnidaria, Hydrozoa, Anthoathecata,
Corymorphidae, Gymnogonos)

В 2003 году этот редкий вид (Рис. 4.2.2 А) обнаружен в Баренцевом море сразу двумя экспедициями: экспедицией ПИНРО на ГС «Ромуальд Муклевич» на трёх станциях (Елифанова 2005, 2007; Stepanjats & Svoboda, 2008) и Российско-норвежской экспедицией на судне «Иван Петров» на одной станции (Stepanjats & Svoboda, 2008) (Приложение, Табл. 2; Рис. 4.2.2 Б). Описание этих экземпляров приведено ниже.

Это одиночные полипы, длиной от 5 до 17 мм. До 7 мм особи ювенильные. Ножка полипа цилиндрическая, у своего основания переходящая в конус, густо покрытый переплетающимися корневидными филаментами, которыми полипы прикрепляются к грунту (песок, ил, мелкий гравий). Ножка переходит сразу в тело гидранта, отделяясь от него едва заметной кольцевой перетяжкой, расположенной над 3-мя рядами папилл, расположенных поперечными кольцами, и под венчиком нитевидных аборальных щупалец, число которых достигает 13. Имеются и 2 ряда оральных щупалец неодинаковой длины. Между оральными и аборальными щупальцами располагаются в 2 кольцевых ряда гонофоры, прикрепленные к телу гидранта очень короткими тонкими ножками. Тонкий пленчатый чехол (перисарк) оканчивается непосредственно под аборальными щупальцами. Из нематоцист

имеются: стенотеллы (15.0-21.0 x 11.0-19.0 мкм), десмонемы (5.0-10.0 x 5.0-7.0 мкм) и рабдоиды (16.0 x 5.0 мкм) (Stepanjats & Svoboda, 2008).

Упоминания об этом виде долго отсутствовали в работах исследователей.

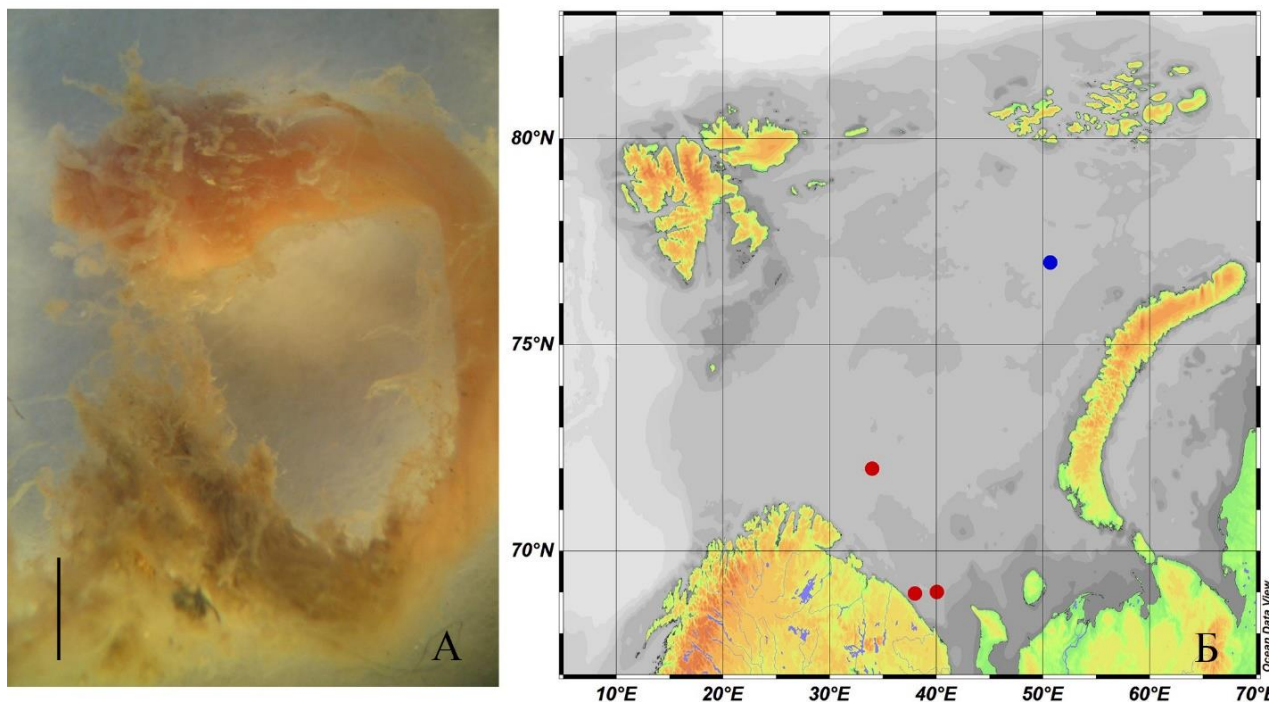


Рисунок 4.2.2 *Gymnogonos crassicornis* Bonnevie, 1898: А – одиночный полип (размерная линейка 1 мм); Б – места обнаружения гидрополипа в Баренцевом море (красные точки – сборы автора, синие точки – кол. ЗИН РАН).

Описание его было сделано Бонневи в 1898 году (Bonnevie, 1898) из сборов в Трондхейм фьёрде, с глубины 400 м. Второе обнаружение относится к 1900 г. и экспедиции ЭНПИМ, работавшей в Баренцевом море, на глубине от 9 до 17,5 м. Следующая находка этого вида наиболее близко к исследуемому району была сделана в северной Атлантике около Исландии, на глубине 209 м (Schuchert, 2001). В Баренцевом море он был найден в 2003 г. на глубинах 136, 167, 260 и 350 м. Теперь, в связи с появлением нового материала, есть возможность по-новому оценить границы распространения этого вида, который пока можно отнести к видам с атлантическим высокобореально-арктическим, вероятно, евразийским типом ареала.

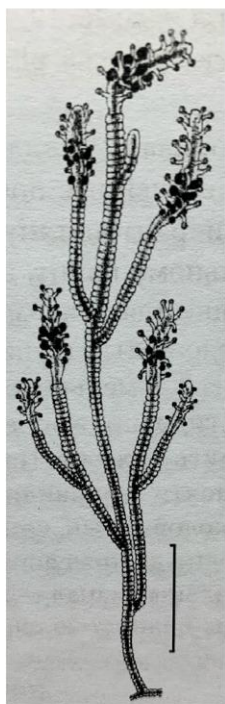
С начала 2000-х годов неоднократно отмечалось проникновение тепловодных видов с западной части Баренцева моря в восточную (Сабиров и др., 2009; Макаревич, Ишкулов, 2010; Матишов и др., 2010; Захаров и др., 2016; Захаров, Йоргенсен, 2017). Вероятно, тем же путем продвигался и *Gymnognos crassicornis* Bonnevie, 1898, появление которого так далеко на востоке может объясняться усилением влияния теплых атлантических вод в восточной части моря в последние годы три из четырёх обнаружений этого вида, сделанных в 2003 году, приходится на Центральную равнину и Мурманскую возвышенность. Места обнаружений *Gymnognos crassicornis* очень близки с местами обнаружений *Neoturris pileata*, речь о котором шла выше. Что снова говорит в пользу именно такого пути распространения видов со стороны Атлантики на восток.

Coryne pusilla Gaertner, 1774 (Cnidaria, Hydrozoa, Anthoathecata, Corynidae, Coryne).

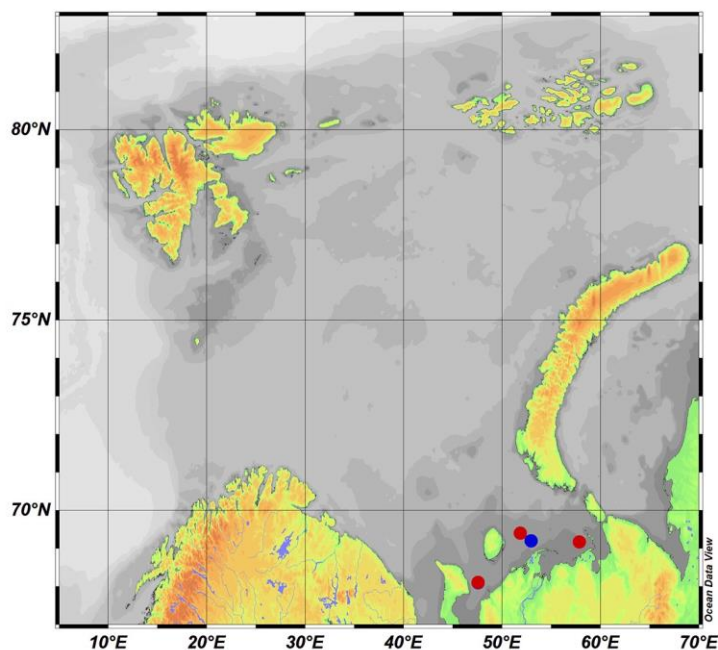
Этот вид (Рис. 4.2.3 А) не отмечен в других наших северных морях, кроме Баренцева (Степаньянц, 2001) и Белого (Анцулевич, 2006) морей. Его редкие обнаружения могут быть связаны с тем, что прибрежные сборы материала проводят не так часто. В нашем материале *Coryne pusilla* был отмечен в Печорском море на четырех станциях в 2004 г. (эксп. на НИС «Смоленск») (Приложение, Табл. 2; Рис. 4.2.3 Б) на глубинах 20, 36 и 52 м.

Обнаруженные экземпляры не превышают 3 см и представляют собой слабо разветвленные в разных направлениях колонии. Ствол и ветви колонии на всем протяжении имеют глубокие, приблизительно равные по высоте пересаркальные перетяжки. Исключение составляли места вблизи междоузлий ветвей, основание и концевые участки, где размеры и форма перетяжек могут изменяться на более вытянутую, или неравномерно вытянутую в высоту. Перетяжки местами кажутся не замкнутыми, из-за чего ствол колонии выглядит помятым. Полипы удлинённой формы с беспорядочно расположенными головчатыми щупальцами.

Coryne pusilla можно отнести к субтропическим бореально-арктическим видам. Возможно, юго-западная часть Баренцева моря является краем ареала обитания этого вида.



А



Б

Рисунок 4.2.3. *Coryne pusilla* Gaertner, 1774: А – общий вид колонии (по Наумову, 1960) (размерная линейка 3 мм); Б – места обнаружения гидрополипа в Баренцевом море (красные точки – дночерпательные сборы, синяя точка – траловый сбор).

***Eutonina indicans* (Romanes, 1876)** (Cnidaria, Hydrozoa, Leptothecata, Eirenidae, Eutonina).

Этот амфибореальный гидрополип (Рис. 4.2.4 А) в литературе упоминается по единичным обнаружениям, преимущественно на стадии медузы. Вид сложен для идентификации в случае повреждений. В нашем материале имеется 4 колонии, собранные на 3 станциях (Приложение, Табл. 2; Рис. 4.2.4 Б) на глубинах 25,4; 22,1 и 31 м. Одна из обнаруженных колоний фертильна, что позволяет более уверенно говорить о видовой принадлежности найденных животных. Гидрориза нитевидная. Колонии не превышают 1-1,8 см и состоят из нескольких стволиков. На одном стволике от 1 до 4 гидрантов. Стволики и ветви кольчатые по всей длине (диаметр

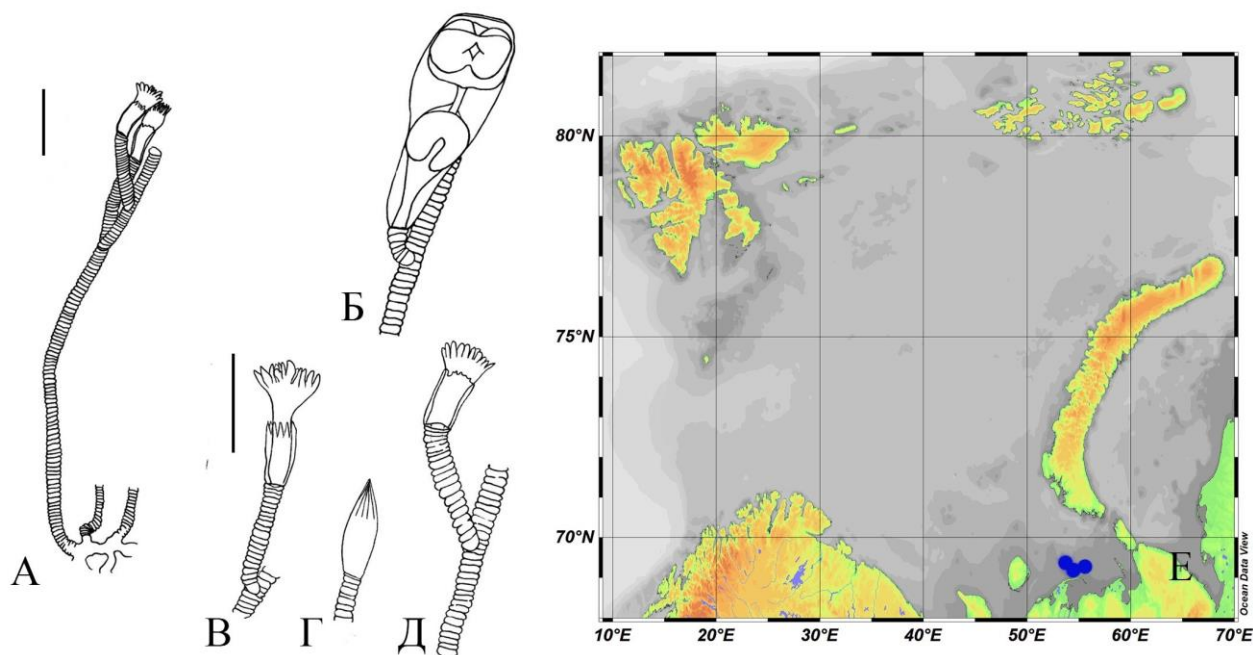


Рисунок 4.2.4. *Eutonina indicans* (Romanes, 1876): А – общий вид фрагмента колонии ; Б – гонотека; В - Д – гидротеки (размерная линейка 1 мм); Е - места обнаружения гидрополипа в Печорском море.

0,10-0,12 мм). Ветви от ствола отходят перпендикулярно, затем изгибаются вдоль главной оси колонии. Гидротека почти цилиндрическая (0,7-0,8 мм), а гидрант большой (больше гидротеки), вытянутый, конусовидной формы (около 1 мм). Перисарк гидротеки тонкий, почти полностью прозрачный, у некоторых полипов отсутствующий почти на 1/3 дистальной части гидротеки. Оперкулюм конический, не ограничен от устья гидротеки и состоит из нескольких остроконечных клапанов. На границе гидранта и ножки гидротеки имеется диафрагма. Гонотека сглаженной конической формы, почти в 2 раза больше гидротеки (1,9 мм). Дистальный конец её тупо срезан. В нашем материале гонотека имеется только у одного экземпляра и несет 2 медузные почки. Ее кольчатая на всем протяжении ножка располагается на стволе колонии ветвеобразно и состоит из 8 колец (диаметр 0,12 мм).

Амфибореальный вид, биогеография которого основана на упоминаниях об обнаружении медуз, которые известны от южной части Северного моря до севера Исландии, у берегов Норвегии (Берген) и в западной части Балтийского моря. С Тихоокеанской стороны находки приходится на прибрежную зону Камчатки в Охотском море, Алеутские острова, северную Японию (о. Хоккайдо), район о. Ванкувер и Калифорния (Наумов, 1960; Kubota, 1976; Arai, Brickmann-Voss, 1980). Типовое местонахождение так же описано по медузе и указывает на побережье Шотландии (Romanes, 1876). Полипоидное поколение известно лишь из двух районов: Калифорния (на мелководье) (Cornelius, 1995a) и Исландия (22-25 м.) (Schuchert, 2000).

Обнаруженные колонии *Eutonina indicans* молодые, но наличие у одной из них гонотеки говорит о том, что условия для появления другой жизненной формы благоприятные. К сожалению, данных по ларвапланктону мы не имеем. Возможно, обнаружение этого вида объясняется теми же причинами, что были указаны выше для предыдущих видов. Вместе с тем нужно отметить, что данный вид также весьма уязвим при промывке проб, поскольку перисарк довольно мягкий, и гидротеки слишком легко отламываются, а по наличию только ветвей видовой принадлежности всей колонии определить невозможно.

***Sertularia cupressoides* Clark, 1876** (Cnidaria, Hydrozoa, Leptothecata,
Sertulariidae, Sertularia).

В данной работе *Sertularia cupressoides* заслуживает отдельного внимания по причине его тихоокеанского происхождения и единичных обнаружений в пределах Баренцева моря. Молодые колонии этого вида легко принять за другие виды р. Sertulariidae, довольно широко представленные в исследуемом районе Арктики, что может быть одной из причин редких упоминаний о присутствии *Sertularia cupressoides* в Баренцевом море. В данном исследовании также приняты к обсуждению только обнаружения крупных, сформированных колоний (Рис. 4.2.5 А - Г).

Найденные экземпляры имеют перистые колонии до 10 см в высоту с тонким прямым стволом, на котором отсутствуют гидротеки. Гидрориза пластинчатая, с радиально отходящими в разные стороны выростами, образующими новые пластинчатые основания будущих вертикальных стволов. Поперечные перетяжки делят ствол на неравные междоузлия, которые, в свою очередь, несут от 1 до 4 (чаще 2-3) отростков для прикрепления боковых ветвей. Ветви лежат в одной плоскости и отходят от ствола дугообразно под острым углом и попеременно относительно друг друга. На старых колониях редко образуются ветви второго порядка, и еще реже встречается образование сразу 2 ветвей от одного отростка ствола. Возможно, это связано с образованием двух зон верхушечного роста после повреждения (отрыва) первичной ветви. Это может происходить и при попадании внутрь ценосарка надломленного фрагмента перисарка или же иного инородного фрагмента. В любом случае, отростки, к которым присоединяются 2 ветви, имеют деформации, обнаруживаемые при внимательном рассмотрении. Нередко боковые ветви в своем основании имеют один или два членика, отделенных глубокой перетяжкой. Гидротеки расположены в 2 ряда с боковых сторон ветвей попарно с небольшим смещением относительно друг друга. В одном ряду они отделены друг от друга разной длины промежутками, причем прилежащая сторона выпуклая и срастается с ветвью примерно на $\frac{3}{4}$ своей длины. Отстоящая сторона гидротек вогнутая, но часто имеет небольшую выпуклость в нижней части гидротек. Край устья несет два ярко выраженных закругленных зубца. Гонотеки в материале, собранном в Баренцевом море, не обнаружены. В первоописании (Clark, 1876) они тоже отсутствуют, и поэтому настоящее описание приводится по существующим обобщающим работам (Наумов, 1960; Анцулевич, 2015). Гонотеки сидят в 2 ряда на верхней стороне ветвей, прикрепляясь под основаниями гидротек. Гонотека овальная, нижний конец вытянут в короткую ножку, верхний несет маленькое округлое устье с двумя длинными шипами по сторонам от устья. Вид был обнаружен на 3 станциях в Печорском море на глубинах 14, 21 и 65 м (Приложение, Табл. 2; Рис. 4.2.5 Д).

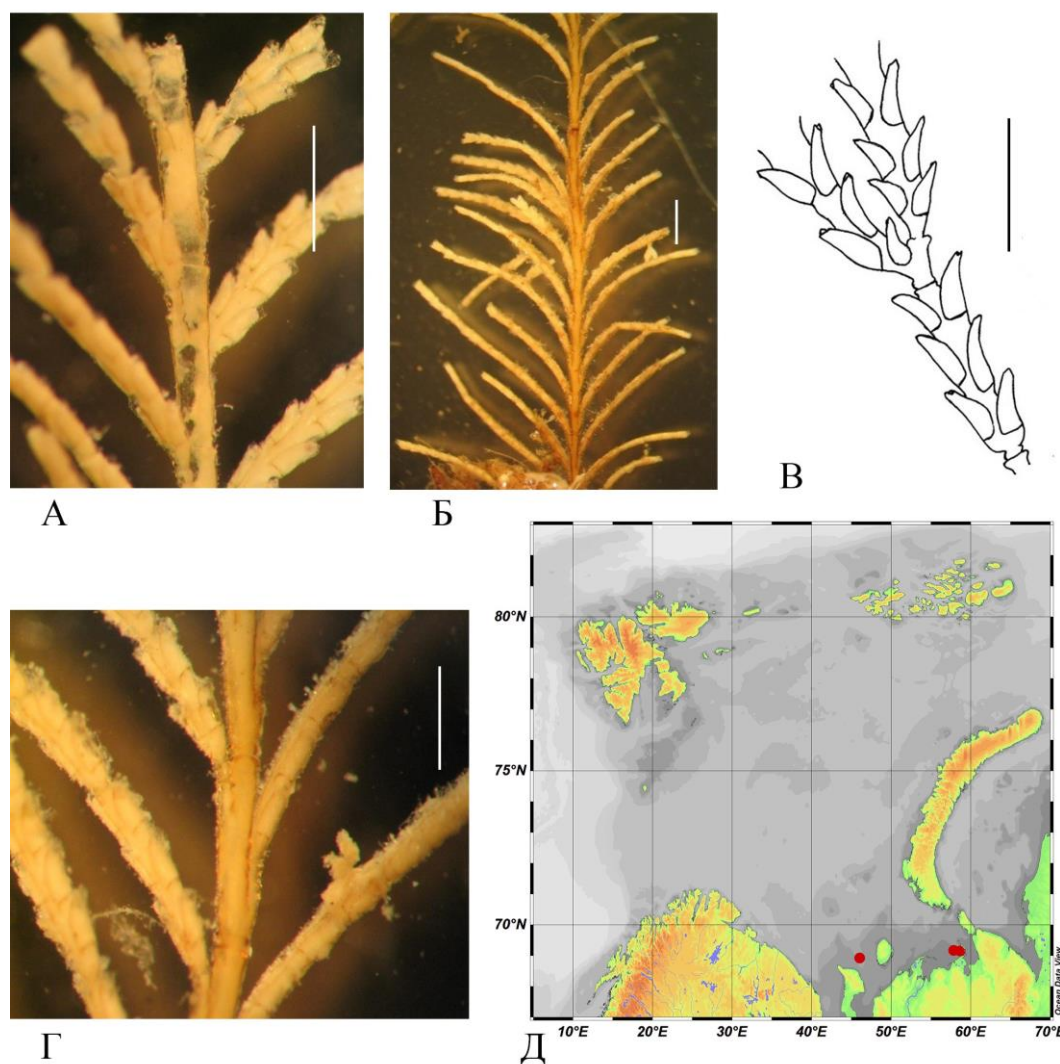


Рисунок 4.2.5. *Sertularia cupressoides* Clark, 1876. А – Г - фрагменты колоний (А – В - сборы автора (2004 г.), В – первичная ветвь с ветвью второго порядка; Г – из коллекции ЗИН РАН (1999 г.)) (размерная линейка 1 мм), Д - места обнаружения гидрополипа в Печорском море.

Вид считается тихоокеанским высокобореально-арктическим, так как его типовое местонахождение – у берегов Аляски (Clark, 1876), и массовые находки приходятся по большей части на Северную Пацифику: Чукотское (Анцулевич, 2008), Берингово, Охотское (Ушаков, 1953; Наумов, 1960), Японское (Анцулевич, 1985, 1989) моря, тихоокеанское побережье северных и южных Курильских островов (Анцулевич, 1985), залив Аккеси на севере о. Хоккайдо (Yamada, 1950, 1959). В водах Арктики этот вид отмечался редко: в Восточно-Сибирском море (Анцулевич, 2015), в проливе Югорский Шар у выхода в Карское море (Куделин,

1914). Автором был отмечен у полуострова Варандей (коллекция ЗИН РАН, норвежская полярная экспедиция, 1999 г.) и в 2004 гг. в Печорском море (Епифанова, 2005, 2007), а в 2010 г. в приловах донного рыбопромыслового трала на юго-востоке от архипелага Шпицберген (на глубине 125 м). Около Шпицбергена этот вид был так же отмечен Н.Н. Пантелеевой (2010, 2011). Глубины его находок по разным источникам колеблются от 5 до 145 м, но чаще всего варьируют в пределах 30 – 80 м. (Наумов, 1960). В нашем материале вид обнаружен в сборах с глубин 14, 21, 65 и 125 м, что вполне совпадает с батиметрическими данными о других его местонахождениях.

***Sertularia brashnikowi* Kudelin, 1914** (Cnidaria, Hydrozoa, Thecaphora, Sertulariidae, Sertularia)

Этот редкий вид (Рис. 4.2.6 А) стал неожиданной находкой. Он имеет пластинчатую гидроризу и толстый ствол с темным плотным перисарком.

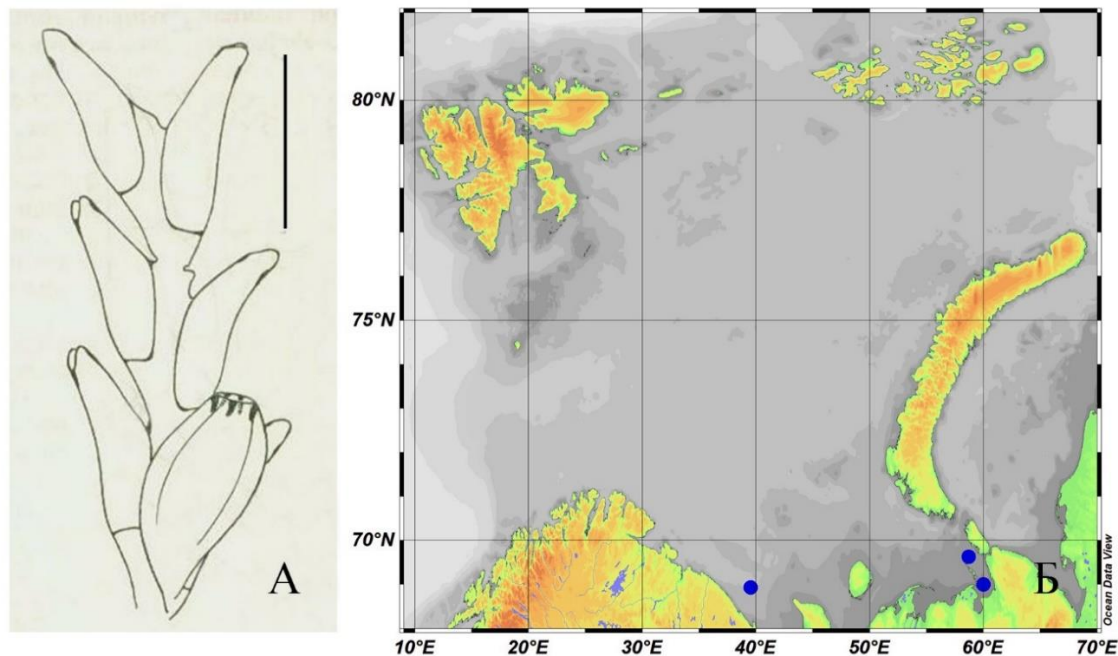


Рисунок 4.2.6. *Sertularia brashnikowi* Kudelin, 1914: А - фрагменты ветви колонии (по Д.В. Наумову, 1960) (размерная линейка 1 мм), Б - места обнаружения гидрополипа в Печорском море.

У основания ствола от пластинчатой гидроризы отходит короткий членик с глубокой перетяжкой, а затем и сам ствол колонии, слегка извилистый, 4 см в длину. Ветви от ствола отходят поочередно, прикрепляясь посредством отростков, и лежат в одной плоскости. У найденного экземпляра были отмечены только ветви первого порядка, возможно из-за того, что колония была еще молодой, или по причине не благоприятных условий. По литературным данным (Куделин, 1914; Наумов, 1960) и по результатам изучения этого вида из фондовой коллекции ЗИН РАН этот вид образует ветви 2-го и 3-го порядков, которые могут располагаться в одной плоскости с колонией, или же перпендикулярно к ней. Каждое междоузлие несет по 3 гидротечи, но в нижней части колония лишена гидротек. На ветвях гидротечи расположены попарно со сдвигом на разные уровни. Ветви, лежащие в общей плоскости колонии, несут гидротечи на верхней и нижней своих сторонах, а ветви, расположенные перпендикулярно к плоскости колонии, несут гидротечи с боковых сторон. Гидротечи удлиненные, слегка вздутые у основания и зауженные к устью. Свободная сторона гидротечи слегка вогнутая в верхней части и выпуклая в нижней, а прилежащая – слегка выпуклая на сросшемся участке гидротечи и почти прямая в свободной части. Прилежащая сторона гидротечи срастается с ветвью на половину своей длины. Край устья несет 2 больших округлых зубца.

Обнаруженная в Баренцевом море колония не имеет гонотек, и их описание приводится по сборам из южной Гренландии, где представители этого вида были обнаружены автором в 2016 и 2017 гг. Гонотеки расположены в верхней части колонии и образуют продольный ряд на верхней части ветви. Они имеют овальную форму, с сужением к короткой ножке, которой крепятся на верхней части ветви под наклоном к ней. Поверхность гонотек имеет не очень четкую ребристость. У одних гонотек ребра доходят только до середины, у других – почти до ножки гонотеки. Устье несет 5-6 внутренних зубцов.

Вид ранее был обнаружен в Охотском море (типовое место нахождения) (Куделин, 1914), к западу от Курильских островов и с тихоокеанской стороны Курильских островов на глубинах 42-620 м (Наумов, 1960; Анцулевич, 1987). В

экспедиции ПИНРО 2003 и 2006 гг. он был встречен в Баренцевом море (Приложение, Табл. 2; Рис. 4.2.6 Б) на глубине 186, 26 и 8 м, на трубке полихеты *Spiochaetopterus typicus* M. Sars, 1856. Появление вида в Баренцевом море и на юге Гренландии достаточно неожиданно, поскольку он считался эндемиком Охотского моря и Курильских островов. Вместе с тем, подобные находки могут говорить в пользу теории расселения тихоокеанских видов в восточном направлении с запада, через северную Канаду (Несис, 1962).

Thuiaria triserialis (Meresckowsky, 1878) (Cnidaria, Hydrozoa, Thecaphora, Sertulariidae, Thuiaria).

Вид имеет пластинчатую гидроризу и перистую колонию (Рис. 4.2.7 А), достигающую в высоту, по литературным данным, 30 см (Fraser, 1937). Колония из Баренцева моря имеет 3 см в длину, слабо извилистый ствол, поделенный перетяжками на междоузлия неравной длины. От ствола отходят короткие отростки, к которым крепятся ветви, лежащие в одной плоскости. Ветви отходят попарно поочередно. Между ветвями одной стороны помещается 2 гидротеки. Гидротеки на ветвях расположены в 3 ряда, но не редко встречается и двурядное расположение. Прилежащая сторона гидротеки на всем протяжении выпуклая, почти всегда полностью погруженная. Отстоящая сторона почти прямая и только у самого устья вогнута. Устье срезано под тупым углом к продольной оси ветви, оно почти круглое и не несет зубцов. Оперкулюм состоит из одного клапана, прикрепленного к отстоящей стороне. Тут-же, на самом краю стенки гидротеки, имеется утолщение перисарка.

Обнаруженная в Баренцевом море колония не имеет гонотек, и соответствующее описание приводится по литературным данным (Наумов, 1960; Анцудевич, 2015). Форма гонотеки удлинненно-овальная. Гонотеки расположены в один ряд на верхней стороне ветвей и прикреплены несколько сбоку под основанием гидротек. Имеется хорошо развитая ножка. Шейка почти не выражена, внутренняя сторона круглого устья несет 3 зубца. Длина прилежащей стороны

гидротеки – 0.35-0.37 мм, длина ее отстоящей стороны – 0.54-0.58 мм, ширина дна в профиль – 0.18-0.2 мм. Высота устья около 0.125 мм; высота гонотеки вместе с ножкой достигает 1.2 мм, наибольшая ширина - 0.5 мм, диаметр устья – 0.25 мм.

Этот тихоокеанский широкобореальный вид, впервые отмеченный для Баренцева моря (Приложение, Табл. 2; Рис. 4.2.7 Б). До настоящего времени, кроме типового местонахождения у Камчатки (Mereschkowsky, 1878) в Охотском море у Шантарских островов (Куделин, 1914), он был обнаружен, в Японском море, с тихоокеанской стороны Курильских островов вдоль всей гряды (Наумов, 1960; Анцулевич, 1987), а также у островов Ванкувер и Королевы Виктории (Fraser, 1937), у берегов Калифорнии (Torrey, 1902; Nutting, 1904). *Th. triserialis* обитает на глубинах от 5 до 307 м, а в Баренцевом море найдена на глубине 40 м. Это еще один представитель тихоокеанской фауны, встреченный в исследуемом районе, помимо *Sertularia brashnikowi*. Возможно, биогеография *Th. triserialis* и *S. brashnikowi* не совсем верна, и целесообразно считать их тихоокеанскими амфибореальными видами, проникшими в Атлантику через воды северной Канады (Несис, 1962), или привнесенными человеком и сумевшими выжить в новых условиях.

Регистрация находок всех вышеперечисленных видов представляет из себя всего лишь небольшое дополнение к имеющимся данным о фауне Баренцева моря. Неожиданные находки встречаются почти с регулярной периодичностью, поскольку время от времени далеко за пределы своих обычных ареалов проникают элементы тепловодной фауны, которые в новых условиях иногда претерпевают заметные морфологические изменения. Такой находкой стал и *Cladocarpus formosus* Allman, 1877, описанный из Кольского залива Ушаковым П.В. (1948). Это представитель бореальной фауны, и его обнаружение в наших сборах было достаточно неожиданным, а небольшие изменения в морфологии гидротек привлекли ещё больше внимания. *C. formosus* не единственный вид, который проявляет такую внутривидовую изменчивость, возможно связанную со сменой своего привычного места обитания. В настоящей работе описание этого вида не

приводится, так оно хорошо изложено в статье П.В. Ушакова (1948), но уделено внимание другим видам, изменчивость которых удалось наблюдать.

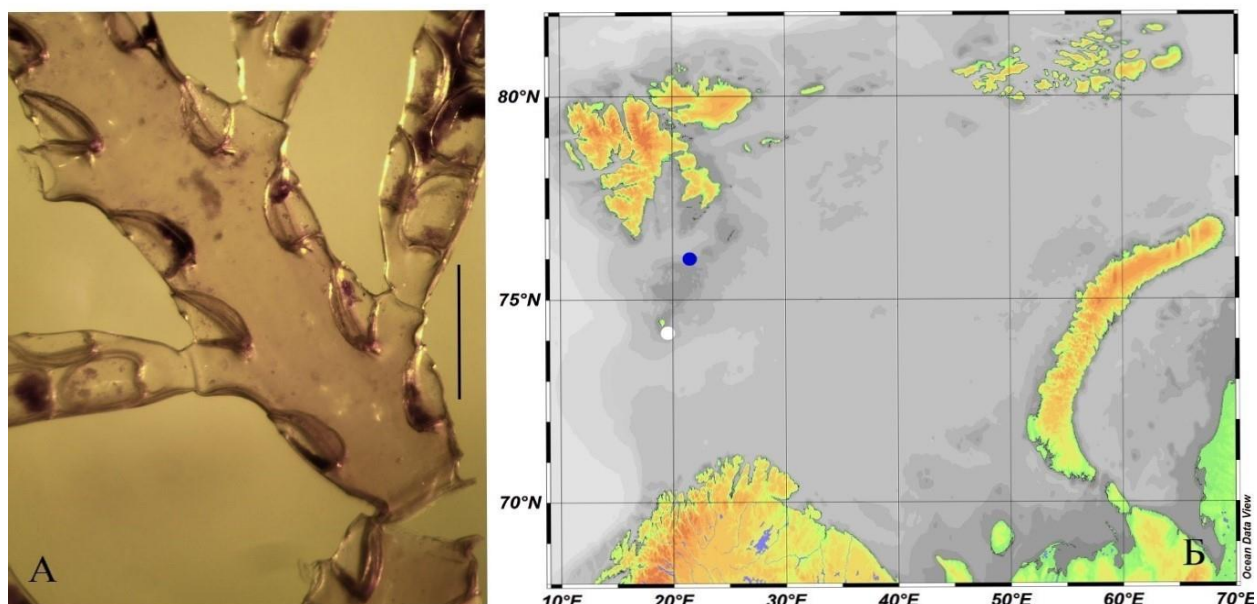


Рисунок 4.2.7. *Thuiaria triserialis* (Meresckowsky, 1878): А - фрагмент колонии (размерная линейка 1 мм), Б - места обнаружения гидрополипа в Баренцевом море.

***Thuiaria articulata* Pallas, 1766 и *Thuiaria lonchitis* Ellis & Solander, 1786**
(Cnidaria, Hydrozoa, Leptothecata, Sertulariidae, Thuiaria).

Вопросом валидности близкородственных видов *Thuiaria lonchitis* Ellis & Solander, 1786, *Thuiaria articulata* Pallas, 1766 и *Thuiaria barentsi* Наумов, 1960 были уже рассмотрены в диссертации автора на соискание степени магистра, однако, сейчас появились новые комментарии к этой теме, которые заслуживают изложения в настоящей работе. Вышеназванные три вида встречаются в сборах из Баренцева моря разных лет, но объем имеющегося по ним коллекционного материала вполне достаточен для сравнительного анализа (Табл. 4.1).

Вопрос валидности *Thuiaria lonchitis* обсуждался в публикациях таксономистов на протяжении многих лет (Fleming, 1828; Nuting, 1904; Линко,

1911; Куделин, 1914; Наумов, 1960; Calder, 1970; Cornelius, 1979; Анцулевич, 1987). Главной причиной возникновения дискуссий вокруг этого вида стало описание двух разных форм под одним и тем же названием *Thuiaria articulata*. Далее для этих форм будут использоваться два видовых названия: *Thuiaria articulata* и *Thuiaria lonchitis*, хотя различия, по которым эти виды разделялись ранее (Куделин, 1914) не достаточно убедительны.

Главное различие состоит в особенностях расположения ветвей: супротивное у *Thuiaria articulata*, и попеременное у *Thuiaria lonchitis*, но в ряде случаев (у южных берегов Европы и у берегов Франции) были встречены колонии с супротивным расположением ветвей в нижней части и попеременным в верхней (Куделин, 1914). В связи с этим было высказано мнение, что одного этого признака недостаточно, чтобы разделять названные виды (Наумов, 1960; Cornelius, 1979; Анцулевич, 1987 и др.). Как результат, виды были объединены под общим названием *Thuiaria articulata* Pallas, 1766, равно как объединены диагнозы этих видов. Однако в последнее время появились утверждения о валидности обоих видов (Степаньянц, 1994).

Для внесения ясности относительно идентификации видов, обсуждаемых в данной работе, ниже приводятся описания принимаемых автором, признаков, по которым два вида рода *Thuiaria* различаются, и характеристики экземпляров из фондовой коллекции ЗИН РАН и нового материала, которые относятся к этим видам. В сравнительную таблицу 4.4 включены экземпляры, определенные как *Thuiaria articulata*, *Thuiaria lonchitis* и ещё один вид, встречающийся в определителе гидроидов отечественных вод (Наумов, 1960) и в коллекции ЗИН РАН, под названием *Thuiaria barentsi* Naumov, 1960 (Рис. 4.2.8 А). За основу при идентификации видов были взяты признаки, указанные в первоописаниях этих видов (Pallas, 1766; Ellis & Solander, 1786; Naumov, 1960).

Сравнение морфологии колоний *Thuiaria barentsi* с таковой *Thuiaria lonchitis* показало, что эти два вида идентичны, и их можно объединить. Как уже было сказано, различное расположение ветвей колонии не может рассматриваться как

постоянный морфологический признак, поскольку известны колонии со смешанным типом ветвления. Однако при внимательном изучении двух групп видов, на которые разделились имеющиеся экземпляры, проявились и иные различия между колониями одной и другой группы. Главным отличием является то, что колонии *Thuiaria articulata* не имеют веточек второго и выше порядков, в то время как другие – *Thuiaria lonchitis* имеют ветви 2-го, а иногда и 3-го порядков (Табл. 4.1, Рис. 4.2.8 А – Е). Существуют также и другие отличия, например, расстояние между двумя соседними гидротеками одного ряда и наличие или отсутствие членистости в основаниях ветвей колоний.

Для того, чтобы провести окончательное разграничение двух видов (*Thuiaria articulata* Pallas, 1766 и *Thuiaria lonchitis* Ellis & Solander, 1786) на основании существующих их описаний (Pallas, 1766; Fleming, 1828; Nutting, 1904; Линко, 1911, 1912; Куделина, 1914; Наумов, 1960; Calder, 1970; Cornelius, 1979; Анцулевич, 1987; Schuchert, 2001) и полученных нами данных были составлены новые нижеприведенные описания этих видов.

Thuiaria lonchitis Ellis & Solander, 1786

Thuiaria lonchitis Ellis & Solander, 1786;

Thuiaria lonchitis Nutting, 1904: 66 - 67 (см. синонимию на стр.66); Calder, 1970;

Thuiaria barentsi Наумов, 1960: 409 – 410, fig. 297; Анцулевич, 1987 (частично).

Колония перистая дихотомически ветвящаяся, имеет ветви второго, а иногда и третьего порядка. Гидрориза пластинчатая. Ствол зигзагообразный, поделён на неравные междоузлия. Ветви отходят от коротких отростков ствола супротивно либо, чередуясь, и лежат в одной плоскости. Гидротеки на ветвях расположены в два чередующихся ряда и сидят на верхней и нижней сторонах ветвей. Между соседними гидротеками одного ряда всегда имеется расстояние, немного больше ширины устья, варьирующее от 0,2 до 0,4 мм. Устье срезано параллельно продольной оси ветви. Колонии имеют членистые образования в основании ветвей

Таблица 4.1. Сравнение *Thuiaria articulata*, *Th. lonchitis* и *Th. barentsi* по ряду морфологических параметров.

Валидные виды	Определённые экземпляры	Диаметр устья	Длина прилеж. стор. гидрот.	Выступ. часть гидрот.	Длина отстоящ. стор. гидрот.	Ширина основан. гидрот.	Расст. между гидрот.	Порядок ветвлен.
<i>Thuiaria articulata</i>	<i>Thuiaria articulata</i> (ПИНРО (1))	0.1	0.4 – 0.5	0.1	0.3 – 0.4	0.3 – 0.4	0.1	1-го пор.
	<i>Thuiaria articulata</i> (ПИНРО (2))	0.1 – 0.2	0.5	0.1	0.3 – 0.4	0.3	0.1 – 0.2	1-го пор.
	<i>Thuiaria lonchitis</i> (ЗИН РАН №63)?	0.1 – 0.2	0.5 – 0.6	0.0	0.3 – 0.4	0.3 – 0.4	0.2	1-го пор.
	<i>Thuiaria articulata</i> (ЗИН РАН №21)	0.1 – 0.2	0.6	0.1	0.4	0.4 – 0.5	0.05 – 0.1	1-го пор.
	<i>Thuiaria articulata</i> (ЗИН РАН №22)	0.1 – 0.2	0.5 – 0.7	0.0 – 0.1	0.4 – 0.5	0.3 – 0.4	0.1 – 0.2	1-го пор.
	<i>Thuiaria articulata</i> (ЗИН РАН №33)	0.1 – 0.2	0.6 – 0.7	0.1	0.44 – 0.45	0.3 – 0.4	0.1	1-го пор.
<i>Thuiaria lonchitis</i>	<i>Thuiaria lonchitis</i> (ПИНРО)	0.1 – 0.2	0.6	0.0 – 0.1	0.3 – 0.4	0.3 – 0.4	0.2 – 0.3	2-го пор.
	<i>Thuiaria lonchitis</i> (ЗИН РАН №55)	0.1 – 0.2	0.6	0.0 – 0.1	0.4 – 0.5	0.3	0.2 – 0.4	2-го пор.
	<i>Thuiaria articulata</i> (ЗИН РАН №14)	0.1 – 0.2	0.6 – 0.7	0.1	0.4 – 0.5	0.3 – 0.4	0.2 – 0.3	2-го пор.
	<i>Thuiaria lonchitis</i> (ЗИН РАН №57)	0.1 – 0.2	0.6	0.0 – 0.1	0.4	0.3	0.2 – 0.3	2-го пор.
	<i>Thuiaria lonchitis</i> (ЗИН РАН №58)	0.2	0.5 – 0.6	0.0	0.4 – 0.5	0.3 – 0.4	0.3	2-го и 3-го пор.
	<i>Thuiaria lonchitis</i> (ЗИН РАН №59)	0.1 – 0.2	0.5 – 0.6	0.0 – 0.1	0.3 – 0.4	0.3	0.2 – 0.3	2-го пор.
	<i>Thuiaria lonchitis</i> (ЗИН РАН №60)	0.2	0.7 – 0.8	0.2 – 0.3	0.5 – 1.0	0.4	0.3 – 0.4	2-го и 3-го пор.
	<i>Thuiaria lonchitis</i> (ЗИН РАН №61)	0.1 – 0.2	0.6	0.0 – 0.1	0.4 – 0.5	0.3	0.2 – 0.3	2-го пор.
	<i>Thuiaria articulate</i> (ЗИН РАН №32)	0.2	0.5 – 0.6	0.0 – 0.1	0.4	0.3 – 0.4	0.2 – 0.3	1-го пор.
	<i>Thuiaria lonchitis</i> (ЗИН РАН №64)	0.2	0.6	0.0 – 0.1	0.4 – 0.5	0.4	0.2 – 0.3	2-го пор.
	<i>Thuiaria lonchitis</i> (ЗИН РАН №65)	0.2	0.6	0.0	0.4	0.3 – 0.4	0.2 – 0.3	2-го и 3-го пор.
	<i>Thuiaria lonchitis</i> (ЗИН РАН №66)	0.1 – 0.2	0.6	0.0 – 0.1	0.4	0.3 – 0.4	0.2 – 0.3	1-го пор.
	<i>Thuiaria barentsi</i> (ПИНРО (1))	0.1 – 0.2	0.6	0.0 – 0.1	0.4 – 0.5	0.3 – 0.4	0.2	2-го и 3-го пор.
	<i>Thuiaria barentsi</i> (ПИНРО (2))	0.1 – 0.2	0.6 – 0.7	0.0 – 0.1	0.4 – 0.5	0.3	0.2 – 0.3	2-го пор.
	<i>Thuiaria barentsi</i> (ПИНРО (3))	0.1 – 0.2	0.6 – 0.7	0.0 – 0.1	0.4 – 0.5	0.3 – 0.4	0.2	2-го пор.
	<i>Thuiaria barentsi</i> (ПИНРО (4))	0.1 – 0.2	0.6	0.0 – 0.1	0.4	0.3 – 0.4	0.2	2-го пор.
<i>Thuiaria barentsi</i> (ПИНРО (5))	0.1 – 0.2	0.6	0.0	0.4 – 0.5	0.3 – 0.4	0.2 – 0.3	2-го пор.	
<i>Thuiaria barentsi</i> (ЗИН РАН №1)	0.2	0.6 – 0.7	0.0 – 0.1	0.4 – 0.5	0.3 – 0.4	0.2	2-го пор.	
<i>Thuiaria barentsi</i>	0.1 – 0.2	0.6	0.0 – 0.1	0.4 – 0.5	0.3	0.2	2-го пор.	

	(ЗИН РАН №3)							
	<i>Thuiaria barentsi</i> (ЗИН РАН №4)	0.1 – 0.2	0.6	0.0 – 0.1	0.4	0.3 – 0.4	^{0.1} 0.2	2-го пор.
	<i>Thuiaria barentsi</i> (ЗИН РАН №5)	0.1 – 0.2	0.6 – 0.7	0.0 – 0.1	0.4 – 0.5	0.3 – 0.4	^{0.2} 0.3	2-го пор.

второго и третьего порядка (Рис. 4.2.8 Г). Длина отстоящей стороны гидротеки – 0,3-0,5 мм, ширина дна в профиль – 0,15-0,2 мм, высота устья – 0,1-0,2 мм, длина прилежащей стороны – 0,5-0,7 мм. Гидротеки выступают над поверхностью ветви на 0,1-0,2 мм.

Thuiaria articulata Pallas, 1766

Sertularia articulata Pallas, 1766: 137.

Thuiaria articulata: Fleming, 1828: 565; 1842: 565; Hincks, 1868: 277 - 279, pl. 60; Наумов, 1960: 408 – 409, Рис. 296 (частично); Broch, 1911; Cornelius, 1979 (кроме *Thuiaria lonchitis* Ellis & Solander); Анцулевич, 1987 (частично) *Sertularia nigra*: Johnston, 1838.

Колония перистая с простым ветвлением, гидрориза пластинчатая. Ствол зигзагообразный, поделён на неравные междоузлия. Ветви отходят от коротких отростков ствола супротивно, либо чередуясь, лежат в одной плоскости и по отношению к стволу растут почти под прямым углом. Веточек 2-го порядка не образуется. Гидротеки на ветвях расположены в два чередующихся ряда и сидят на верхней и нижней сторонах ветвей. Между соседними гидротеками одного ряда всегда имеется расстояние, примерно равное или немного больше ширины устья, варьирующее от 0,1 до 0,2 мм. На стволе между двумя соседними ветвями одной стороны помещается две гидротеки, реже их может быть три или четыре. Устье срезано параллельно продольной оси ветви. Колонии не имеют членистых образований у основания ветвей. Длина отстоящей стороны гидротеки – 0,3-0,5 мм, ширина дна в профиль – 0,15-0,25 мм, высота устья – 0, – 0,2 мм, длина прилежащей стороны – 0,4-0,7 мм. Гидротеки могут быть полностью утоплены, либо выступать над поверхностью ветви на 0,1 мм. (Рис. 4.2.8 Д, Е).

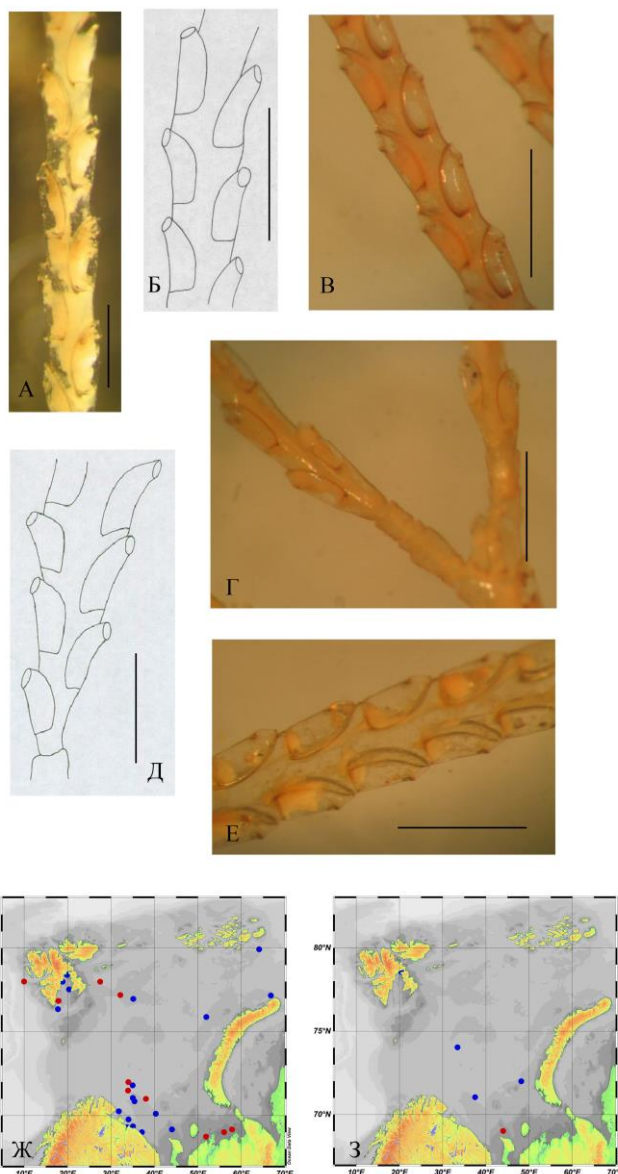


Рисунок 4.2.8. А - фрагмент ветви экземпляра, идентичного описанию *Thuiaria barentsi* Naumov, 1960 (экз. 1 из сборов ПИНРО); Б, В – фрагменты ветвей *Thuiaria lonchitis* Ellis & Solander, 1786; Г - членистость у основания ветвей 3-го порядка колонии *Thuiaria lonchitis* Ellis & Solander, 1786; Д, Е - фрагменты колонии *Thuiaria articulata* Pallas, 1766 № 22 из коллекции ЗИН РАН (Д – рисунок фрагмента ветви с члеником, Е – фотография середины боковой ветви) (А – Е - размерная линейка 1 мм); Ж - места обнаружения гидрополипа *Thuiaria lonchitis* Ellis & Solander, 1786 в Баренцевом море; З - места обнаружения гидрополипа *Thuiaria articulata* Pallas, 1766 в Баренцевом море (красные точки – сборы автора; синие точки – материалы коллекции ЗИН РАН).

Различия между этими двумя видами следующие:

Thuiaria articulata Pallas, 1766

1. Колония с простым ветвлением, имеет только ветви первого порядка.
2. Расстояние между соседними гидротеками одного ряда варьирует от 0,1 до 0,2 мм.
3. Основания ветвей колоний не имеют членистости.

Thuiaria lonchitis Ellis & Solander, 1786

1. Колония дихотомически ветвится, имеет ветви второго, а иногда и третьего порядка.
2. Расстояние между соседними гидротеками одного ряда варьирует от 0,2 до 0,4 мм.
3. Основания ветвей второго и третьего порядка членистые.

На основании вышеуказанных различий мы делаем вывод о существовании двух валидных видов *Thuiaria articulata* Pallas, 1766 и *Thuiaria lonchitis* Ellis & Solander, 1786. Оба вида относятся к бореально-арктической группе, но несмотря на пересечение их ареалов в Баренцевом море, *Thuiaria lonchitis* не встречается восточнее Карского моря, и в связи с этим можно предположить, что этот вид скорее атлантический широкобореальный арктический, тогда как *Thuiaria articulata* относится к широкобореальным арктическим циркумполярным видам. При этом *Thuiaria lonchitis* – более распространенный вид в Баренцевом море, нежели *Thuiaria articulata* (Рис. 4.2.8 Ж, З). Самую большую сложность в идентификации могут вызывать молодые колонии, склонные к проявлению структурных аномалий. Эта проблема касается и многих других видов гидрополипов. Но в случае с обсуждаемыми видами, при формировании первых нескольких ветвей уже вполне возможно различить эти виды на основании расстояния между гидротеками одного ряда.

***Lafoea dumosa* (Fleming, 1820) и *Lafoea fruticosa* (M. Sars, 1850)** (Cnidaria, Hydrozoa, Leptothecata, Lafoeidae, Lafoea)

Эти два вида р. *Lafoea* на настоящий момент включены в составной вид, в системе WoRMS они объединены под одним названием - *Lafoea dumosa* (Fleming, 1820). Подобное объединение породило таксон с очень широким ареалом обитания и большим разбросом внутривидовой изменчивости. В Баренцевом море он представлен многочисленными находками. Анализ большого количества материалов и информации о субстратах, на которых обитают колонии этих гидроидных полипов, возможность работы не с отдельными фрагментами, а с целыми колониями из новых сборов, и последующее изучение коллекций ЗИН РАН убеждают нас во мнении, что в Баренцевом море существует по меньшей мере два отдельных вида из группы видов *Lafoea dumosa*: *Lafoea dumosa* (Fleming, 1820) (Рис. 4.2.9 А) и *Lafoea fruticosa* (M. Sars, 1850) (Рис. 4.2.9 Б, В). Оба вида имеют широкое распространение и относятся к категории космополитов. В сравнительно недавние годы (Cornelius, 1995b; Schuchert, 2001) их было принято считать единым видом под валидным названием *Lafoea dumosa* (Fleming, 1820), как уже упоминалось выше. Некоторые таксономисты, обсуждая морфологическую вариабельность гидротек *L. dumosa* и *L. fruticosa*, находили множество морфологических переходов между обоими видами и сходство особенностей их распространения, потому полагали, что это – две крайние формы одного вида *Lafoea dumosa* (Broch, 1910). Вместе с тем А.К. Линко (Линко, 1911) обсуждал этот вопрос в своей монографии и говорил, что сам лично не обнаружил ни одной переходной формы между этими видами и поэтому считал каждый из них валидным. Нами тоже не были обнаружены переходные формы, которые могли бы доказывать идентичность этих видов. В экспедициях ПИНРО 2003-2005 гг. в юго-восточной части Баренцева моря и с юго-западной стороны от архипелага Шпицберген были найдены экземпляры обоих видов на одном и том же субстрате. Вертикальные столоны обнаруженных колоний различных морф брали свое начало от различных гидрориз. Эти два вида различаются размерами и формой гидротек.

Кроме того, *Lafoea dumosa* не имеет закрученности ножки и образует более тёмные и более жесткие колонии благодаря более плотному перисарку (Рис. 4.2.9 А). Приведённые ниже описания, включают в себя описания из работ Флеминга (Fleming, 1820), М. Сарса (M. Sars, 1850), А.К. Линко (1911) и Д.В. Наумова (1960), а также наши новые данные.

Lafoea dumosa (Fleming, 1820) (Рис. 4.2.9 А).

Sertularia dumosa Fleming, 1820.

Lafoea ramosa Packard, 1863: 404.

Lafoea dumosa Packard, 1867: 265; 1891: 369; Линко, 1911 (синонимия): 91, Рис.16; Fraser, 1922: 5; 1931: 481; 1944: 221, fig. 205; Наумов, 1960: 276; Calder, 1970: 1524.

Колонии древовидные или стелющиеся. У древовидных колоний от нитевидной гидроризы поднимаются полисифонные стволы, ветвящиеся без определённого порядка. Гидротеки сидят на всех сторонах ветвей и образуют с ветвью угол в 30-60°. Они крупные, трубчатые, слегка ассиметричные, слабо расширенные к дистальному концу, иногда немного изогнутые. Ножки нет, гидротека отходит от ветви. Основание гидротеки уже устья и имеет волнистый профиль. Длина гидротеки в 3-5 раз больше её ширины и составляет 0,8-2 мм. Для этого вида характерна значительная толщина перисарка, в том числе и стенок гидротек, достигающая у их основания 0,03 мм. Край устья гидротеки имеет диаметр 0,25-0,4 мм, на внешнем крае часто образуются повторно нарастающие кольца. У стелющихся колоний гидротеки отходят непосредственно от гидроризы.

Коппинии овальной формы и располагаются на стволе и ветвях. Гонотеки раздельнополые, сидят на тонких ножках и имеют бутылкообразную форму. Они сильно сближены и на поверхности их устья имеется сетевидный рисунок с 5-7-угольными ячейками. Стерильные трубки немногочисленны и поднимаются над устьями гонотек на 0,8-1,1 мм. Так же, как и гидротеки стерильные трубки расширяются к их дистальному концу. На уровне устьев гонотек ширина стерильной трубки около 0,1 мм, а диаметр её устья обычно равен 0,15 мм. Концы

трубок изогнуты, чаще всего по направлению к дистальной части ветви, не более чем на 90° .

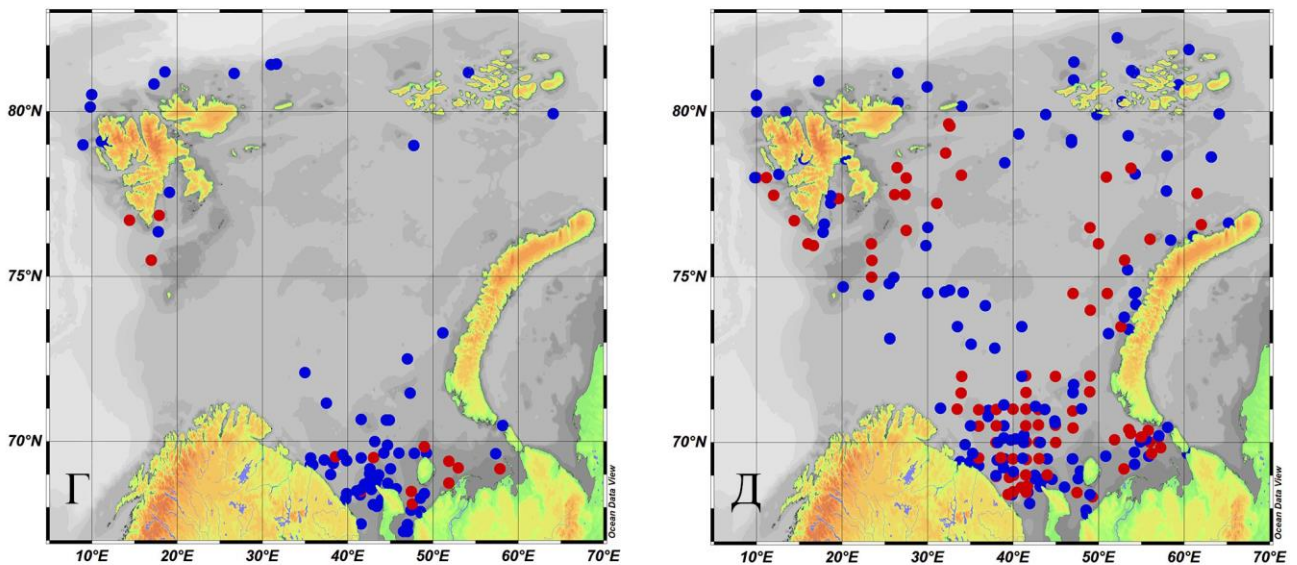
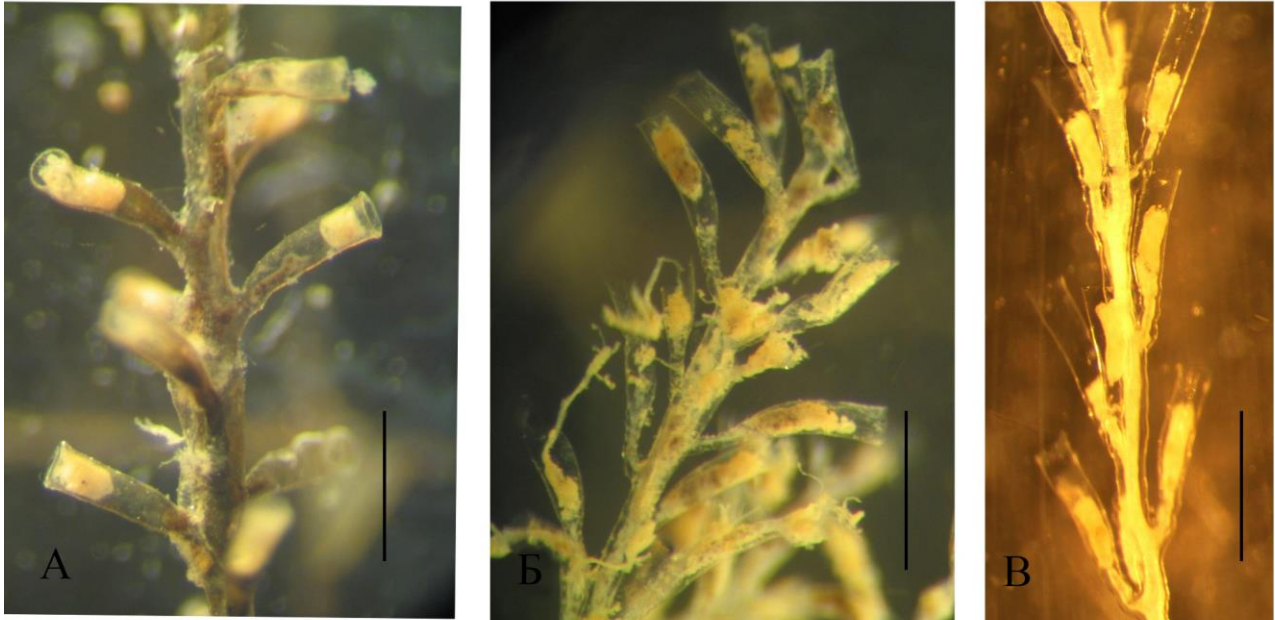


Рисунок 4.2.9. А - фрагмент колонии *Labyrinthomyces dumosa* (Fleming, 1820) (размерная линейка 1 мм); Б - фрагмент колонии *Labyrinthomyces fruticosus* (M. Sars, 1850) из центральной части Баренцева моря; В - фрагмент колонии *Labyrinthomyces fruticosus* (M. Sars, 1850) из юго-западной части Баренцева моря (Б – В - размерная линейка 0,5 мм); Ж - места обнаружения гидрополипа *Labyrinthomyces dumosa* (Fleming, 1820) в Баренцевом море; З - места обнаружения гидрополипа *Labyrinthomyces fruticosus* (M. Sars, 1850) в Баренцевом море (красные точки – сборы автора; синие точки – материалы коллекции ЗИН РАН).

Lafoea fruticosa (M.Sars, 1851) (Рис. 4.2.9 Б, В).

Campanularia fruticosa M. Sars, 1851: 138 -139.

Lafoea fruticosa M. Sars, 1863: 30 – 31; Линко, 1911 (синонимия): 98 – 110, рис. 17, 18; Fraser, 1922: 5; 1931: 481; Kramp, 1932b: 30; Fraser, 1944: 223, fig. 206; Наумов, 1960: 275, рис. 164; Calder, 1970: 1524 – 1525.

Колония древовидная, неправильно разветвлённая. Гидрориза корневидная. Ствол и крупные ветви сложные полисифонные, концевые веточки простые. Гидротеки отходят от всех сторон ветвей и разбросаны по всей длине колонии. Они наклонены к дистальной части ветви под углом 30 – 45°. Форма гидротеки бокалообразная, ассиметричная. Ближняя сторона к ветви сильно выпуклая. Гидротеки могут быть изогнутыми в разной степени, край их устья слегка отогнут. Длина гидротеки в 2-2,5 раза больше её ширины и составляет 0,5-0,75 мм, диаметр устья – 0,12-0,2 мм. Имеется ножка, которая спирально закручена на 2-4 оборота (иногда до 7) и отклонена относительно оси ветви под углом примерно в 45°. Длина ножки – 0,2-0,3 мм, толщина – 0,06-0,08 мм.

Коппинии овальной формы, располагаются на стволе и крупных ветвях колонии. Стерильные трубки спирально закручены и образуют густую сеть. Диаметр трубок – 0,08-0,09 мм.

Сравнивая два вышеприведённых описания можно утверждать, что *Lafoea dumosa* отличается от *Lafoea fruticosa* по шести признакам:

- 1) бóльшими размерами гидротек;
- 2) отсутствием ножки у гидротеки;
- 3) образованием вторичных колец на наружной стороне гидротеки (т.е. образованием вторичного устья гидротеки);
- 4) типом гидроризы;
- 5) строением коппиний (закрученность и количество стерильных трубок; расстояние между гонотеками);
- 6) наличием толстых стенок у гидротеки *Lafoea dumosa*.

При этом толщина стенок гидротек выступает одним из самых значимых отличительных признаков. За счёт плотного перисарка колония имеет тёмный цвет и резко отличается от других представителей этого рода. Толщина стенок варьирует в зависимости от условий обитания гидрополипа.

На изученной нами акватории Баренцева моря и в прилегающих водах *Lafoea dumosa* и *Lafoea fruticosa* распространены не одинаково (Рис. 4.2.9 Г, Д). Первый вид в основном встречается вблизи берегов, где температура придонного слоя воды выше или равняется $+3^{\circ}\text{C}$. Реже встречается в местах, где температура понижается до $0-2^{\circ}\text{C}$. В водах с отрицательными температурами он не отмечен вовсе. Вместе с тем, судя по материалам 2003-2005 гг., именно в водах с температурой $0-2^{\circ}\text{C}$ колонии этого вида могут достигать своих максимальных размеров – 11 см, при длине гидротеки – 2 мм, диаметре гидротеки – 0,4 мм и толщине гидротеки у её основания – 0,03мм.

При этом в более тёплых водах ($3-5^{\circ}\text{C}$) встречаются колонии не превышающие 4,5 см. О том, что в северной части ареала этот вид имеет более крупные размеры колоний, чем в более южных его частях, было упомянуто ещё А.К. Линко (Линко, 1911). В нашем случае интересно, что все станции сбора, на которых были отмечены крупные представители этого вида, находились в области смешения тёплых и холодных вод. Именно в этих районах температура варьирует от 0 до 1°C , а глубины находок – от 2,5 до 680 м. Для прикрепления колоний гидрополипы используют здесь такие субстраты как камни, раковины *Gastropoda*, битая ракуша, колонии полипов *Hydrallmania falcata*, *Sertularia mirabilis* и *Abietinaria filicula*.

Lafoea fruticosa распространена гораздо шире, чем *Lafoea dumosa* (Рис. 4.2.9 Г, Д). Её можно обнаружить почти на всей исследуемой акватории на глубинах от 7 до 670 м. В южной части Баренцева моря были отмечены представители этого вида, имеющие большие (до 8,5 см) разветвлённые колонии с хорошо развитыми полисифонными ветвями второго и выше порядков, тогда как в северных частях акватории, колонии более 4 см не были встречены. У обнаруженных в этих местах

экземпляров они в основном состояли из простых концевых ветвей с тонкими, почти прозрачными гидротеками. Объяснить эти особенности пока ничем не удастся, разве, что недостаточным питанием или какими-либо особыми гидродинамическими условиями, не позволяющими в северных частях исследуемой акватории развиваться так же, как и в южных. Из используемых для прикрепления субстратов были отмечены камни, ракуша *Bivalvia*, створки *Balanus*, трубки *Spiochaetopterus tipicus*, колонии гидрополипов *Obelia longissima*, *Lafoea dumosa*, *Lafoeina maxima*, *Hydrallmania falcate* и *Halecium muricatum*.

Анализ распределения двух вышеупомянутых видов рода *Lafoea* позволяет утверждать, что различие между ними заключается не только в разной морфологии колоний, но и в предпочитаемых условиях, при которых представители одного вида могут развиваться лучше (формировать большие по размерам колонии, мощные стволы и плотный перисарк), чем представители другого.

Оба вида часто присутствуют в пробах из исследуемого района, и поэтому есть возможность наблюдать разные вариации каждого из них.

Внутривидовая изменчивость у *Ptychogena crocea* Kramp & Damas, 1925, обнаруженная в Баренцевом море.

Вид *Ptychogena crocea* Kramp & Damas, 1925 (Рис. 4.2.10 А) в Баренцевом море встречается на большей части акватории (рис. 4.2.10 В), но в основном в водах с температурой придонного слоя от -1 до +2 °С, единичные находки были сделаны в районах, где температура воды в придонном слое достигает +4°С. Этот высоко бореально-арктический циркумполярный вид был обнаружен на камнях, ракуше *Bivalvia* и трубках *Spiochaetopterus tipicus*. При обработке экспедиционного материала было отмечено несколько вариаций формы колоний вышеназванного вида.

Наиболее типичная форма, встречающаяся чаще других, была обнаружена в центральной части Баренцева моря (Рис. 4.2.10 Б, I). У этой формы хорошо выражена ножка гидротеки и два клапана по краю устья гидротеки. Так же была

найдена форма с маловыраженной ножкой и двумя сглаженными клапанами. Существует последовательный ряд переходов (Рис. 4.2.10 Б, II – IV) от формы с маловыраженными двумя вышеуказанными признаками к форме типичной (Рис. 4.2.10 Б, I). Различия между этими формами состоят в степени развития ножки гидротек и клапанов крышечки по краю устья гидротек. Так же были найдены две формы, образующиеся на горизонтальных столонах (Рис. 4.2.10 Б, V – VI) и отличающиеся между собой диаметром гидротек и выраженностью ножки гидротек.

Кроме вертикальных древовидных колоний встречаются и стелющиеся. Они могут образовывать густой покров из гидротек и гидроризы на камнях или ракушке. Среди гидротек, покрывающих субстрат, образуются и вертикальные колонии. Гидротеки, которые отходят от гидроризы, имеют форму V или VI. Гонотеки не обнаружены среди стелющихся гидротек, и по всей видимости они образуются только на вертикальных полисифонных колониях. Стелющиеся столоны скорее всего представляют из себя только гидроризу, с отходящими от нее гидротеками. Молодые колонии были обнаружены как в местах разветвления гидроризы, так и на протяжении прямых участков, но всегда с образованием новых разнонаправленных участков гидроризы, отходящих от вертикального ствола. Размеры: высота гидротеки (с ножкой) – 1,3-1,8 мм; ширина (в дистальной части гидротеки) – 0,22-0,28 мм.

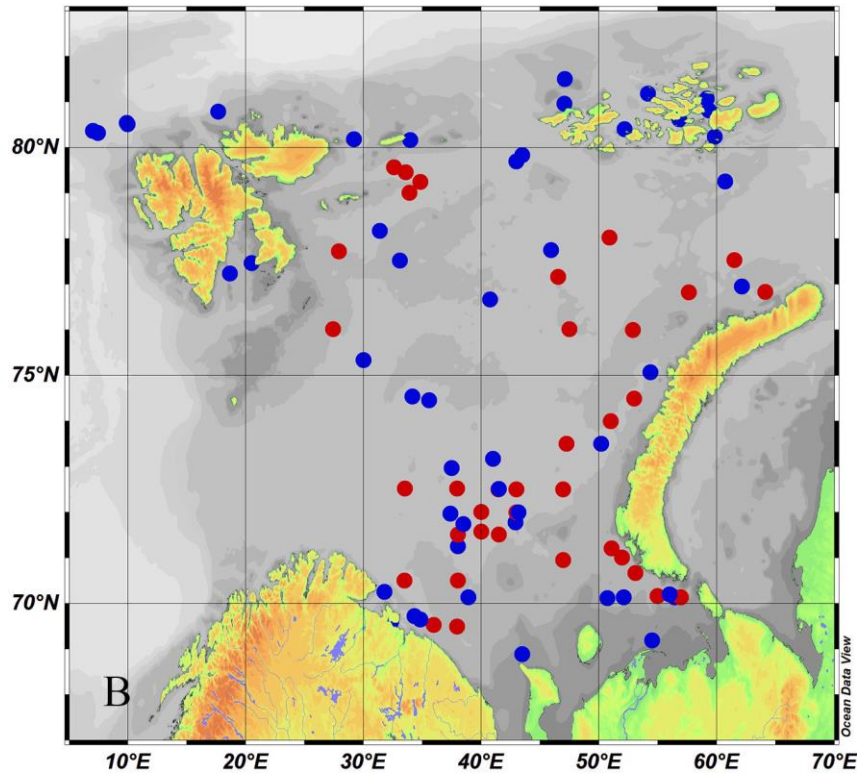
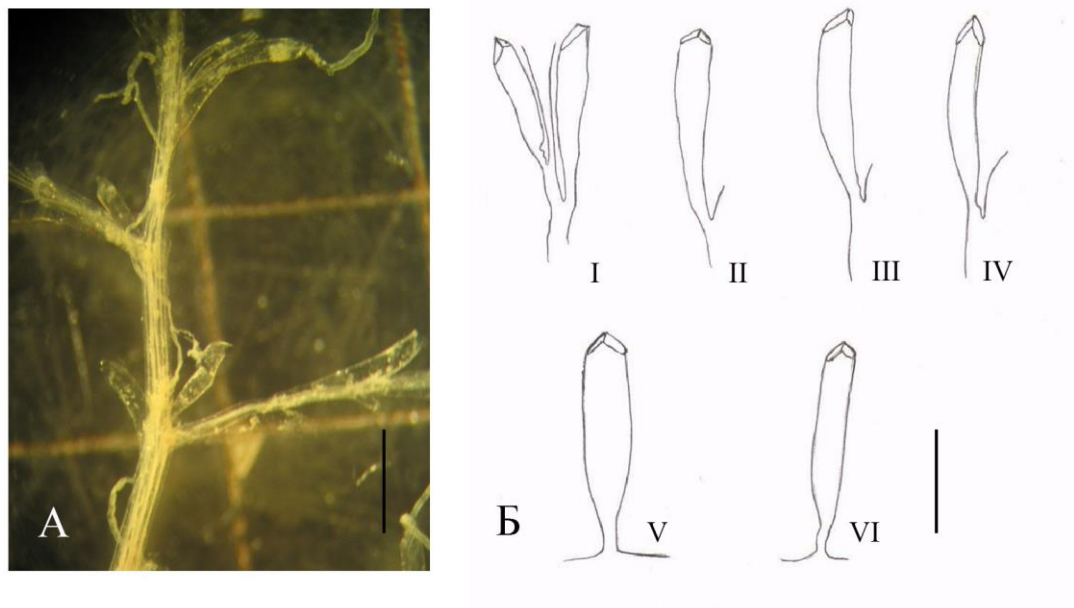


Рисунок 4.2.10. А - фрагмент колонии *Ptychogena crocea* Kramp & Damas, 1925; Б - ряд изменчивости форм гидротек у *P. crocea* (I – IV – варианты форм гидротек на вертикальных столонах; V – VI – варианты форм гидротек на горизонтальных столонах) (А – Б - размерная линейка 1 мм); В - распространение *P. crocea* в Баренцевом море (красные точки – соры автора, синие точки - по материалам коллекции ЗИН РАН).

Наши данные о морфологической изменчивости *P. crocea*, дополняют знания о существующих внутривидовых изменениях форм у разных видов гидроидных полипов (Broch, 1910; Cornelius, 1995; Schuchert, 2001).

**Внутривидовая изменчивость *Modeeria rotunda* (Q. Et G., 1827),
обнаруженная в Баренцевом море.**

Находки *Modeeria rotunda* (Рис. 4.2.11 А) в Баренцевом море не часты (Рис. 4.2.11 В). Она образует только стелющиеся колонии, которые наблюдаются на колониях других видов гидрополипов. Вид имеет субтропический бореально-арктический тип ареала обитания. Внутривидовая изменчивость проявляется в изменениях размеров гидротек и их ножек. (Рис. 4.2.11 Б) Мелкие формы гидротек на короткой ножке легко спутать с видом, упомянутым выше. В одной колонии могут присутствовать экземпляры, у которых длины ножек гидротек различаются. Зарегистрированные нами вариации размеров гидротек следующие: высота гидротеки (от диафрагмы до устья) – 0,9 - 2,1 мм; ширина (в средней части гидротеки) – 0,25 - 0,44 мм; длина ножки – 0,5 - 2,4 мм (4 – у ножки с изломом). Единственный гидрант, имевший длину ножки, превышающую длину гидротеки в два раза, имел перемычку (небольшой излом) посередине ножки, что может быть результатом ее надстройки после потери предыдущей гидротеки. Это согласуется с тем, что гидротеки с короткими ножками всегда имеют небольшие размеры. Последнее замечание касается материала, проанализированного автором из прилежащих к Баренцеву морю акваторий. Все местообитания обнаруженных в Баренцевом море экземпляров располагались сравнительно близко друг к другу (Рис. 4.2.11 В).

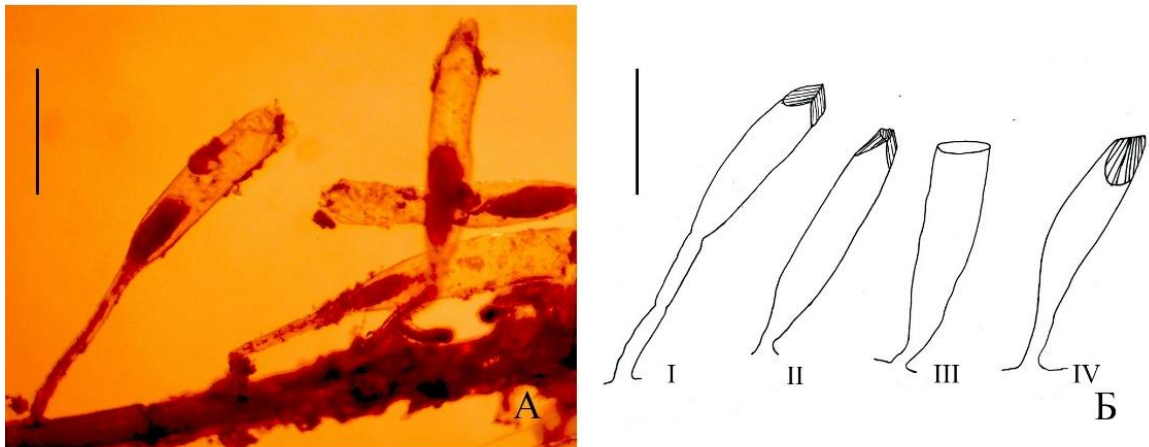


Рисунок 4.2.11. *Modeeria rotunda* (Q. Et G., 1827): А - фрагмент колонии (материал 2015 г.); Б- ряд изменчивости форм гидротек для Баренцева моря (I, II и IV – гидротеки, III – гонотека (А – Б - размерная линейка 1 мм); В - места обнаружения гидрополипа в Баренцевом море.

**Внутривидовая изменчивость *Campanularia volubilis* (L., 1758),
обнаруженная в Баренцевом море**

Этот вид (Рис. 4.2.12 А-В) хорошо известен для Мирового океана, поэтому в работе не приводится подробного видового диагноза, а будет затронута только внутривидовая изменчивость, встреченная в материале, собранном автором. *C. volubilis* часто встречается в сборах из района архипелага Шпицберген и из южных частей Баренцева моря (Рис. 4.2.12 Г). Он образует стелющиеся колонии (Рис. 4.2.12 А) на покровах Ascidiacea, колониях Bryozoa, камнях и других видах Hydrozoa. Имеет субтропический бореально-арктический ареал обитания. Формы и размеры *C. volubilis* мало подвержены изменениям в пределах Баренцева моря и затрагивают в основном длину самой ножки гидротеки, длину гладкого участка на ножке гидротеки, степень выраженности зубцов и форму гидротеки (Рис. 4.2.12В).

Зарегистрированные нами вариации размеров гидротек следующие: высота гидротеки (от диафрагмы до устья) – 0,9-2,1 мм; d устья – 0,30-0,40 мм; длина ножки – 1-3 мм.

**Внутривидовая изменчивость *Campanularia groenlandica* Levinsen, 1893,
обнаруженная в Баренцевом море.**

Этот высокобореально-арктический циркумполярный вид (Рис. 4.2.13 А, Б) образует стелющиеся колонии, которые обрастают колонии других видов гидрополипов, раковины *Bivalvia*, асцидий и колонии Bryozoa. Как и для *C. volubilis*, для *Campanularia groenlandica* мы сообщаем только комментарии к внутривидовой изменчивости, наблюдаемой нами в пределах акватории Баренцева моря раковины *Bivalvia*, асцидий и колонии Bryozoa. Наблюдение внутривидовой изменчивости этого вида в пределах акватории Баренцевоморья позволяет выявить формы, которые не всегда с первого взгляда можно отнести к данному виду. Изменения зарегистрированы для длины ножки гидротеки, размера гидротеки и степени ее исчерченности (Рис. 4.2.13 Б). Ребра у гидротек могут быть хорошо выражены на всем протяжении стенки от устья и почти до самой диафрагмы, но самый низ

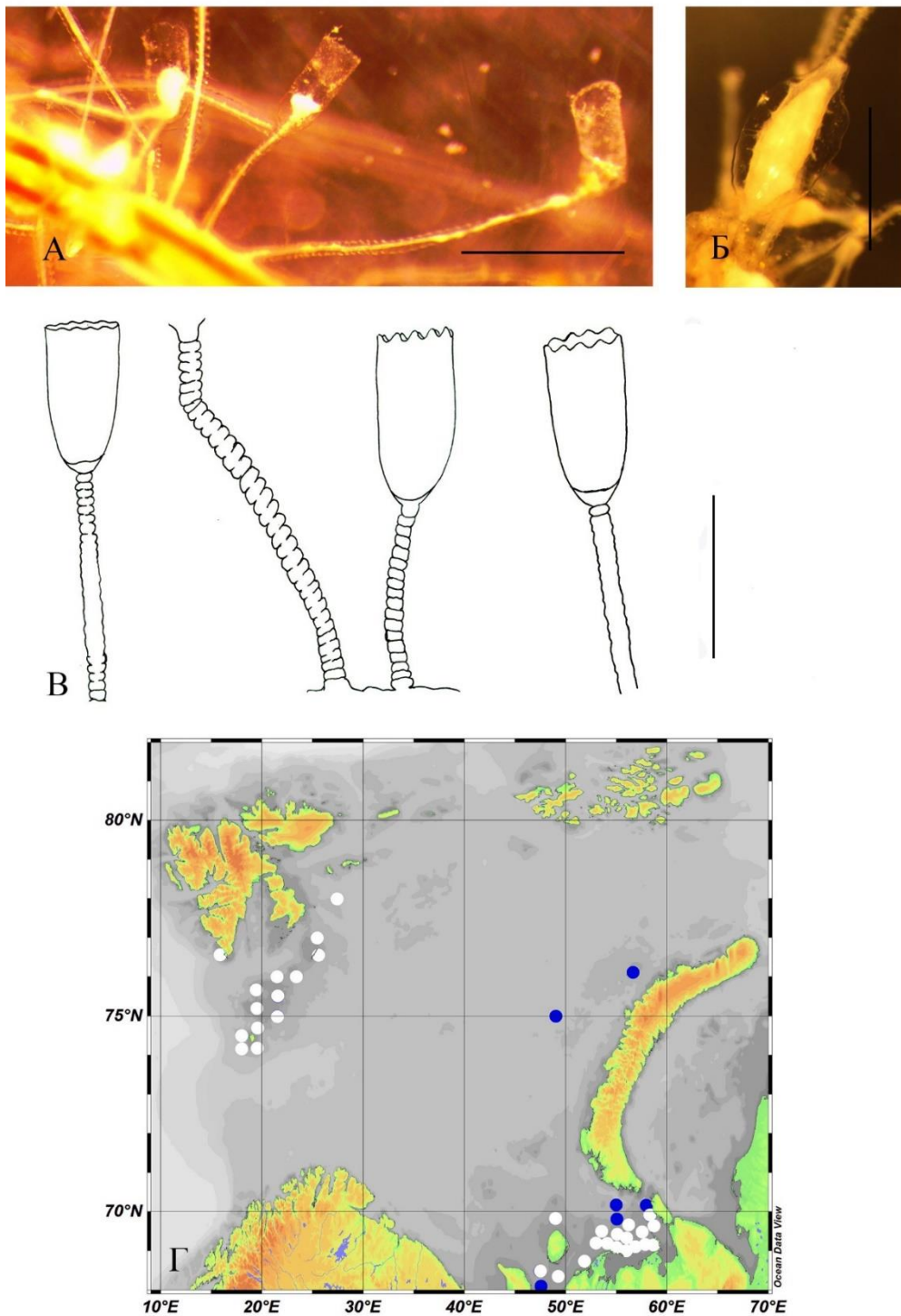


Рисунок 4.2.12. *Campanularia volubilis* (L., 1758): А – фрагмент колонии; Б – гонотека (размерная линейка 1 мм); В - ряд изменчивости форм гидротек (размерная линейка 0,5 мм); Г - Распространение *C. volubilis* в Баренцевом море (белые точки – сборы дночерпателем, синие точки, траловые сборы).

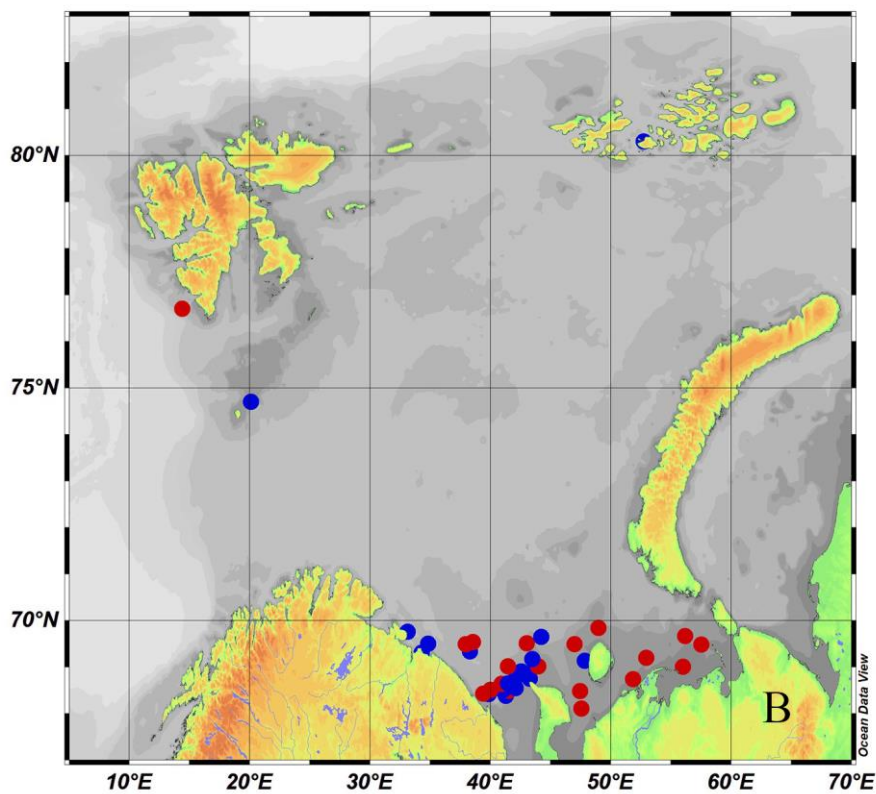
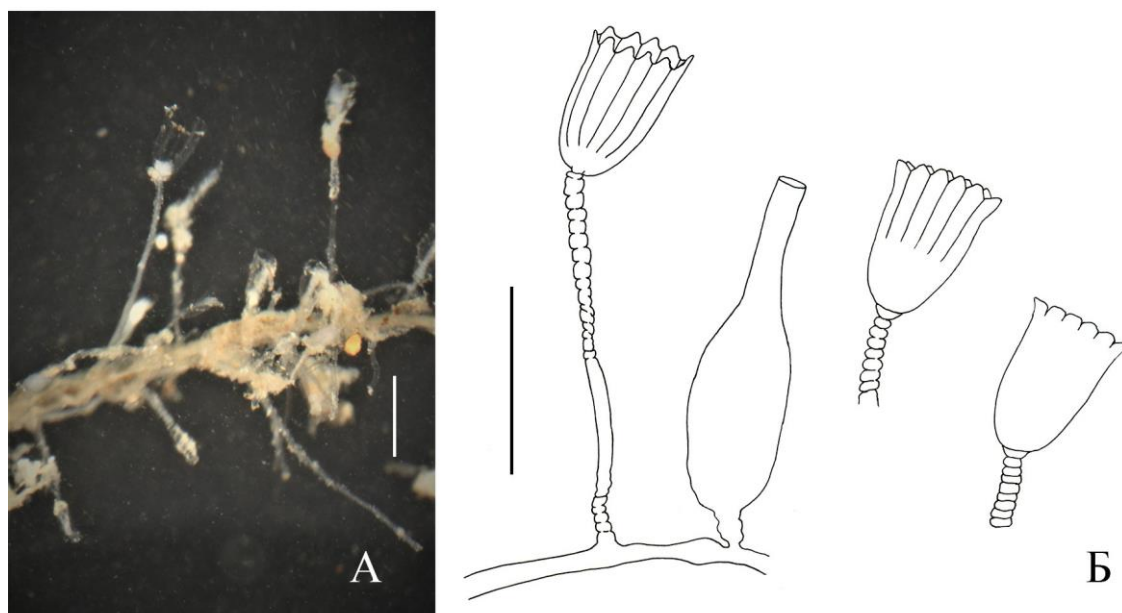


Рисунок 4.2.13. *Campanularia groenlandica* Levinsen, 1893: А - фрагмент колонии; Б – гонотека и три различных формы гидротеки (А – Б - размерная линейка 1 мм); В - распространение Баренцевом море (красные точки – сборы автора, синие точки – материал коллекции ЗИН РАН).

гидротеки остается гладким. Иногда они заканчиваются на середине длины стенки, а иногда даже на разных ее уровнях. Зарегистрированные нами вариации размеров следующие: высота гидротеки (от диафрагмы до устья) – 0,6-1,2 мм; диаметр устья – 0,45-0,8 мм; длина ножки – 3-8 мм, толщина ножки – 0,08-0,14 мм.

В Баренцевом море *Campanularia groenlandica* наиболее часто встречается в юго-западной части акватории, где формирует все указанные формы гидротек, а на северо-западе акватории отмечена лишь одна форма с глубоко исчерченной ребрами гидротекой.

Внутривидовая изменчивость *Sertularella gigantea* Mereschkowsky, 1878, обнаруженная в Баренцевом море.

В настоящей работе *Sertularella gigantea* Mereschkowsky, 1878 (Рис. 4.2.14 А - Г) и *Sertularella polyzonias* (Linnaeus, 1758) признаются отдельными видами, и в этом вопросе мы согласны с мнением А. Е. Анцулевича (2015), рассматривающим самостоятельность этих двух видов. Последнее сведение этих двух видов воедино на основании материалов из Гренландии (Schuchert, 2001) не может быть принято. Автор диссертации лично выполнял сборы в акваториях, прилегающих к южной и юго-западной Гренландии, коллекции из районов восточной Гренландии был предоставлен ему коллегами. Во всех этих материалах массово присутствовала *Sertularella gigantea*, но были найдены и экземпляры *Sertularella polyzonias*. Внутривидовая изменчивость обоих видов не перекрывается в размерах и формах гидротек и колоний. Локализация находок обоих видов по-видимому обуславливалась гидрологическими условиями, благоприятными для каждого из них. *Sertularella polyzonias*, имеющая тропический широкобореальный ареал, вероятно, предпочитает более теплые воды, чем *Sertularella gigantea*, которая обнаруживается в местах со смешанными водными массами Атлантики и холодных течений (Лабрадорского и Восточно-Гренландского). В данном исследовании рассматривается изменчивость *Sertularella gigantea*, выявленная в Баренцевом море (Рис. 4.2.14 В, Г). Изменчивость *Sertularella polyzonias* не рассматривается, так как

находки последнего в водоеме редки, и все они представлены одной единственной формой, соответствующей диагнозу вида.

Sertularella gigantea имеет высокобореально-арктический циркумполярный тип ареала. В Баренцевом море этот вид встречается на юге, юго-западе, около Шпицбергена, и у ЗФИ (Рис. 4.2.14 Д). Изменения проявляются как в размере и форме гидротек, так и гонотек. С южной и юго-восточной сторон архипелага Шпицберген и те, и другие имеют более массивные и морщинистые формы, чем в южной и юго-восточной частях Баренцева моря. Существуют колонии, на которых развиваются ветви с гладкими и с морщинистыми гидротеками, а также с гидротеками, имеющими сужение ближе к устью, – формой, которая похожа на форму гидротек *Sertularella polyzonias*. Около архипелага Шпицберген такие колонии были обнаружены в 2010 и 2015 гг. У колоний с ярко выраженной морщинистостью гидротек, гонотеки также морщинистые (Рис. 4.2.14 Г).

Зарегистрированные нами вариации размеров гидротек и гонотек: длина отстоящей стороны гидротеки – 1,2-1,5 мм; длина сросшейся части – 1,0-1,2 мм; ширина дна в профиль – 0,22-0,3 мм; диаметр устья – 0,5-0,6 мм, высота гонотеки – 1,8-2,1 мм, наибольшая ширина – 1,3 мм.

Внутривидовая изменчивость *Symplectoscyphus tricuspidatus* (Alder, 1856), обнаруженная в Баренцевом море.

Symplectoscyphus tricuspidatus (Рис.4.2.15 А - В) способен формировать в мелководных районах Баренцева моря довольно большие поселения, обрастая камни, представителей Ascidiacea, Porifera, карапаксы крабов, Bryozoa и поселения других гидрополипов (личные наблюдения автора). Изменчивость этого вида столь велика, что на севере Новой Земли и в районе архипелага Шпицберген выделяют отдельную форму *Symplectoscyphus tricuspidatus acuminatus* (Voronkov et al., 2010) и, даже, самостоятельный вид *Symplectoscyphus acuminatus* Kirchenpraue, 1884 (Степаньянц, Журавлева, 2012). В настоящее время, однако, представляется, что *Symplectoscyphus acuminatus* не является отдельным видом,

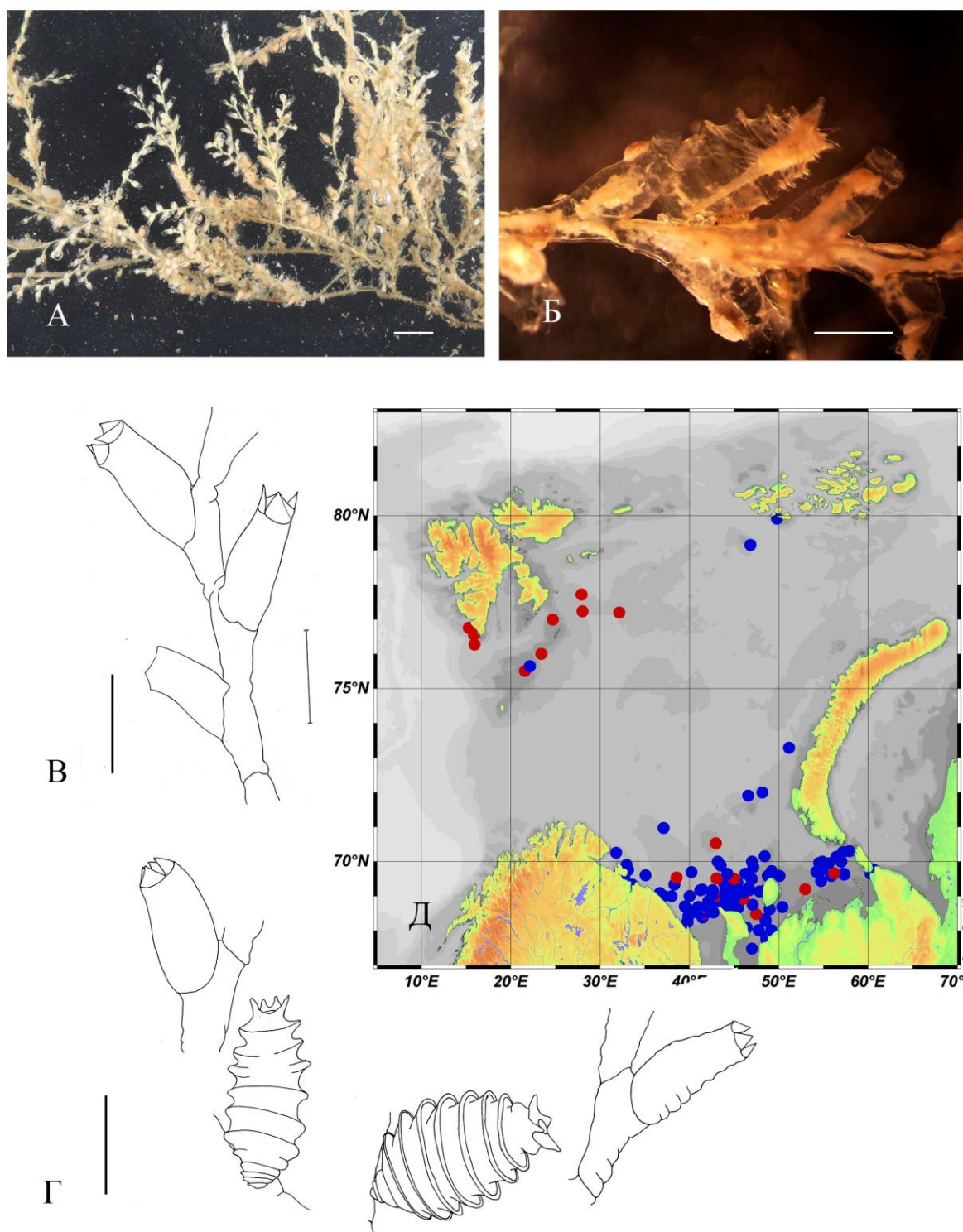


Рисунок 4.2.14. *Sertularella gigantea* Mereschkowsky, 1878: А – общий вид фрагмента большой колонии (размерная линейка 4 мм); Б – участок ветви с гонтекой; В – Г – различные формы гидротекк и гонотек (Б –Г - размерная линейка 1 мм); Д - распространение в Баренцевом море (красные точки – сборы автора, синие точки – материалы коллекции ЗИН РАН).

так как существуют колонии, у которых есть признаки и одной и другой формы гидротек и стволов (Рис.4.2.15 В). Наибольшее разнообразие деформаций наблюдается в северо-западной части акватории, в районе архипелага Шпицберген. *Symplectoscyphus tricuspидatus* широко распространен на исследуемой акватории, но больше всего находок приходится на южную и юго-восточную части моря, ЗФИ и район архипелага Шпицберген (Рис. 4.2.15 Г) Этот вид имеет широкобореально-арктический циркумполярный ареал обитания.

Признаки изменчивости наблюдаются во всех частях колонии: длина и форма междуузлия колоний, форма гидротеки и гонотеки. Зарегистрированные нами вариации размеров следующие: длина отстоящей стороны гидротеки – 0,37–0,4 мм; длина сросшейся части – 0,42–0,44 мм; длина свободной части – 0,06–0,08 мм; ширина дна в профиль – 0,1 мм, высота гонотеки – 1,6–1,7 мм, наибольшая ширина гонотеки – 0,35–0,48 мм, диаметр устья около 0,2 мм длина рогообразных выростов – 0,1–1,7 мм.

**Внутривидовая изменчивость *Sertularia plumosa* (Clark, 1876),
обнаруженная в Баренцевом море.**

Внутривидовая изменчивость *Sertularia plumosa* (Рис. 4.2.16 А - Г) наиболее ярко проявляется в формах гонотек, а точнее – их шиповидных выростов, «рогов». В сборах из юго-западной части Баренцева моря (Печорского моря) выросты гонотек короче, чем в сборах западной части акватории. Зарегистрированные нами вариации размеров следующие: длина отстоящей стороны гидротеки – 0,37–0,4 мм; длина сросшейся части – 0,42–0,44 мм; длина свободной части – 0,06–0,08 мм; ширина дна в профиль – 0,1 мм, высота гонотеки – 1,6–1,7 мм, наибольшая ширина гонотеки – 0,35–0,48 мм, диаметр устья около 0,2 мм длина рогообразных выростов – 0,1–1,7 мм.

Этот высокобореально-арктический циркумполярный вид в наших сборах не многочислен (Рис.4.2.16 Д).

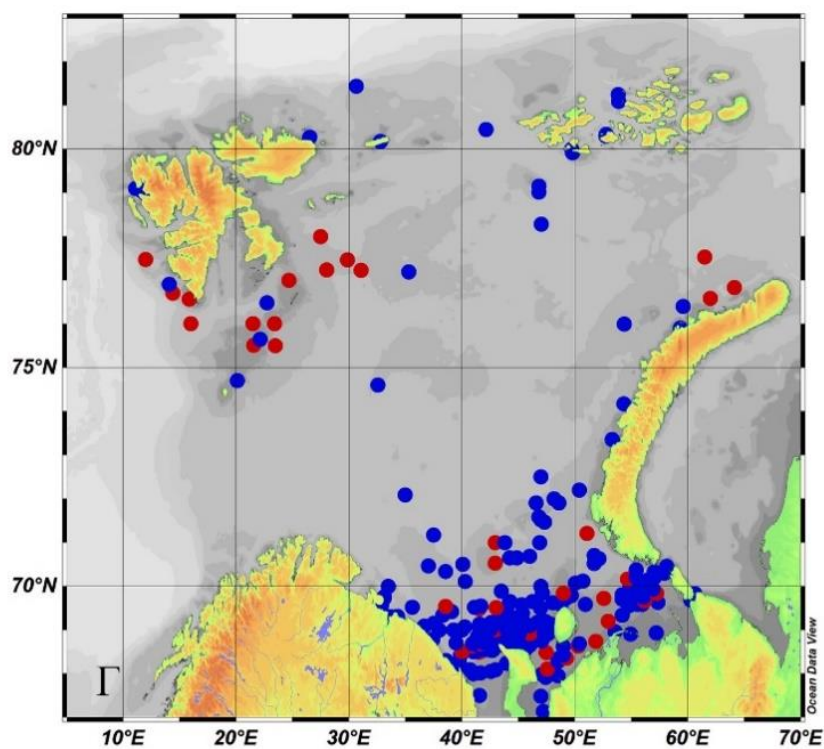
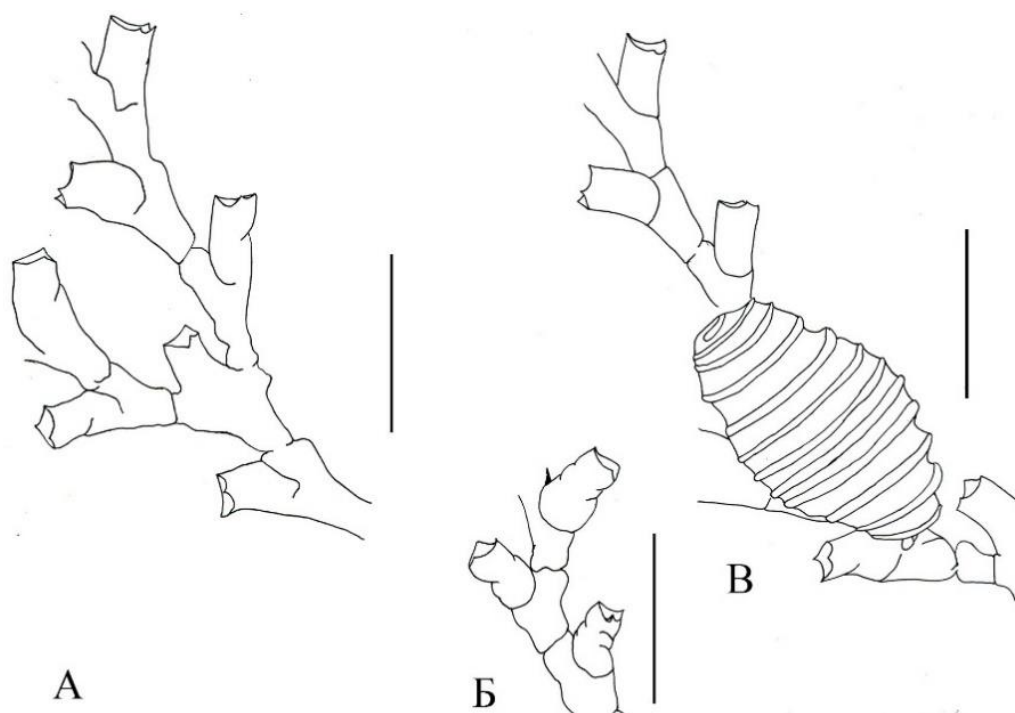


Рисунок 4.2.15. *Symplectoscyphus tricuspидatus* (Alder, 1856): А – В – фрагменты колоний с различными формами гидротек и гонотекой (В) (размерная линейка 1 мм); Г - распространение в Баренцевом море (красные точки – сборы автора, синие точки – материалы коллекции ЗИН РАН).

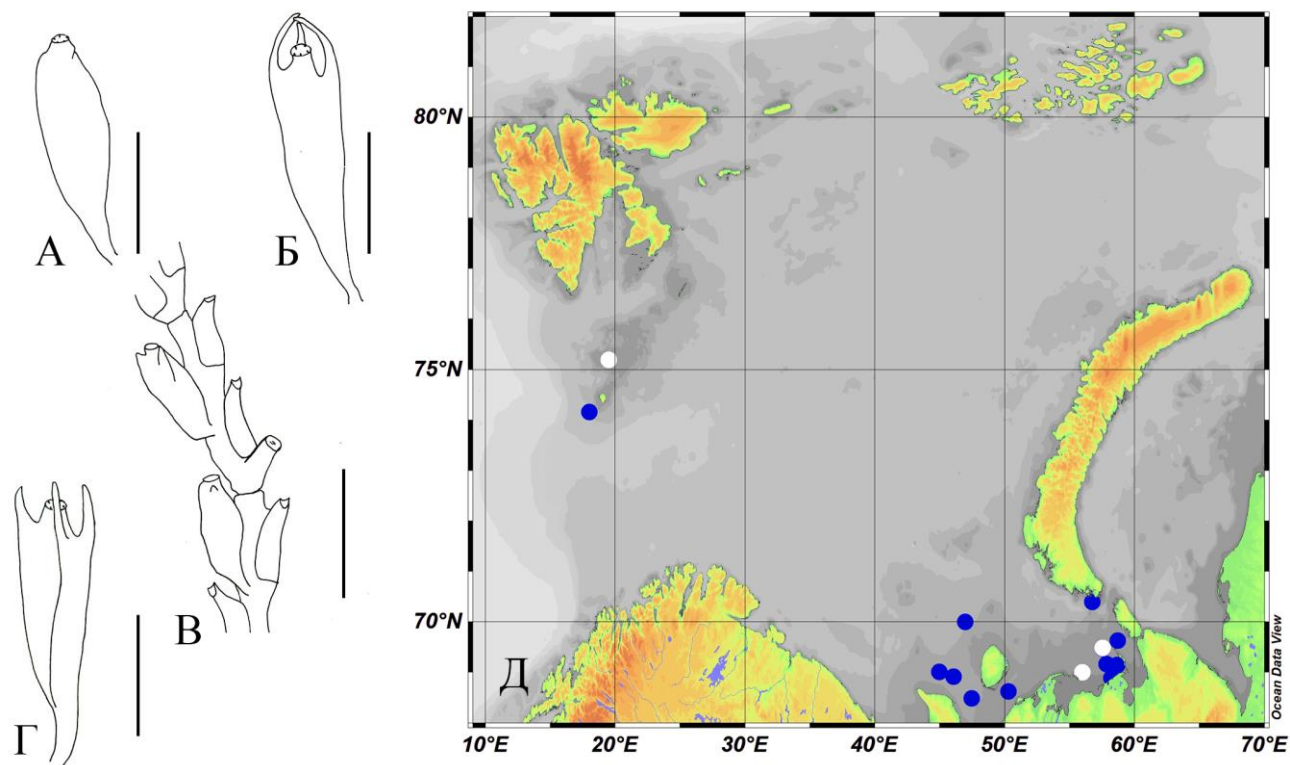


Рисунок 4.2.16. *Sertularia plumosa* (Clark, 1876): А, Б, Г – разные формы гонотек (размерная линейка 0,5 мм); В – фрагмент колонии с гонотекой (размерная линейка 1 мм); Д - распространение в Баренцевом море. (синие точки – сборы с помощью дночерпателя, белые точки – траловые уловы).

Внутривидовая изменчивость *Abietinaria pulchra* (Nutting, 1904), обнаруженная в Баренцевом море

Ещё один вид из семейства Sertulariidae, внутривидовая изменчивость которого наиболее ярко проявляется в формах и размерах гонотек. Гидротеки *Abietinaria pulchra* (Рис. 4.2.17 А, Б) тоже подвержены изменениям, но их размеры и форма менее выразительны, нежели у гонотек.

Зарегистрированные нами вариации размеров следующие: длина отстоящей стороны гидротеки – 0,49–0,56 мм; длина сросшейся части – 0,42–0,44 мм; длина свободной части – 0,06–0,12 мм; ширина дна в профиль – 0,1–0,12 мм, высота гонотеки – 1,2–1,5 мм, наибольшая ширина гонотеки – 0,35–0,48 мм, диаметр устья около 0,17–0,27 мм длина рогообразных выростов – 0,1–1,7 мм.

A. pulchra высокобореально-арктический циркумполярный вид, встречающийся преимущественно в южной части Баренцева моря. (Рис.4.2.17 В).

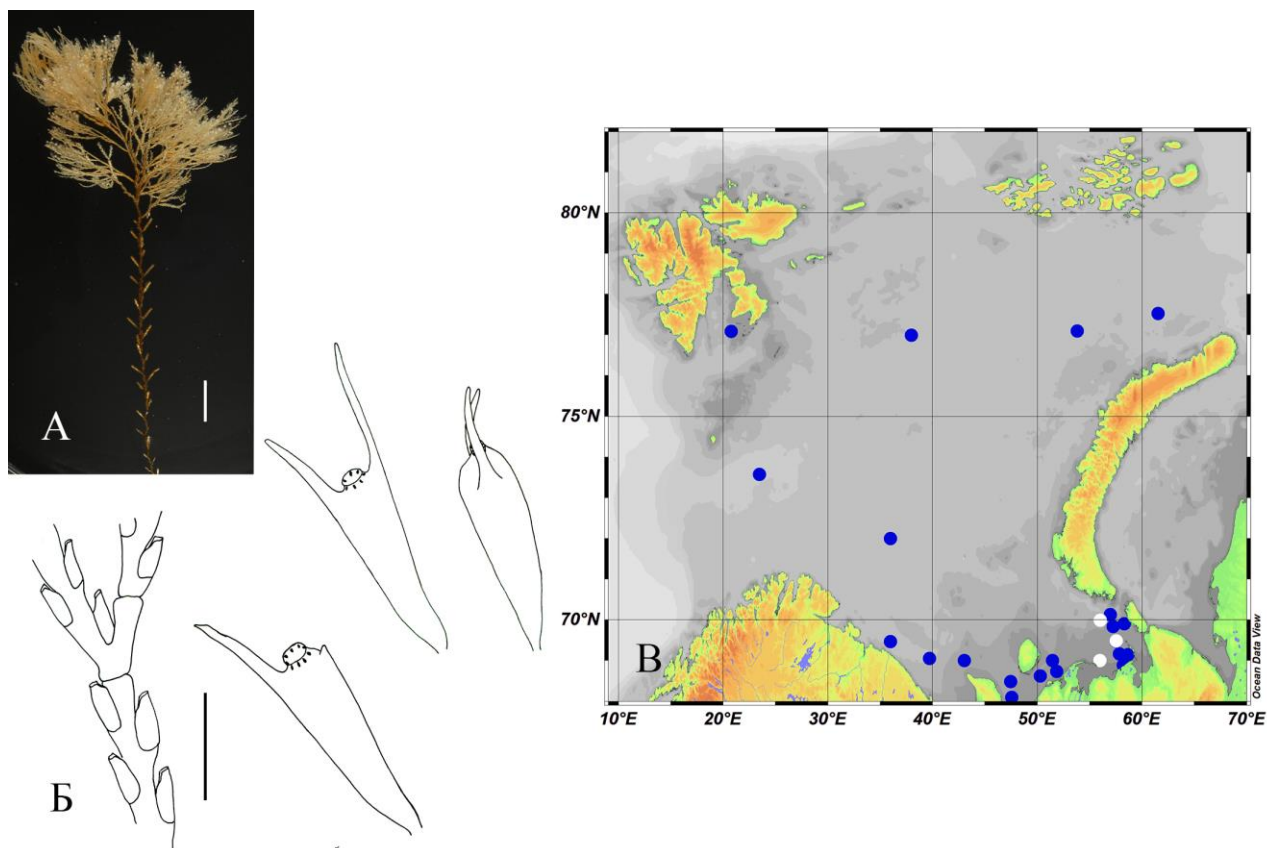


Рисунок 4.2.17. *Abietinaria pulchra* (Nutting, 1904): А – общий вид колонии (размерная линейка 10 мм); Б – фрагмент ветви первого порядка (место ответвления ветви второго порядка) и гонотеки с различными формами и размерами роговых выростов (размерная линейка 1 мм); В - распространение в Баренцевом море (синие точки – сборы с помощью дночерпателя Ван Вина, белые точки – траловые уловы).

Новые сведения, приведенные выше, являются результатом многолетних наблюдений во время сбора материала и последующей работы с ним. Состояние найденных экземпляров, оценивающееся по таким признакам, как наличие заполненной кормящимися полипами колонии среди представителей *Leptothecata*, формирование гонозооидов, форма и размеры колоний, может показать отвечают ли условия окружающей среды потребностям обнаруженных видов для их роста и размножения на момент сбора материала. Все редкие виды, о которых шла речь в

настоящей главе были в состоянии активного развития на момент сбора, что говорит о том, что в случае расширения их ареала обитания, они либо хорошо адаптировались к новым условиям обитания, либо эти условия отвечают необходимым потребностям рассматриваемых видов.

Повторный сбор материала с одних и тех же станций на протяжении нескольких лет позволил выявить виды, которые можно в будущем использовать в качестве индикаторов изменения температурных показателей водных масс в местах обнаружений этих видов. К ним можно отнести *Sertularella gigantea*, *Symplectoscyphus tricuspидatus* и, возможно, *Sertularia plumosa*. Представляется, что в будущем удастся выявить более конкретные проявления морфологических признаков в различных условиях среды у этих видов, и это позволило бы, при условии даже схематичного моделирования скорости и направления роста найденных колоний, давать реалистичные заключения о продолжительности и трендах температурных изменений в придонном слое воды.

Результаты экспериментальных работ по изучению механизмов и скорости роста гидрополипов в зависимости от условий обитания (Бурыкин, 1979; Марфенин, Бурыкин, 1979; Марфенин, 1984, 1993), а также результаты (Марфенин, 1980) давно уже опубликованы в литературе, но эти вопросы изучены преимущественно в отношении других видов гидрополипов. На настоящий момент имеющиеся в нашем распоряжении данные могут быть использованы для выявления участков Баренцева моря, где происходят кратковременные, но значительные температурные колебания, возможно сезонного характера. Предположительно, температурные флуктуации гидрологического режима и связанные с ними изменения в питании у некоторых видов могут вызывать отклонения в формировании наружного скелета. Поэтому крупные колонии со смешанными признаками форм преимущественно встречаются в областях, где периодически в многолетнем плане происходит ослабление или усиление притока теплых атлантических вод, и где сезонные изменения оказывают большое влияние на условия 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 из 22, названных в вышеуказанном источнике. Такое большое разнообразие типов ареала является ещё одним подтверждением уникальности акватории, выбранной в качестве исследовательского полигона. Происхождение видов, представленных в Баренцевом море различно. Встречаются виды, предположительно атлантической и тихоокеанской природы, тепловодные и холодноводные. Для удобства восприятия типы ареалов были объединены в группы. Состав этих групп и их условные обозначения представлены в приложении (Табл. 3)

На основании литературных данных, имеющихся в фондовой коллекции ЗИН РАН материалов и наших сборов, построена диаграмма биогеографической структуры для всей известной фауны Hydrozoa Баренцева моря. Для сравнения, такая же диаграмма построена только для гидрополипов, собранных автором (Рис. 5.1). Обе диаграммы демонстрируют почти идентичные картины. На обеих диаграммах видно, что на долю бореально-арктической фауны приходится большая часть выявленных для Баренцева моря видов, на втором месте – мультизональные виды, а затем – бореальные и арктические. В работе А. Е. Анцулевича (2015) приводится несколько отличающееся от наших данных соотношение видов по типам ареалов, а именно: бореально-арктические 47% от общей фауны Hydrozoa Баренцева моря, бореальные виды – 26%, мультизональные – 16%, а арктические 11%.

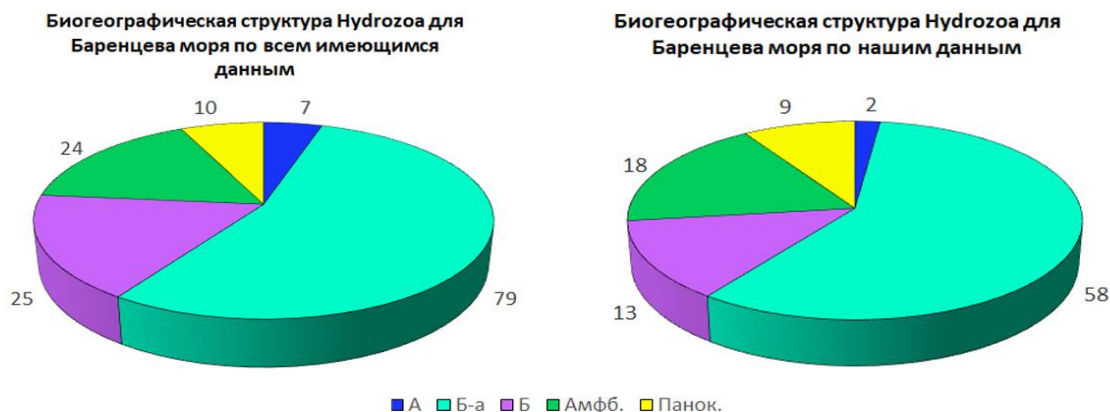


Рисунок 5.1. Биогеографическая структура фауны Hydrozoa Баренцева моря. (цифры – число видов; А – арктические виды, Б-а – бореально-арктические; Б – бореальные, Амфб. – амфибореальные, Панок. – панокеанические).

Такая структура автором была составлена по 133 видам. (Анцулевич, 2015). Из построенных нами диаграмм видно, что более 70 % фауны Hydrozoa в Баренцевом море приходится на бореальные и бореально-арктические виды, как атлантического, так и тихоокеанского происхождения. Весомую долю играют также и мультизональные группы видов, в то время как арктические и тропические виды представлены единичными находками. В целом, полученные в настоящем исследовании результаты анализа биогеографического состава фауны Hydrozoa Баренцева моря весьма схожи с обобщенными данными по водоему, представленными А.Е. Анцулевичем (Анцулевич, 2015), а имеющиеся расхождения могут быть обусловлены тем, что наши материалы не охватывают такие важные в плане биоразнообразия районы, как побережье Земли Франца Иосифа и прибрежные мелководья. Наблюдаемые различия в количестве видов в биогеографических группах для разных периодов исследований легко объясняются несовпадением мест и времени сбора материалов в различных экспедициях (Zhuravleva, 2019). Также отклонения в соотношении тепловодных и холодноводных элементов могут быть связаны с климатически обусловленными изменениями среды обитания. Рассмотрение данного вопроса требует особого внимания, поскольку может существенно помочь в выявлении видов-индикаторов, реагирующих на значимые гидрологические флуктуации в водоеме.

При изучении отклика биоты на эти процессы часто анализируют распределение видов донных беспозвоночных, относящихся либо к арктическим, либо к бореальным формам. Бореальные формы приурочены к теплым течениям атлантического происхождения, которые проникают в Баренцево море тремя потоками и в местах подъема дна, вокруг возвышенностей, формируют круговые циркуляции. Интенсивность потока воды в ветвях и циркуляциях меняется с течением времени (Кисляков, 1964), что сказывается на протяженности участков с выраженными температурными градиентами. Таким образом соотношение представителей разных типов ареалов является отражением гидрологического режима исследуемой акватории и, в случае с баренцевоморской акваторией, во многом говорит в пользу факта интенсивного влияния теплых водных масс на значительную часть большой морской экосистемы Баренцева моря. Как уже говорилось во второй главе, для исследуемой акватории характерны разнообразие и мозаичность водных масс (Денисенко, 2013; Ожигин, Трофимов, 2016; Ожигин и др., 2016), и, как следствие этого, здесь наблюдаются различия в составе фауны Hydrozoa между разными частями моря.

Результаты выполненной нами обработки сборов экспедиций 2003-2008 гг. выявили существенную неравномерность в распределении гидроидных полипов по акватории Баренцева моря, но достаточно регулярная сетка станций (Рис. 3.1) позволила сравнить между собой разные части исследуемой акватории и оценить влияние факторов среды на биоразнообразие и биомассу гидрополипов.

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 (Рис. 5.2). 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. Дендрограмма сходства видового состава районов по фактическим данным

(Рис. 5.3) практически полностью соответствует взаимоположению кривых накопленного количества видов (Рис. 5.2). Это означает, что на юго-западе, северо-западе и юго-востоке теоретически (асимптота уравнения Михаелиса-Ментена) может обитать примерно одинаковое количество видов гидрополипов (121-135), что не превышает суммарное число обнаруженных в разные годы в водоёме 145 видов. В северо-восточном районе, как наиболее холодноводном, может обитать на треть меньше видов.

Наклоны построенных кривых на их начальных участках указывают на то, что три из вышеназванных района, с максимальным видовым богатством, располагают наиболее разнообразными биотопами. И, действительно, в северо-восточном районе меньшие градиенты уклона дна, меньшие вариации глубин и придонной температуры. Этот же район характеризуется наиболее сортированными (т. е. наименее разнообразными) донными осадками.

Построенные карты распределения количества видов Hydrozoa в Баренцевом море по данным для разных орудий лова (трала Сигсби и дночерпателя ван-Вина) дают схожие картины (Рис. 5.4), на которых прослеживаются близкие пространственно-географические закономерности.

Наибольшее количество видов по данным дночерпательных и траловых сборов отмечено в западной части моря, на Шпицбергенско-Надеждинском мелководье, у архипелага Новая Земля и в юго-восточных районах – в Печорском море. Обе карты показывают, что 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 донные осадки (Денисенко, 2013), включающие грубообломочный материал – основной субстрат для прикрепления гидрополипов. Вместе с тем, карта, построенная по результатам дночерпательных сборов, наиболее дискретна и детализована, и именно поэтому весь дальнейший анализ был выполнен на материале, собранном дночерпателями.

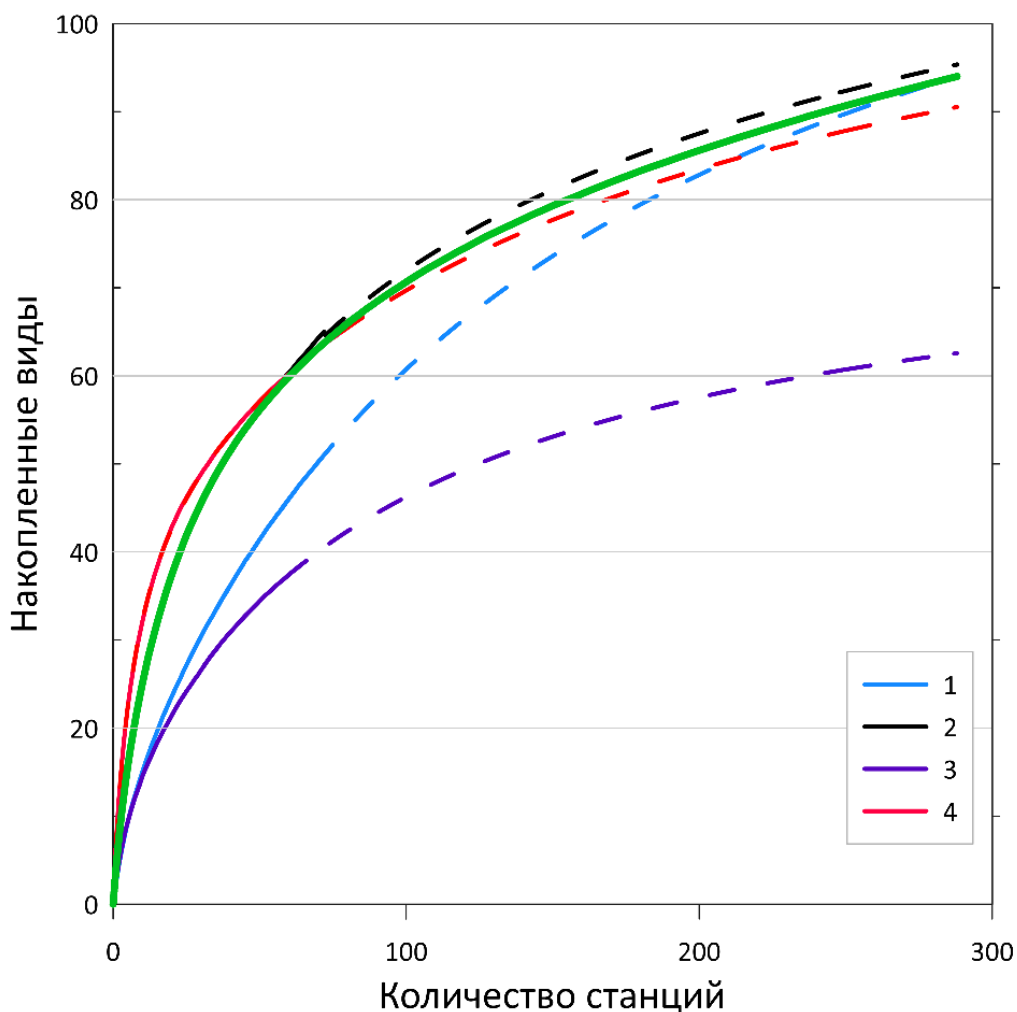


Рисунок 5.2 Кумулятивные кривые накопленного количества обнаруженных видов в зависимости от количества выполненных станций для разных районов моря (номера приведены на рис. 3.1 в разделе «Материалы и методы») (зеленая линия — кумулята для всего моря в целом, сплошные линии — реальные данные, продолжение пунктиром — экстраполяция уравнением Михаелиса-Ментена).

Локальные максимумы влажной биомассы гидроидов по визуальным оценкам в значительной степени совпадают с областями максимального альфа-разнообразия и распределением вероятностей межвидовых встреч по Симпсону (Рис. 5.5), но последнее представляет собой некую неправильную ячеистую

структуру, происхождение которой трудно объяснить каким-либо влиянием абиотических факторов. Более половины вариаций точечного альфа-разнообразия

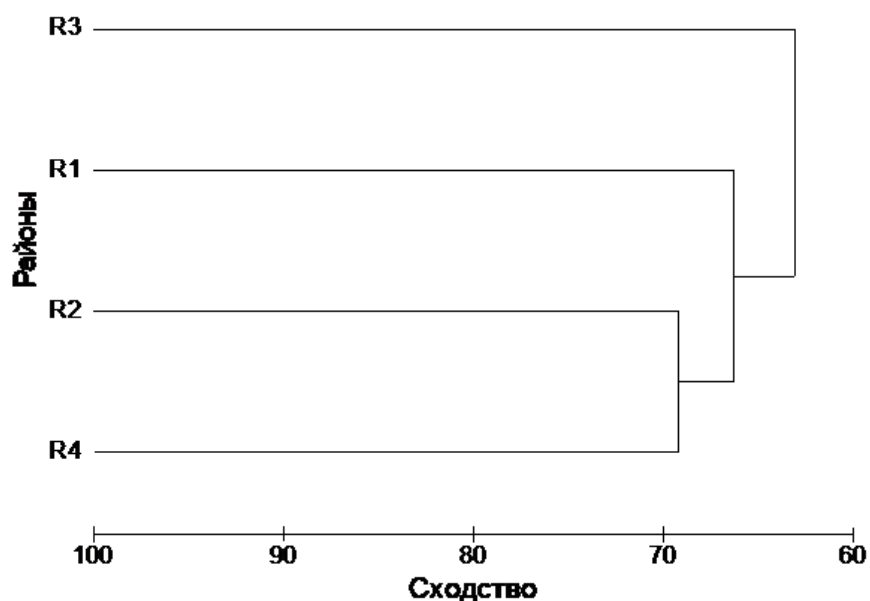


Рисунок 5.3. Дендрограмма сходства видового состава выделенных районов Баренцева моря.

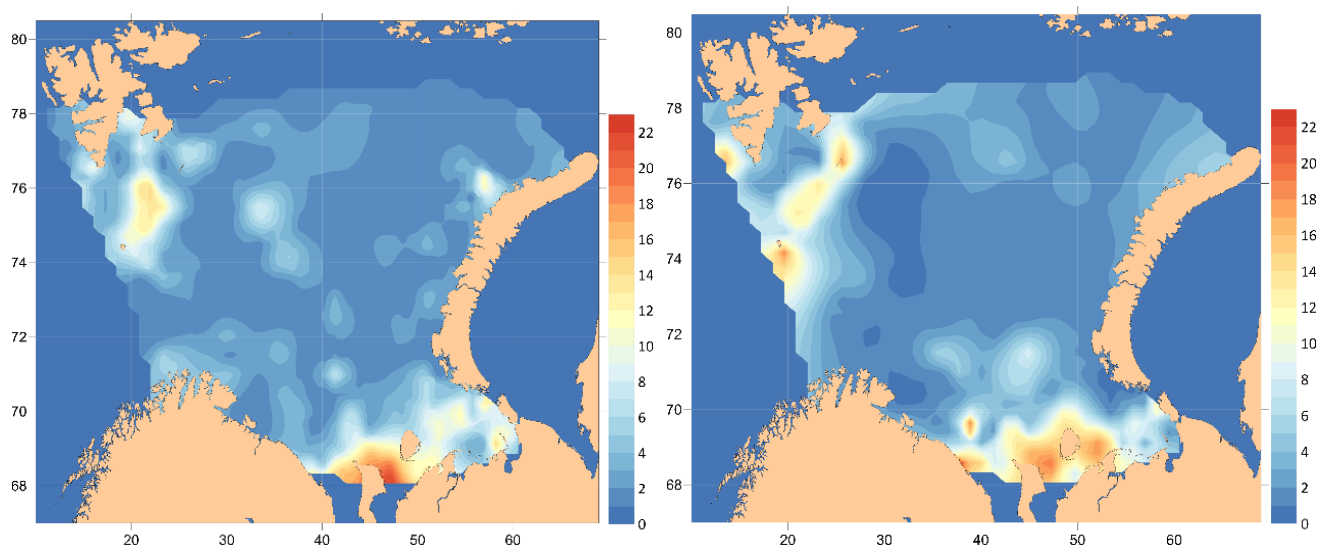


Рисунок 5.4. Распределение количества видов Hydrozoa в Баренцевом море по результатам экспедиций 2003-2008 гг. (слева – дночерпательные уловы, справа – траловые).

в Баренцевом море обуславливаются влиянием пяти факторов, три из которых оказывают положительное влияние, а два – отрицательное.

К положительным относятся степень заиленности донных осадков, придонная температура и содержание гравия в донных отложениях, а к отрицательными температура и содержание гравия в донных отложениях, а к отрицательными – глубина и градиент донного рельефа (Табл. 5.1).

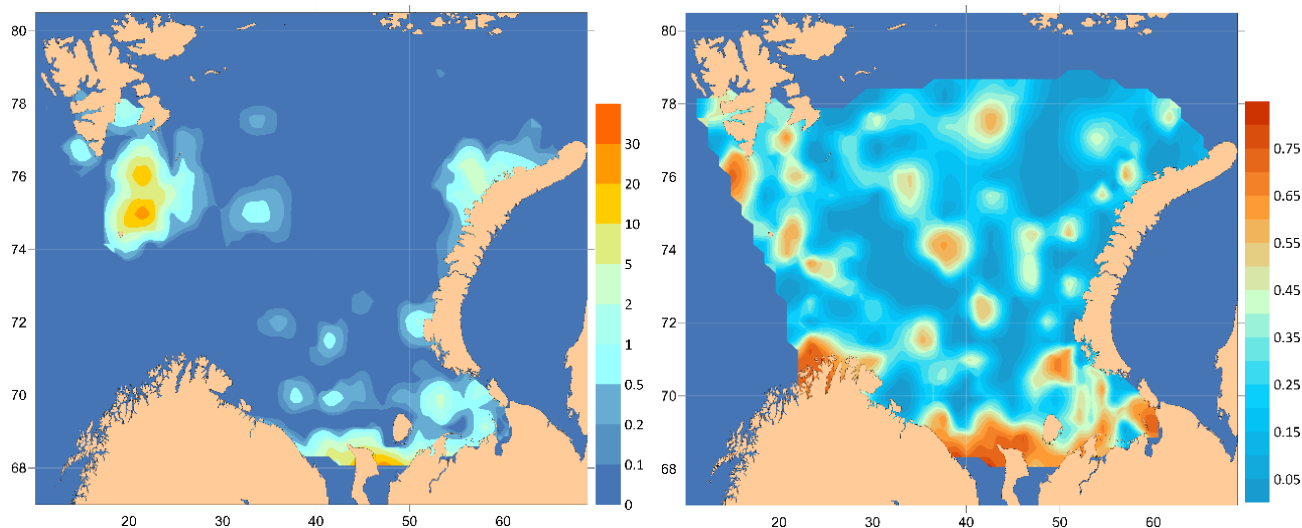


Рисунок 5.5. Распределение биомассы (г/м²) гидроидов (слева) и вероятности межвидовых встреч (справа).

Более высокие придонные температуры маркируют зоны с наибольшим внутригодовым размахом температурного режима, т.к. в зимнее время температура там опускается только до -1°C . Это обуславливает возможности одновременного существования в юго-западном, северо-западном и юго-восточном районах как относительно теплолюбивых, так и холодолюбивых форм, что в целом должно повышать общее видовое богатство.

Положительное влияние содержания гравия и крупнообломочного материала в донных осадках вполне естественно, поскольку подавляющая часть Hydrozoa нуждается в твердых субстратах для прикрепления колоний. Положительное влияние заиленности донных осадков может иметь более сложное объяснение. Заиленные осадки обычно располагаются в зонах замедленной гидродинамической активности, где происходит седиментация частиц всех размерностей (Романовский, 1977). Правда, песок, гравий и более крупные обломки попадают в

Таблица 5.1. Коэффициенты множественной «робастной» регрессии (adj R2 = 0.747) для зависимой переменной Ln(Sp).

Предикторы	Коэффициент регрессии b(i)	Стандартная ошибка sEb(i)	Стандартизиров. 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 = угол уклона • 100), T°K – среднемноголетняя придонная температура (градусы Кельвина), M – степень заиленности осадков (сумма перцентилей алеврита и пелита), Gr – содержание гравия в осадках (%).

него, как правило, с помощью ледового разноса, но изредка может наблюдаться и размыв мелкозернистых фракций, и обнажение крупнозернистых и обломочных структур (Гуревич, 2002). Поэтому совместное присутствие отдельных зерен гравия и крупных обломков в заиленных осадках наблюдается достаточно часто, особенно вблизи берегов. Почему же биоразнообразие гидроидов на заиленных осадках может быть высоким?

Весьма правдоподобной представляется следующая версия. Содержание органического вещества в донных осадках всегда пропорционально содержанию в них алевритовых и пелитовых фракций (Горшкова, 1957, 1975). Поверхностный слой осадков, как правило, накапливает в себе достаточно много свежей органики, оседающей из пелагиали в виде дождя трупов, фитодетрита и частично живых одноклеточных водорослей. Этой органикой питаются мелкие, способные к плаванию эпибентосные ракообразные (в основном – амфиподы и кумовые раки), которыми в свою очередь питаются гидроиды. По имеющимся наблюдениям полипы могут питаться и оседающими из поверхностных слоев воды

конгломератами одноклеточных водорослей, и фекальными пеллетами, продуцируемыми зоопланктонными ракообразными (Orejas et al., 2013). Таким образом, недостатка в разнообразии пищи в районах заиленных донных осадков гидроиды не должны испытывать. А поскольку даже близкородственные виды кишечнорастворимых реагируют лишь на определённые виды жертв, полипы разных видов, населяющих одни и те же местообитания, способны в таких условиях избегать пищевой конкуренции и формировать на дне таксоцены с относительно высоким биоразнообразием.

В то же время, районы с более интенсивной придонной гидродинамикой и отсутствием заиления не благоприятны для мелких рачков и личинок, обычно потребляемых полипами, а обильный в таких районах взвешенный в воде органический детрит не привлекателен в качестве пищи для многих Hydrozoa. Однако, именно благодаря обилию этой пищи, некоторые виды полипов (сестонофаги) могут создавать там достаточно большую биомассу (Зацепин, Риттих, 1968).

В целом, на величины биомассы достоверно влияет меньше факторов внешней среды, нежели на биоразнообразие (Табл. 5.2). 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. Однако никаких противоречий в этом нет. Заиленные донные осадки формируются, как правило, в глубоководных депрессиях, где вертикальный поток органического вещества, достигающий дна, всегда меньше, чем на мелководьях (Романкевич и др., 1982), и, в следствие этого, продуктивность и биомасса зообентоса там всегда меньше, нежели на мелководьях (Кузнецов, 1980).

Повышенное содержание гравия в осадках, как и в случае с биоразнообразием, обеспечивает колониям гидроидов большую площадь дна, покрытую субстратами, пригодными для прикрепления. На мелководьях в сочетании с обилием детрита и мелкого зоопланктона это создает благоприятные

Таблица 5.2. Коэффициенты множественной «робастной» регрессии (adj R2 = 0.690) для зависимой переменной Ln(Bms).

Предикторы	Коэффициент регрессии b(i)	Стандартная ошибка sEb(i)	Стандартизиров. коэффициент 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/м²), D – глубина (м), Gd – градиент донного рельефа (~ = угол уклона • 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 (%).

условия для формирования повышенных биомасс гидроидов, которые часто представлены там крупными формами.

Рассматривая факторы, влияющие на численность видов и показатели биомассы в различных частях моря необходимо учитывать и биогеографическую принадлежность этих видов и границы ареала, непосредственно в районе исследования. Результаты распределения групп видов на уровне типов ареалов в целом не противоречат результатам, представленным выше.

Зона равного соотношения количества бореальных и арктических видов, а также соотношения их биомасс, в Баренцевом море опускается от Шпицбергена широкой полосой до северного побережья Норвегии и выклинивается далее в Печорском море до пролива Югорский Шар (Рис. 5.6). Кроме того, слегка заметное выклинивание наблюдается на северо-востоке – южнее Земли Франца-Иосифа и в районе желоба Святой Анны, куда с севера могут заходить трансформированные

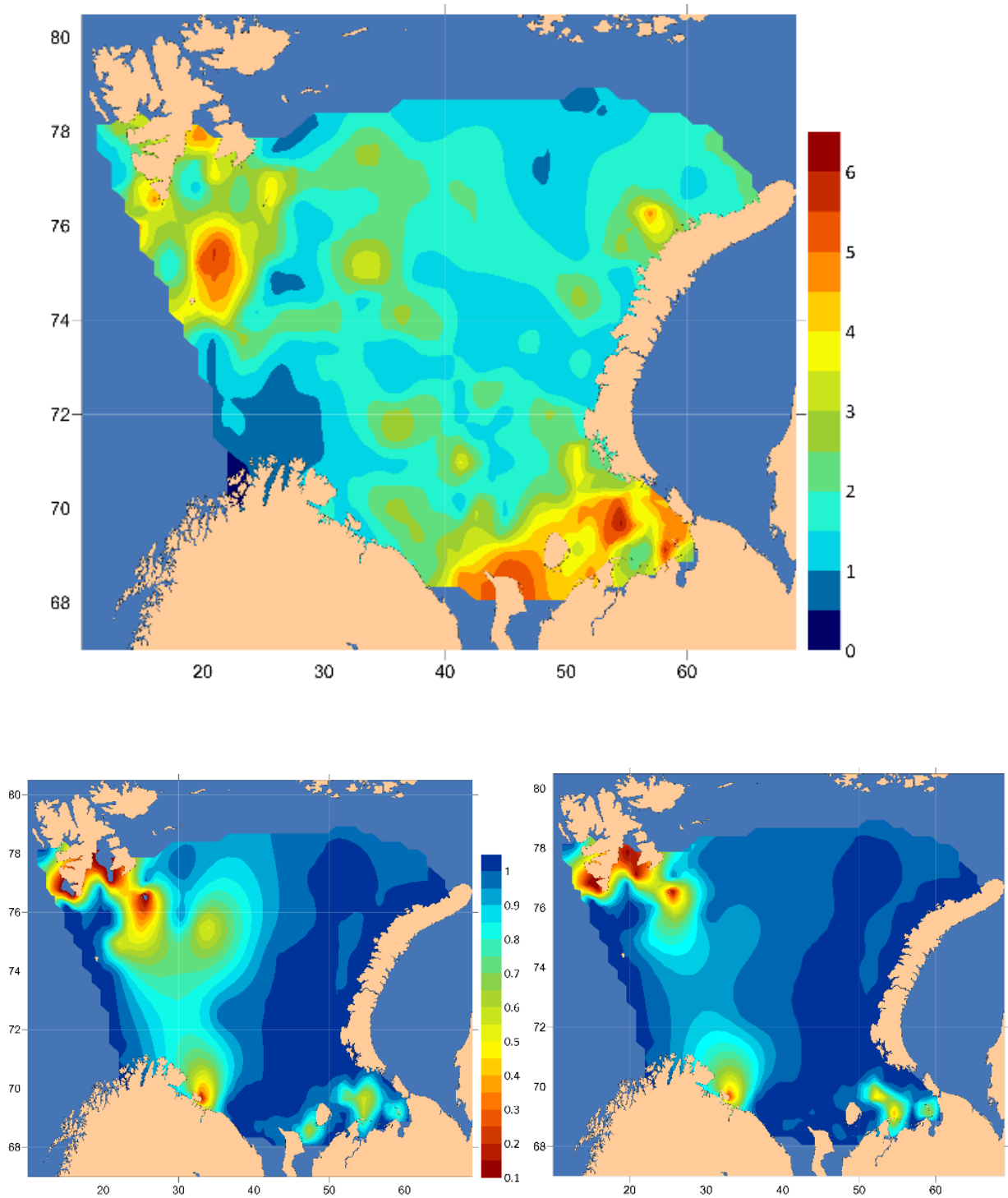


Рисунок 5.6. Биogeографическая структура фауны Hydrozoa в Баренцевом море: распределение количества бореально-арктических видов в водоеме (вверху); доля биомассы арктических видов в сумме биомасс арктических и бореальных (слева); доля арктических видов в сумме арктических и бореальных видов (справа).

атлантические воды, проникающие в полярный бассейн вдоль материкового склона севернее Шпицбергена.

В районах с локальными максимумами (Рис. 5.7) биомассы гидроидные полипы представлены в значительной степени бореально-арктическими видами, но, на этих участках рядом могут сосуществовать и тепловодные, и холодноводные виды.

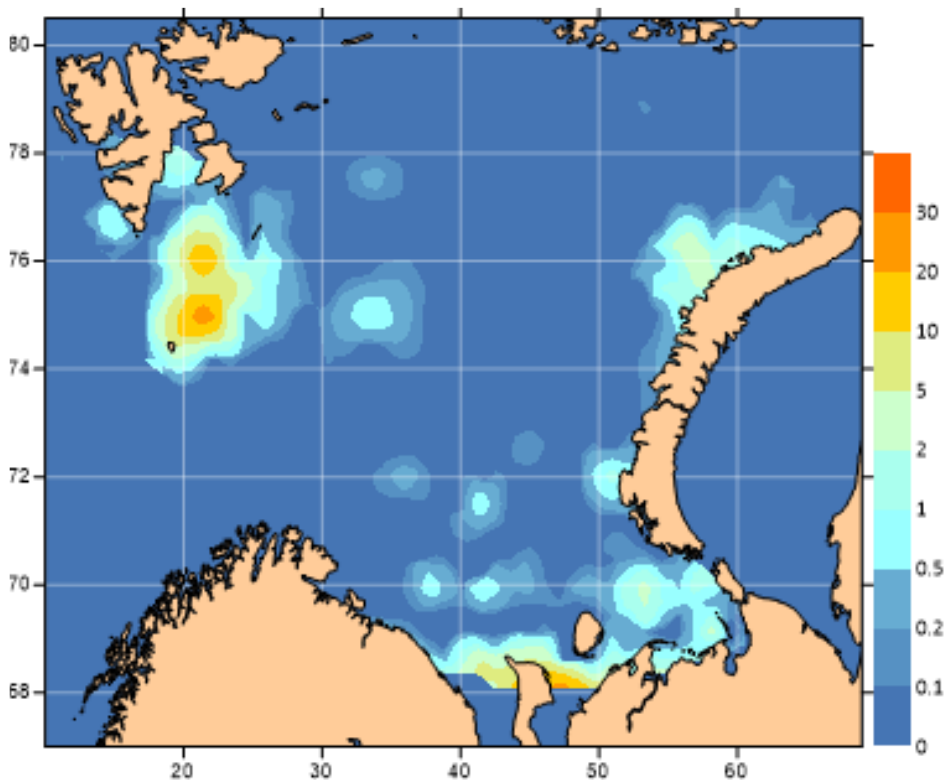


Рисунок 5.7. Положение локальных максимумов биомассы (г/м²) гидрополипов в Баренцевом море.

Анализ видовых списков гидрополипов, опубликованных в разные годы для исследований акватории, показывает, что несмотря на появление новых видов, большая часть фауны Hydrozoa в Баренцевом море остается неизменной, и в ее составе прослеживается стабильное преобладание бореально-арктических и бореальных элементов, заходящих в Арктику. Такое постоянство биогеографического состава, вероятно, указывает на относительно большой возраст местной фауны гидроидов, что не противоречит имеющимся утверждениям

о формировании фауны Баренцева моря в основном под непосредственным влиянием североатлантической биоты (Кафанов, Кудряшов, 2000).

Биогеографическая специфика фауны гидрополипов в водоеме 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 (Табл. 5.3). Оба коротких приведенных в таблице списка, наиболее обычных и фонообразующих видов гидроидов, перекрываются только на 55%, однако именно бореально-арктическая группа полипов наиболее приспособлена к температурным условиям Баренцева моря. Принадлежащие к ней виды наиболее часто встречаются и обладают наибольшим продукционным потенциалом, выражающимся в накопленной биомассе. В целом, биомасса гидрополипов, как правило, не превышает 2 г/м², и последнее указывает на то, что эта группа не является ключевым или доминирующим таксоном в водоеме (Рис. 5.7).

Таблица 5.3. Встречаемость и вклад наиболее массовых видов гидроидов в суммарную биомассу Hydrozoa в Баренцевом море.

Виды	Биогеограф. принадлежн.*	Доля станций (%) которых встречен	Доля (%) в суммарной биомассе (г/м ²)
<i>Lafoea dumosa</i>	b-a	37.2	5.5
<i>Obelia longissima</i>	s-a	30.2	3.8
<i>Lafoeina maxima</i>	b-a	26.0	22.9
<i>Ptychogena crocea</i>	b-a	18.8	0.6
<i>Symplectoscyphus tricuspидatus</i>	b-a	17.4	1.1
<i>Hydrallmania falcata</i>	b-a	12.8	10.6
<i>Sertularia albimaris</i>	b-a	11.1	0.8
<i>Abietinaria abietina</i>	b-a	6.6	15.9
<i>Thuiaria breitfussi</i>	amb	1.7	8,0
<i>Halécium muricatum</i>	b-a	4.5	7.7
<i>Gonothyraea loveni</i>	s-a	5.2	3.9

*b-a – бореально-арктический, amb – амфибореальный, s-a – субтропическо-арктический.

Вместе с тем, на отдельных локальных, обычно прибрежных, участках, такие виды как *Abietinaria abietina* (Linnaeus, 1758), *Halecium muricatum* (Ellis & Solander, 1786) и *Lafoeina maxima* Levinsen, 1893 образуют поселения биомассой в сотни граммов на квадратном метре (Денисенко, 1989).

ГЛАВА 6. ТАКСОЦЕНЫ, ВНУТРИГРУППОВЫЕ СИМБИОТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ И ВЗАИМООТНОШЕНИЯ С ДРУГИМИ ДОННЫМИ ОРГАНИЗМАМИ

6.1. Ценотические отношения

В разделе 5 настоящей рукописи было показано, что биомасса Hydrozoa на преобладающей части акватории Баренцева моря небольшая и составляет лишь несколько процентов от общей биомассы зообентоса. В целом это хорошо объясняется положением гидрополипов в пищевой пирамиде: они четко занимают 3-й или 4-й трофический уровни, биомасса которых на 2-3 порядка ниже, чем продуцентов и консументов 1-го порядка соответственно (Одум, 1986). Вместе с тем частая встречаемость гидрополипов в качественных и количественных пробах донных организмов может указывать на их некую незначительную, но все-таки фонообразующую роль в бентосных сообществах. Безусловно, их количественное развитие во всех случаях соответствует ширине экологической ниши, которую они способны освоить и отстоять в конкурентной борьбе с представителями других крупных таксонов беспозвоночных. Однако, небольшая ширина этой ниши и доля охватываемых ею ресурсов если и обуславливает какое-то количество устойчивых межвидовых ассоциаций Hydrozoa на характерных для них биотопах, то в пределах разумного разбиения на группы оно не может быть выявлено стандартными статистическими методами классификации или ординации (Рис. 6.1.1).

В связи с этим в пределах района исследований нами были выделены донные биотопы, внутренне более или менее однородные по своим физико-географическим условиям. Далее было сопоставлено сходство этих биотопов по своим абиотическим характеристикам и по населяющим их фаунам гидроидов с учетом количественной представленности последних в пробах. В качестве метода

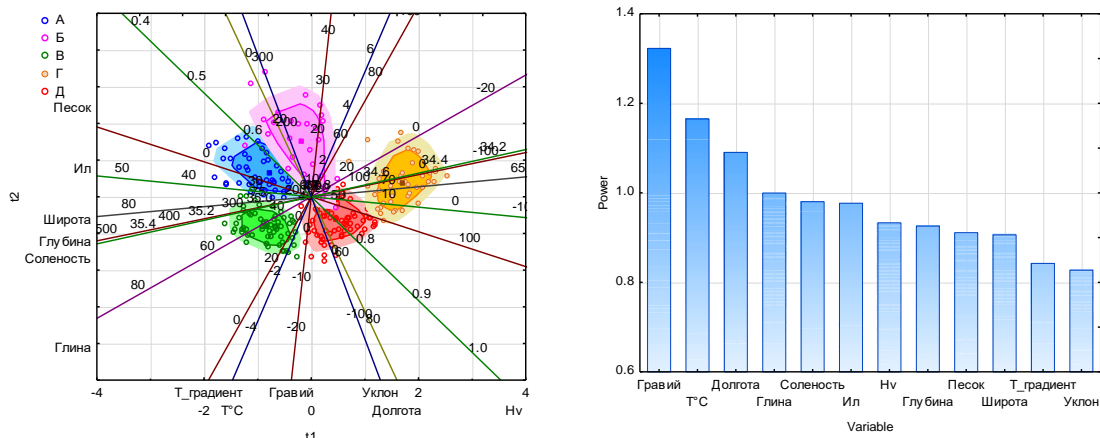


Рисунок 6.1.2. Диаграмма рассеяния точек станций в условном двухмерном пространстве на фоне векторов абиотических факторов (слева, близость векторов указывает на степень корреляции между ними, а контуры внутри облаков точек отдельных кластеров соответствуют 95 и 99 % полям), степень значимости факторов среды при выделении кластеров (справа).

Уверенное разделение биотопов по перечисленным факторам среды хорошо подтверждается результатами снижения размерностей методом PLS (частичных наименьших квадратов), который методически квазиэквивалентен множественной регрессии при большом количестве независимых переменных (Wold, 1966; 1975). Оси ординации представляют собой линейные комбинации объясняющих (независимых) переменных. RDA можно рассматривать как каноническую версию PCA, то есть с осями, ограниченными объясняющими переменными.

Наиболее значимыми факторами для разделения являются: содержание гравия в донных осадках, придонная температура воды и географическая долгота местоположения.

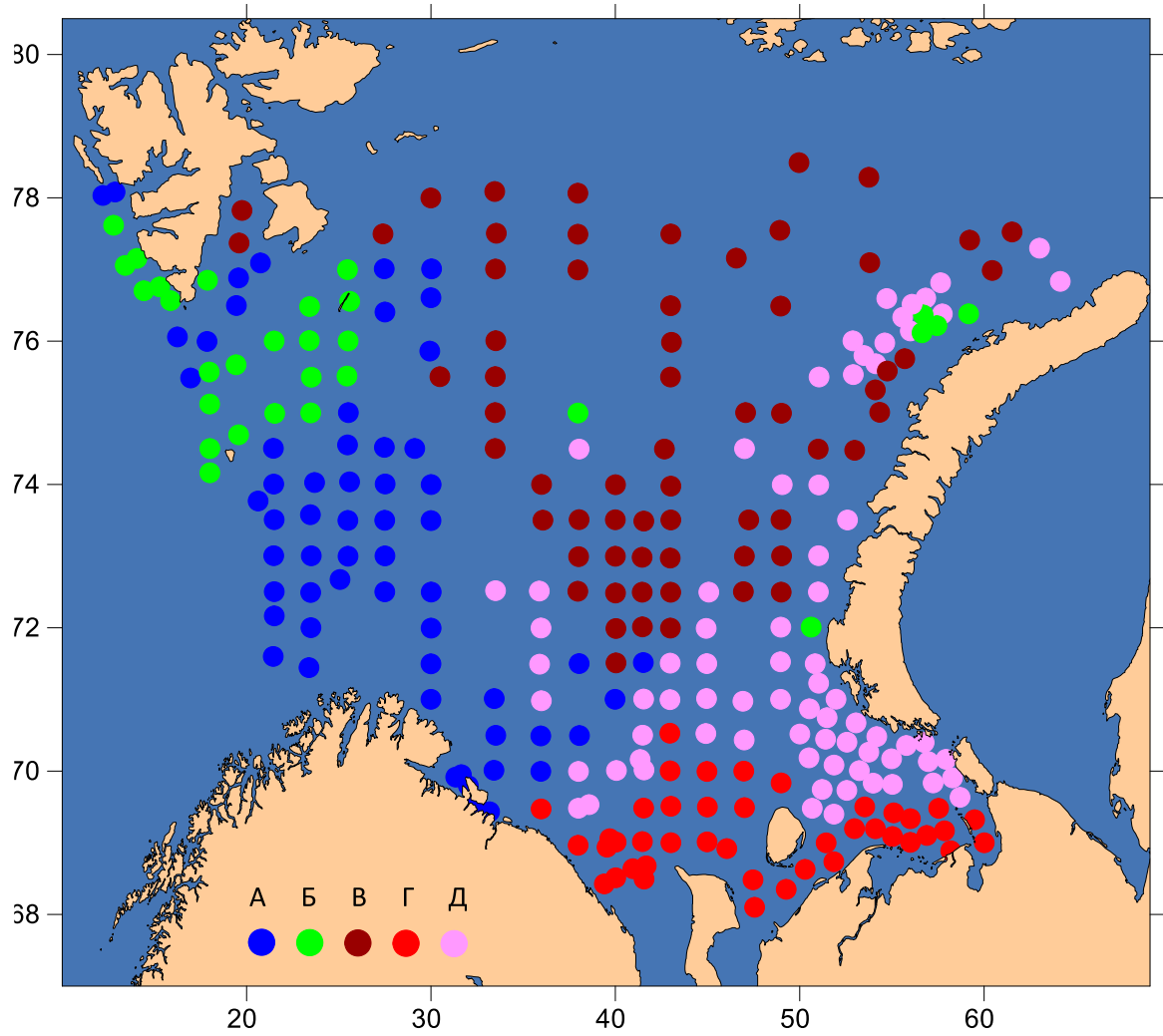


Рисунок 6.1.3. Основные типы биотопов (табл. 6.1.1) Hydrozoa на шельф арктического моря.

Таблица 6.1.1. Физико-географические характеристики основных биотопов Hydrozoa на шельфе Баренцева моря.

Абиотические условия	Параметры норм. распр.	Основные биотопы Hydrozoa (Рис. 6.1.2)				
		А	Б	В	Г	Д
Широта, °сш	m	73.72	75.85	75.03	69.13	72.04
	Б	2.34	1.14	2.04	0.5	2.43
	P	0.1704	0.3499	0.1956	0.7979	0.1642
Долгота, °вд	m	26.82	26.62	42.66	47.77	49.71
	Б	6.35	14.65	8.79	6.87	6.92
	P	0.0628	0.0272	0.0454	0.0581	0.0577
Сортированность осадков, 0<1	m	0.66	0.63	0.66	0.76	0.77
	Б	0.084	0.058	0.083	0.065	0.057
	P	4.7493	6.8783	4.8065	6.1376	6.999
Гравий, %	m	3.9	36.73	2.18	9.09	5.89
	Б	5.93	8.56	3.05	10.18	6.2
	P	0.0672	0.0466	0.1308	0.0392	0.0643
Песок, %	m	25.67	27.79	25.23	71.49	50.11
	Б	11.57	11.49	10.38	11.41	11.4

	Р	0.0345	0.0347	0.0384	0.0350	0.0345
Алеврит, %	м	34.23	14.62	26.22	9.17	17.43
	Б	9.18	6.13	8.44	5.09	6.91
	Р	0.0435	0.0651	0.0473	0.0784	0.0577
Алевропелит, %	м	70.82	34	72.67	19.7	43.99
	Б	11.89	13.25	10.82	10.22	13.34
	Р	0.0336	0.0301	0.0369	0.0390	0.0299
Пелит, %	м	36.37	20.55	46.43	10.44	26.22
	Б	10.01	8.66	8.78	6.36	8.83
	Р	0.0399	0.0461	0.0454	0.0627	0.0452
Глубина, м	м	279.14	111.63	246.15	61.355	123.88
	Б	120.67	54.32	63.38	42.9	57.31
	Р	0.0033	0.007344	0.0063	0.0093	0.0070
Уклон дна, °	м	1.61	1.47	0.72	0.56	0.78
	Б	1.11	1.46	0.42	0.44	0.52
	Р	0.3594	0.2732	0.9499	0.9067	0.7672
Температура, °С	м	2.25	0.78	-0.52	3.18	0.29

	Б	1.53	1.27	0.6	1.39	1.11
	P	0.2607	0.3141	0.6649	0.2870	0.3594
Темп. градиент, °С	m	0.48	0.41	0.29	0.62	0.42
	Б	0.16	0.14	0.12	0.15	0.16
	P	2.4934	2.8496	3.3245	2.6596	2.4934
Соленость, ‰	m	34.95	34.89	34.91	34.44	34.81
	Б	0.13	0.11	0.06	0.33	0.15
	P	3.0688	3.6267	6.6490	1.2089	2.6596

*m – среднее значение, Б – стандартное отклонение, p – плотность вероятности.

Первый биотоп (А) выделяется средней степенью сортированности осадков, большой долей алевропелита в них, небольшим количеством песка и малой долей гравия, сравнительно большим уклоном дна. Второй биотоп (Б) характеризуется небольшим содержанием алеврита в осадках, большим содержанием гравия и алевропелита и умеренным – песка, средними глубинами, большим уклоном дна и небольшой положительной температурой. Для третьего (В) свойственна 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. Четвёртый (Г) хорошо выделяется наибольшей длиной и минимальной шириной, минимальной глубиной и уклоном дна, наибольшим градиентом температуры и минимальной соленостью. Для пятого (Д) характерна максимальная длина, небольшое содержание пелита и гравия в осадках при среднем уклоне дна и близкая к нулю положительная температура.

По частоте встречаемости и средней биомассе не нулевых значений в пробах для каждого из основных биотопов обитания Hydrozoa на шельфе Баренцева моря выделяются 2-3 доминирующих таксона гидрополипов (Табл. 6.1.2).

Рассмотрим эти таксоны:

Lafoea dumosa. В этой части работы используется собирательное понятие данного таксона. Места обитания каждого из двух составляющих его видов (*Lafoea dumosa* (Fleming, 1820) и *Lafoea fruticosa* (M.Sars, 1851)) можно посмотреть на рис. 4.2.18. Оба вида в Баренцевом море могут быть представлены стелющимися и прямостоячими колониями. *Lafoea dumosa* образует менее разветвленные и крупные колонии, чем *Lafoea fruticosa*, который, в свою очередь может достигать размеров более 10 см. В таких случаях центральный полисифонный ствол и боковые ветви, которые тоже ветвятся, образуют массивную колонию. Но в дночерпательных сборах чаще встречаются фрагменты колоний и маленькие колонии на субстрате до 5-8 см в длину с разной степенью разветвленности. По

Таблица 6.1.2. Таксоны Hydrozoa, доминирующие на основных биотопах, и их количественные характеристики.

Биотопы	Таксоны	n	p, %	Биомасса, 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).

литературным данным эти панокеанические виды обитают во всех арктических морях.

Obelia longissima (Pallas, 1766). Вид, способный формировать большие густо разветвленные вертикальные колонии (до 35 см в длину), в кронах которых обнаруживается множество различных представителей беспозвоночных животных. В дночерпателях чаще всего встречаются небольшие фрагменты колоний или маленькие колонии этого вида до 15 см в длину. Это представитель панокеанического типа ареала, по литературным данным, встречается в арктических морях повсеместно. Однако, эти сведения не совсем точны, так как распространение вида может быть определено более точно только после детального изучения всех его находок и находок близкородственного вида *Obelia dichotoma* (L., 1758) в арктических морях.

Lafoeina maxima Levinsen, 1893. Вид имеет стелющиеся и вертикально стоящие колонии, которые в Баренцевом море достигают размеров 10-14 см. Стелющиеся колонии обычно густо покрывают субстрата, а прямостоячие колонии располагаются как прямые или редко разветвленные столбики. Трубочатые

гидротеки плотно расположены друг к другу со всех сторон полисифонного ствола, что и создает такую форму. По литературным данным этот высокобореально-арктический циркумполярный вид обитает во всех арктических морях.

Gonothyraea loveni (Allman, 1859). Вид образует колонии до 10 см в высоту. Тонкий полисифонный ствол ветвится. Этот вид чаще всего встречается на небольших глубинах до 30-40 метров, иногда спускаясь в нижнюю сублитораль до 200 м. Часто его можно встретить в умеренных водах Атлантики, а в арктических водах он отмечен у Гренландии, Исландии, в Баренцевом, Белом и Карском морях. В дальневосточных морях его находки подвергаются сомнению (Анцулевич, 2015) из-за атлантическо субтропическо-бореально-арктического типа ареала.

Abietinaria abietina (Linnaeus, 1758). Вид может формировать большие колонии, размеры которых могут достигать 20-30 см. Форма колонии перьевидная и ветвление обычно происходит в одной плоскости, но крупные колонии могут на боковых ветвях формировать ветвление, повторяющее форму отдельной колонии. В подобных случаях эта ветвь слегка повернута и ее ветви не лежат в плоскости главного ствола колонии. В Баренцевом море и у южных берегов Гренландии этот вид может формировать большие и замкнутые сами на себя колонии, когда на боковых ветвях образуются ветви последующих порядков, что в конечном итоге приводит к их пересечению, переплетению, сращиванию между собой, и формированию новых мест прикрепления колонии к субстрату. По всей видимости, такому развитию способствуют другие виды донных животных, которые используют этот вид гидрополипов в качестве субстрата для прикрепления. Вид встречается во всех арктических морях и относится к широкобореально-арктическому циркумполярному типу ареала.

Ptychogena crocea Kramp & Damas, 1925. Колонии данного вида могут быть представлены как стелющимися, так и прямостоячими формами. Прямостоячие колонии имеют полисифонные стволы с нерегулярным ветвлением. Наиболее крупных размеров (выше 10 см) колонии достигают на твердых субстратах (камнях, раковинах моллюсков), а на илистых грунтах, где сложно удержаться они

формируют из гидроризы сеть, которая оплетает участок грунта служит своего рода якорем. Вид имеет высокобореально-арктический циркумполярный ареал и обитает во всех арктических морях.

Hydrallmania falcata (Linnaeus, 1758). В Баренцевом море встречены колонии, до 40 см, а по литературным данным их длина может достигать 64 см (Vervoort, 1946). Крупные колонии целиком в дночерпатели попадают редко: если попадает основание с нижними ветвями, то большая часть остается не учтенной, если колония попадает целиком с субстратом, то это не самые большие представители вида. По типу ареала это атлантический широкобореально-арктический вид, в Арктике встречен у юго-западных и южных берегов Гренландии, в Норвежском, Баренцевом, Белом и Карском морях.

Все вышеперечисленные виды формируют либо довольно крупные колонии, либо густую сеть более маленьких колоний на субстрате, что дает значимые показатели биомассы в пробах. При этом нужно отметить, что дночерпательный метод сбора материала плохо учитывает мелкие виды, которые являются обрастателями более крупных видов гидрополипов, в том числе и указанных выше, из-за низких показателей биомассы.

Рассчитанные величины стандартизированного индекса Морисита (Morisita, 1959; Akhavan et al., 2015) показывают, что в районах биотопов «Б» обитают гидроиды, колонии которых в поселениях сильно агрегированы и располагаются мозаично. Колонии в поселениях биотопа «А» располагаются случайным образом или даже равномерно (*Lafoea dumosa*), в поселениях биотопа «Д» – умеренно агрегированно и равномерно, в поселениях биотопа «В» – случайно и слабо агрегированно, а в поселениях биотопа «Г» - сильно агрегированно и равномерно (Табл. 6.1.2).

При этом между биомассой и степенью агрегированности наблюдается очень сильная корреляция (Рис. 6.1.4). Возможно, это результат вычисления степени агрегированности по формуле, в которую в качестве делителя входит среднее значение (в нашем случае – средняя биомасса для не нулевых значений).

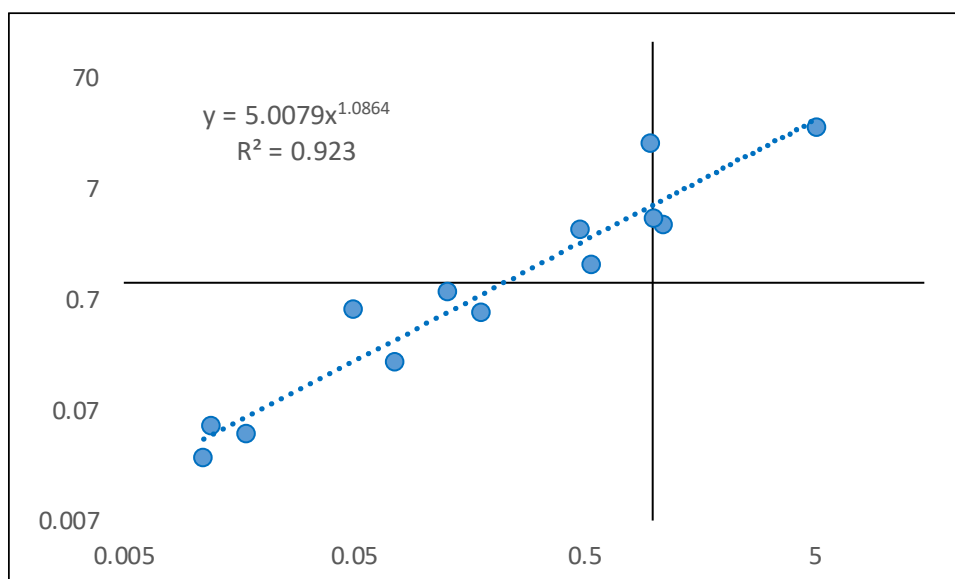


Рисунок 6.1.4. Зависимость средней биомассы Hydrozoa от степени агрегированности пространственного распределения колоний в поселениях.

Выделенные основные биотопы обитания гидрополипов на шельфе Баренцева моря и их таксоцены, населяющие эти биотопы, показывают между собой разную степень сходства и могут свидетельствовать о том, что результаты выполненных классификаций отражают вполне естественные ассоциации видов (Рис. 6.1.5).

Наиболее обычен по своим условиям биотоп «Д», для него же свойственна и наибольшая общность таксоцены с таксоценами 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».

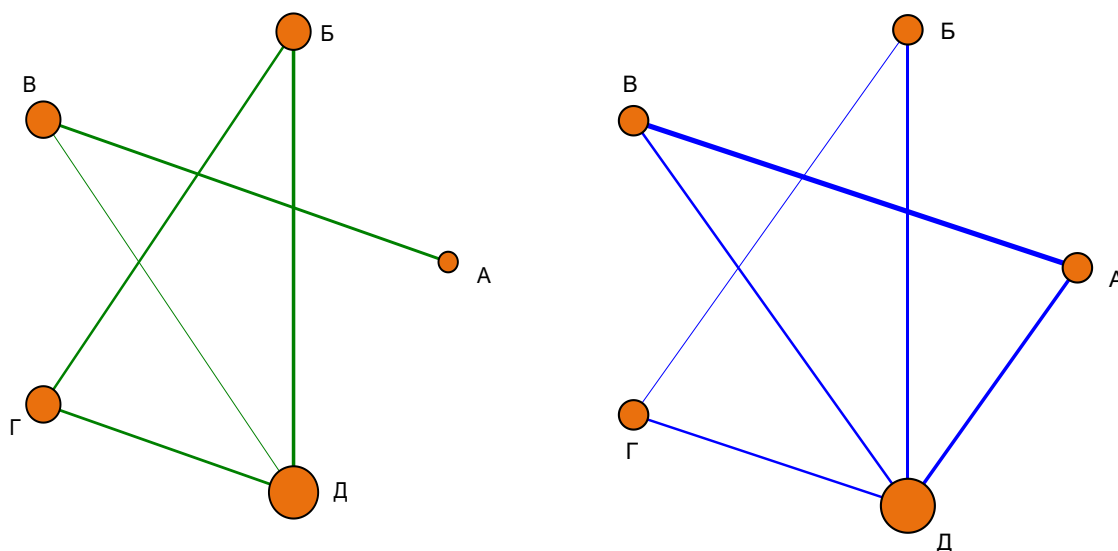


Рисунок 6.1.5. Неориентированные графы сходства основных биотопов на шельфе Баренцева моря и таксоценов Hydrozoa, населяющих эти биотопы. Диаметр ружков пропорционален количеству связей, превышающих 0.45 (0-1), толщина линий – силе этих связей (0-1).

Настоящая картина хорошо отражает занимаемую гидрополипами нишу. Взаимодействие Hydrozoa с представителями иных групп зообентоса довольно тесное. В одних случаях гидрополипы могут играть роль субстрата или дома, в других – сами являются обрастателями каких-либо животных.

6.2. Внутригрупповые симбиотические отношения и отношения с другими донными организмами

Выше было показано, что, будучи одним из звеньев донных сообществ, Hydrozoa часто формируют совокупности совместно встречающихся видов, как внутри группы, так и совместно с другими представителями зообентоса.

Вопросы: на сколько крепки их связи, и могут ли они быть стабильными, или состав этих групп может существенно меняться? – пока остаются без четкого ответа. Вместе с тем, имеющийся в нашем распоряжении материал указывает на возможность существования, с участием Hydrozoa, положительных,

отрицательных и нейтральных межвидовых взаимоотношений разной степени выраженности и направленности.

Нами было выявлено несколько групп беспозвоночных животных, представители которых постоянно встречаются на определенных видах гидрополипов, и, как правило, не попадают в общую выборку улова, так как находятся среди колоний, которые поступают для идентификации специалисту по Hydrozoa. При этом оказалось, что многие из таких животных занимают строго определенные участки колоний. Встреченные видовые сочетания таковы:

На гидрополипе *Thuiaria thuja* (L., 1758) (Рис. 6.2.1 А) отмечены *Ampelisca* sp. (Amphipoda), которые всегда располагаются вдоль ствола в срединной части колонии, цепляясь за ветви. Среди веточек колонии взрослые особи амфиподы прикрепляют икринки, которые защищают и омывают (создавая поток воды). Ни на каком другом виде гидрополипов эти рачки не были обнаружены. Сочетания этих видов встречены в районах илистых грунтов с мягким наилком и большими камнями, которые являются субстратом для колоний *Thuiaria thuja*, при температуре воды в пределах 2-3°C.

На концевых веточках раскидистых пышных крон *Abietinaria pulchra* (Nutting, 1904), *Sertularia fabricii* Levinsen, 1893, *Sertularia argentea* Linnaeus, 1758, *Cladocarpus integer* (G.O. Sars, 1874) и разных видов рода *Eudendrium* часто сидят *Caprella microtuberculata* G.O. Sars, 1879 и *Aeginina longicornis* (Krøyer, 1843) (Amphipoda) (Рис.6.2.1 Б, В). Судя по состоянию колоний *Eudendrium* при таких находках, капрелиды подъедают гидроидов. А вот на колониях других перечисленных видов заметного урона от присутствия на них капрелид не обнаружено. Такие сочетания встречаются при положительных температурах в придонном слое воды и на грунтах, где много ракуши и камней в плотных илах.

На *Abietinaria abietina* (L., 1758) можно встретить маленьких белых *Nudibranchia*, сидящих в гидротеках, по всей видимости принадлежащих съеденным полипам. Это сочетание трудно обнаружить, и оно найдено нами всего

в 12 пробах (хотя *Abietinaria abietina* распространена почти по всей акватории), на банках, где небольшие глубины и каменисто-ракушечные грунты.

На всех этих станциях высоко разнообразие гидрополипов, как, впрочем, и других групп беспозвоночных.

На *Halecium muricatum* (Ellis et Solander, 1786), вдоль главного ствола колонии часто прикрепляют свои трубки Sabellidae (Polychaeta). На одной колонии никогда не бывает более 2 особей, но чаще всего только одна. Встречается везде, где есть илистый грунт и температура воды выше 1 °С, при условии, что колонии собраны целиком. Маленькие или большие трубки Sabellidae располагаются среди полисифонных стволиков *Halecium muricatum*, а бывает и в глубине ствола, между отдельных переплетающихся стволиков.

Вокруг полисифонного ствола *Zygophylax pinnata* (G.O. Sars, 1874) были отмечены плотно прилегающие к нему многощетинковые черви из семейства Polynoidae. На одну колонию всегда приходится только одна особь. Подобных находок пока мало (5), и это можно объяснить тем, что подобное сочетание встречается в теплых водах, с температурой более 3 °С, где было взято мало проб. Примечательно, что на таких колониях никогда нет спирорбид, которые часто обитают на разных видах гидрополипов, но никакой закономерности в их обнаружении пока не прослеживается.

На колониях *Zygophylax pinnata* (G.O. Sars, 1874), *Lafoea grandis* Hincks, 1874, *Thuiaria alternithecata* Levinsen, 1893, *Diphasia fallax* (Johnston, 1847) и на представителях рода *Cladocarpus* встречаются *Solenogastres* (Рис. 6.2.1 Г), (Hexanauplia). Причем на первых двух видах *Solenogastres* располагаются на боковых ветвях первого и второго порядков, а на трех последних видах – всегда вокруг средней части ствола. Таких обнаружений тоже не много, всего 12, и они тоже приходятся на теплопроводные районы, где температура придонного слоя поднимается выше 2 °С. В 8-ми случаях на колониях *Zygophylax pinnata* (G.O. Sars, 1874), *Lafoea grandis* Hincks, 1874 и *Thuiaria alternithecata* Levinsen, 1893 были

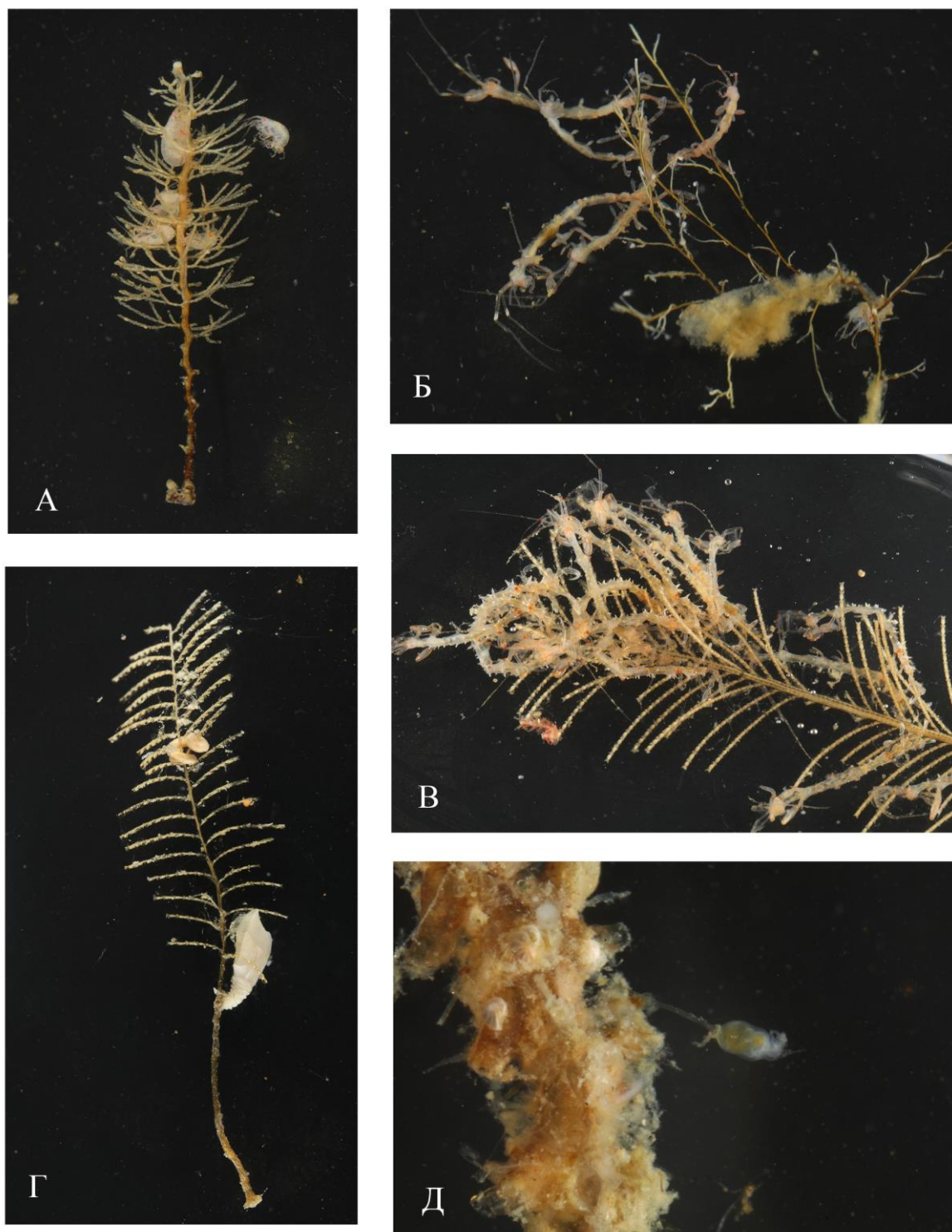


Рисунок 6.2.1. Связанные между собой члены донных сообществ: А - *Thuiaria thuja* (L., 1758) с самками *Ampelisca* sp. (Amphipoda); Б –В – *Caprellidae* (Amphipoda) на *Eudendrium* sp. и *Cladocarpus integer* (G.O. Sars, 1874); Г – *Solenogastres* и Cirripedia на *Cladocarpus* sp.; Д – Камптозоа на *Abietinaria abietina* (L., 1758).

обнаружены гидрополипы *Orthopyxis integra* (McGillivray, 1842) в очень плохом состоянии.

В раскидистых кронах *Obelia longissima* (Pallas, 1766), *Hydrallmania falcata* (L., 1758) устраивают ясли *Bivalvia*. Иногда двустворки так густо населяют колонию, что складывается впечатление, будто она плохо промыта от песка. Такое сочетание мы можем видеть на небольших глубинах, на банках, где много ракуши и камней.

Молодые *Huys coarctatus* Leach, 1816 часто встречаются в верхних частях кроны *Hydrallmania falcata* (L., 1758) и *Lafoea dumosa* (Fleming, 1820), где они поедают концевые полипы, что видно по состоянию соответствующих колоний.

Наиболее часто встречающееся явление – обрастания гидрополипов представителями Bryozoa, Kamptozoa, Porifera, Foramenifera и другими видами Hydrozoa (Рис.6.2.1 Д). Ранее автором уже отмечалось, что большинство видов гидрополипов может служить субстратом другим Hydrozoa как при жизни, так и посмертно (Епифанова Н.Е., 2004).

Еще можно перечислить случаи единичных обнаружений:

Ornatoscalpellum stroemii M. Sars, 1859 (Cirripedia) на *Zygophylax pinnata* (G.O. Sars, 1874) (Рис.6.2.1 Г), *Cladocarpus integer* (G.O. Sars, 1874) и *Lafoea grandis* Hincks, 1874.

Halitholus yoldia-arcticae Birula, 1897 на хвостовой части *Nephasoma* (*Nephasoma*) *eremita* (Sars, 1851) (Sipuncula) и на створках *Yoldia hyperborea* (Gould, 1841) (*Bivalvia*).

Monobrachium parasitum Mereschkovsky, 1877 на представителях родов *Bathyarca*, *Astarte* и *Macoma* (*Bivalvia*).

Таким образом, рассмотренные выше взаимоотношения гидрополипов с представителями других групп беспозвоночных достаточно разнообразны. Для одних (капрелиды, нудибранхии, соленогастры и крабы) это удобное временное местообитание, где можно ещё и хорошо питаться. Для других это безопасные ясли (представители *Bivalvia* и *Amphipoda* (р. *Ampelisca*)). Для третьих – просто субстрат

для прикрепления (Porifera, Hydrozoa, Kamptozoa, Bryozoa, Cirripedia). А четвертые сами являются субстратом для прикрепления гидрополипов. Все эти отношения укладываются в 4 типа межвиджовых взаимодействий – комменсализм, хищничество, факультативный симбиоз и паразитизм (Табл. 6.2.1).

Некоторые виды гидрополипов редко подвергаются обрастаниям другими группами беспозвоночных, и, вероятно, это связано с формой колонии, которая, образуя раскидистую ловчую сеть, не позволяет личинкам других животных проникать внутрь, к стволу. Такие виды после соответствующих исследований, возможно, будут полезны в качестве альтернативы химическим методам борьбы с обрастателями, перегружающими подводные хозяйственные сооружения.

Таблица 6.2.1. Возможные типы взаимных отношений внутри сообществ с участием гидрополипов.

	<i>Ampelisca</i> sp. (Amphipoda)	сем. Spirorbidae (Polychaeta)	<i>Ornatoscalpellum</i> sp. (Cirripedia)	<i>Bathiarca</i> sp. (Bivalvia)	<i>Yoldiella</i> sp. (Bivalvia)	молодь Bivalvia .	Hydrozoa	<i>Hyas coarctatus</i> (Decapoda)	Solenogastres	<i>Caprella microtuberculata</i>	<i>Aeginina longicornis</i>	Nudibranchia	<i>Nephasoma eremita</i> (Sipuncula)	Polynoidea (Polychaeta)	Sabellidae (Polychaeta)	<i>Astarte</i> sp. (Bivalvia)	<i>Macoma</i> sp. (Bivalvia)	<i>Bathiarca</i> sp. (Bivalvia)	Kamptozoa	Bryozoa	Porifera
<i>Thuiaria thuja</i>	Green																				
Сем. Sertulariidae		Green								Red											
<i>Zygophylax pinnata</i>			Green						Red					Cyan							
<i>Cladocarpus integer</i>				Green					Red												
<i>Lafoea grandis</i>									Red												
<i>Halitholus yoldiaearcticae</i>				Green									Cyan								
<i>Neoturris pileata</i>					Green																
<i>Obelia longissima</i>						Green															
<i>Hydrallmania falcata</i>							Green	Red													
Hydrozoa									Green												Blue
<i>Lafoea dumosa</i>								Red													
<i>Thuiaria alternithecica</i>									Red												
<i>Diphasia fallax</i>									Red												
<i>Cladocarpus</i> sp.									Red												
<i>Abietinaria abietina</i>												Red									
<i>Halecium muricatum</i>															Cyan						
<i>Monobrachium parasitum</i>																	Blue				
<i>Eudendrium</i> sp.										Red											

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

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 стандартизированного 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, в поселениях

биотопа «В» – случайно и слабо агрегированно, 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 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 таксоцена с таксоценами 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

Выполненные нами исследования позволяют сделать следующие 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 мультizonальные 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 гидро-технических сооружений, а внутривидовая изменчивость некоторых представителей может быть полезна при косвенной индикации гидрологических изменений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеев, А.П. Отечественные исследования бентоса в морях Северного Ледовитого океана / А.П. Алексеев, Ю.И. Галкин // Очерки по истории гидробиологических исследований в СССР: Тр. ВГБО. – 1981. – Т.24. – С. 41–60.
2. Андрияшев А.П. Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод / А.П. Андрияшев. - Л.: Изд. ЛГУ, 1939. – 187 с.
3. Анцулевич, А.Е. Биогеографическая характеристика фауны гидроидов архипелага Зимля Франца-Иосифа / А.Е. Анцулевич / Экология и биологическая продуктивность Баренцева моря. – Мурманск: 1986. - С. 107-108.
4. Анцулевич, А.Е. Гидроиды шельфа Курильских островов / А.Е. Анцулевич. - Л.: ЗИН АН СССР, 1987. - 365 с.
5. Анцулевич, А.Е. Насколько самобытна фауна гидроидов Белого моря? / А.Е. Анцулевич // Фундаментальные исследования современных губок и кишечнополостных. - Л. - 1989. – С. 25-27.
6. Анцулевич, А.Е. Об эндемизме беломорской фауны гидроидов и связи между фаунами Белого и Баренцева морей / А.Е. Анцулевич / Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. – Тр. Зоол. Ин-та ФН СССР. – Л. - 1991. – Т.233. – С. 35-43.
7. Анцулевич, А.Е. Фауна гидроидов Белого моря и ее положение в фауне гидроидов Российской Арктики / А.Е. Анцулевич / Вестник СПбГУ. - 2006. - Сер. 3. - Вып. 4. – С. 10-16.
8. Анцулевич, А.Е. гидроиды (Hydrozoa, Hydroidea) Чукотского моря / А.Е. Анцулевич // Фауна и зоогеография бентоса Чукотского моря. Исследования фауны морей. – СПб.: 2006. - Вып. 61. - №69 – С. 44-84.
9. Анцулевич, А.Е. Hydrozoa (гидроиды и гидромедузы) морей России / А.Е. Анцулевич. - СПб: Изд-во СПб. ун-та, 2015. - 860 с.

10. Атлас мегабентосных организмов Баренцева моря и сопредельных акваторий / Д.В. Захаров, Н.А. Стрелкова, И.Е. Манушин, О.Л. Зимина, Л.Л. Йоргенсен, П.А. Любин, Т.Б. Носова, Н.Е. Журавлева, А.В. Голиков, Д.Ю. Блинова – Мурманск: ПИНРО. - 2018. – 534 с.
11. Березина, Н.А. *Leptolina* /Н.А. Березина // Определитель фауны и флоры северных морей СССР / под ред. Н.С. Гаевской - М: Советская наука - 1948. – С. 47-65.
12. Биоценозы шельфа Земли Франца-Иосифа и фауна сопредельных акваторий // Исследования фауны морей. - Л.: Наука. – 1977. – Т. 14(22). – 470 с.
13. Боженова, О.В. Современные представления о классификации стрекательных капсул *Cnidaria* / О.В. Боженова // Губки и кишечнополостные. Современное состояние и перспективы исследований. Сб. науч. тр. ЗИН АН СССР – Л.: 1988. - С. 57-74.
14. Боженова, О.В. К вопросу о классификации нематоцист *Cnidaria* / О.В. Боженова // Фундаментальные исследования современных губок и кишечнополостных. - Л.: 1989. - С. 29-31.
15. Бойцов В.Д. Рельеф дна и грунты / В.Д. Бойцов, В.В. Терещенко // Исследования ПИНРО в районе архипелага Шпицберген. - Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2004. - С.37.
16. Боровиков, В. Искусство анализа данных на компьютере: Для профессионалов. 2-е изд. / В. Боровиков. - СПб.: Питер, 2003. – 688 с.
17. Бурькин, Ю.Б. Регулирующая роль некоторых экологических факторов в процессе роста колониальных гидроидов / Ю.Б. Бурькин: дис.... кандидата биол. наук. - М., 1979. - 168 с.
18. Вагин, В.Л. *Hydroidea*, собранные экспедицией на судне «Ломоносов» летом 1931 г. в Баренцевом и Карском морях / В.Л. Вагин // Тр. Арктич. инст. – 1934. - №9. – С. 79-87.

19. Вилкова, О.Ю. Применение ландшафтного картирования береговой зоны моря для оценки запасов водных биологических ресурсов / О.Ю. Вилкова // Морехозяйственный комплекс России: эколого-географические проблемы (сборник научных трудов). - СПб. - 2005. – С. 36-43.

20. Виноградова, П.С. О строении шельфа и материкового склона у Западного Шпицбергена / П.С. Виноградова // Материалы сессии учёного совета ПИНРО по результатам исследования в 1964 – 1966 гг. - 1966. - Вып. 6.- С. 49 – 58.

21. Галкин, Ю.И. История исследования донной фауны Баренцева моря / Ю.И. Галкин // Экология донного населения шельфовой зоны. - М.: Изд. института океанологии им. П.П.Ширшова АН СССР, 1979. - С. 112-127.

22. Галкин Ю.И. О путях расширения ареалов бореальных видов в процессе «потепления Арктики» (на примере моллюска *Iothia fulva*: Gastropoda: Lepadidae) / Ю.И. Галкин // Бентос Баренцева моря: Распределение, экология и структура популяций. - Апатиты: Изд-во КФ АН СССР. - 1984. - С. 11-32.

23. Галкин Ю.И. Многолетние изменения донной фауны / Ю.И. Галкин // Жизнь и условия существования в бентали Баренцева моря. - Апатиты: Изд-во КФ АН СССР. - 1986. - С. 43-52.

24. Герценштейн, С.Я. Материалы к фауне Мурманского берега и белого моря. I. Моллюски/ С.Я. Герценштейн // Труды СПб. общества естествоиспытателей - 1885. – Т. 16(2). – С. 635-814.

25. Гладкий, Ю.Н. Российская Арктика в контексте мирохозяйственных связей / Ю.Н. Гладкий // Морехозяйственный комплекс России: эколого-географические проблемы (сборник научных трудов). - СПб. - 2005. – С. 47-51.

26. Горшкова, Т.И. Органическое вещество и карбонаты в осадках Баренцева моря / Т.И. Горшкова // Тр. ПИНРО. – 1957. – Вып. 10. – С. 260-280.

27. Горшкова, Т.И. Органическое вещество современных шельфовых осадков северных морей СССР / Т.И. Горшкова // Проблемы геологии шельфа. – М.: Наука, 1975. – С. 66-72.
28. Границы океанов и морей. - СПб.: Изд-во ГУНиО МО РФ. - 2000. - № 9031. - 208 с.
29. Гуревич, В.И. Современный седиментогенез и геоэкология Западно-Арктического шельфа Евразии / В.И. Гуревич. - М.: Научн. Мир, 2002. - 134 с.
30. Гурьянова, Е.Ф. К вопросу о происхождении и истории развития фауны Полярного бассейна / Е.Ф. Гурьянова // Изв. АН СССР, сер. биол. - 1939. – Т. 5. – С. 679-704
31. Далекая, Л.Б. Гидроиды в обрастании искусственных субстратов. Биоразнообразие и устойчивое развитие / Л.Б. Далекая // Тезисы докладов 2-й Международной научно-практической конференции (12–16 сентября 2012 г., Симферополь): КНЦ (Научно-образовательный центр ноосферологии и устойчивого ноосферного развития Крымского федерального университета им. В.И. Вернадского). - 2012. - С. 356–358.
32. Денисенко, С.Г. Экология и ресурсы исландского гребешка в Баренцевом море / С.Г. Денисенко. - Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР, 1989. – 138 с.
33. Денисенко, С.Г. Биоразнообразие и биоресурсы макрозообентоса в Баренцевом море, структура и многолетние флуктуации / С.Г. Денисенко // / отв. ред. О.Н. Пугачев. – СПб: Наука. - 2013. - 284 с.
34. Дерюгин, К.М. Фауна Кольского залива и условия её существования / К.М. Дерюги. – Петроград. – 1915. - Т.34. - № 1-9. - 929 с.
35. Дерюгин, К.М. Баренцево море по Кольскому меридиану (33°30' в. д.) / К.М. Дерюгин. - Тр. Сев. Научно-промысл. Экспедиции. – 1924. – Вып. 19. – С. 3–103.

36. Дерюгин, К.М. Исследование Баренцева и Белого морей и Новой Земли 1921 – 1924 гг. / К.М. Дерюгин. – Архангельск: Изд. общества краеведения. - 1925. - 140 с.

37. Дерюгин, К.М. Исследования морей СССР / К.М. Дерюгин // Гидробиологические исследования у Новой Земли. - Вып. 4. – Л.: Изд. Гос. Гидрологического института. - 1927. - 25 с.

38. 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.

39. 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.

40. 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.

41. Еремеева, Е.В. Ca²⁺-регулируемый фотопроtein обелин как N-концевой партнер при конструировании слитых белков / Е.В. Еремеева, Л.А. Франк, С.В. Маркова, Е.С. Высоцкий // Журнал СФУ. Биология. – 2010. – Т. 3(4). – С. 372-383.

42. 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.

43. 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 ЗИН РАН. – 2020. – Т. 324(4). – С. 548-563.
44. Захаров, Д.В. Первая находка морской звезды *Porania pulvillus* (O.F. Müller, 1776) в российской части Арктики / Д.В. Захаров, Н.А. Анисимова, А.М. Степаненко // Российский Журнал Биологических Инвазий. - 2016. - Вып. 3. - С. 23-27.
45. Захаров, Д.В. Новые виды брюхоногих моллюсков (Gastropoda) в Баренцевом море и сопредельных водах / Д.В. Захаров, Л.Л. Йоргенсен // Российский Журнал Биологических Инвазий. – 2017. - Вып. 2. - С. 38-45.
46. Зацепин, В.И. Количественное распределение основных трофических групп донных беспозвоночных в Баренцевом море / В.И. Зацепин, Л.А. Риттих // Тр. ПИНРО. – 1968. – Вып. 23. – С. 527-545.
47. Зацепин, В.И. Количественное распределение основных трофических групп донных беспозвоночных в Баренцевом море / В.И. Зацепин, Л.А. Риттих // Труды ПИНРО. 1968. Вып. 23. С. 527–545.
48. Звягинцев, А.Ю. Сообщества макрообрастания системы охлаждения ТЭЦ-2 г. Владивосток / А.Ю. Звягинцев, А.В. Мощенко // Известия ТИНРО. – 2008. – Т. 153. – С. 3–26.
49. Зенкевич, Л.А. Фауна морей и их биологическая продуктивность / Л.А. Зенкевич. – М.: Сов. наука, 1947. – Т.2. - 593 с.
50. Зенкевич, Л.А. Биология морей СССР / Л.А. Зенкевич - М.: Академия СССР, 1963. - 178 с.
51. Кафанов, А. И. Морская биогеография / А. И. Кафанов, В. А. Кудряшов. - Учебное пособие. - М.: Наука, 2000. - 176 с.

52. Кисляков, А.Г. Горизонтальная циркуляция вод на водоразделе Норвежского и Баренцева морей / А.Г. Кисляков // Тр. ПИНРО. – 1964. – Вып. 16. – С. 183-194.
53. Кленова, М.В. Промысловая карта грунтов Баренцева моря / М.В. Кленова // Доклады первой сессии ГОИН. - 1931. - № 6. – С. 1 – 15.
54. Кленова, М.В. Геология Баренцева моря/ М.В. Кленова. - М.: Изд-во АН СССР, 1960. - 365 с.
55. Книпович, Н.М. Зоологические исследования на ледоколе «Ермак» летом 1901 г. / Н.М. Книпович // Ежегодн. Зоол. Муз. Акад. Наук - 1901. - № 6. – С. 1 – 20.
56. Книпович, Н.М. Экспедиция для научно-промысловых исследований у берегов Мурмана / Н.М. Книпович. – СПб.: Товарищество худож. печати, 1902. – Т. 1 – 635 с.
57. Книпович, Н.М. Экспедиция для научно-промысловых исследований у берегов Мурмана / Н.М. Книпович. – СПб.: Товарищество худож. печати, 1904. – Т. 2 – 112 с.
58. Книпович, Н.М. О термических условиях Баренцева моря в конце мая 1921 года / Н.М. Книпович // Бюллетень Российского гидрологического института. - 1921. - № 9. – С. 10-12.
59. Куделин, Н.В. Гидроиды (Hydroidea) / Н.В. Куделин // Фауна России и сопредельных стран. Том II, вып. 2. - СПб: Зоол. Муз. Акад. Наук, 1914. – С. 139 – 526.
60. Кузнецов, А.П. Экология донных сообществ Мирового океана: Трофическая структура морской донной фауны / А.П. Кузнецов - М.: Наука. – 1980. - 244 с.
61. Лакин, Г.Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин - Издание 4-е, переработанное и дополненное. - М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.

62. Линко, А.К. Отчёт о состоянии и деятельности биологической станции Имп. СПб Общества Естествоиспытателей в Екатериненском порту на Мурмане за 1899 г. / А.К.Линко // Тр. Имп. СПб Общ. Естествоисп. - 1903. – Т. 1 (1). – С. 1 – 10.
63. Линко, А.К. Исследования над составом и жизнью планктона Баренцева моря / А.К.Линко // Экспедиция научно-пром. Исслед. Мурмана. – 1907. – 245 с.
64. Линко, А.К. Гидроиды (Hydroidea) / А.К.Линко // Фауна России и сопредельных стран. Том I. – СПб: Зоол. Муз. Акад. Наук, 1911. - Т. 1(18). – 250 с.
65. Линко, А.К., Гидроиды (Hydroidea) / А.К.Линко // Фауна России и сопредельных стран. Том II. – СПб.: Зоол. Муз. Акад. Наук, 1912. – 138 с.
66. Макаревич, П.Р. Структура и видовое разнообразие пелагических и донных биоценозов Баренцева моря в условиях меняющегося климата / П.Р. Макаревич, Д.Г. Ишкулов // Вестник Мурманского государственного технического университета. - Мурманск: Изд-во МГТУ, 2010. - Т. 13. - № 4(1). - С. 633–640.
67. Максимов, И.В. Вековые колебания ледовитости северной части Атлантического океана / И.В. Максимов // Тр. ИО АН СССР. – 1954. – Т. 8. – С. 41-91.
68. Марфенин, Н.Н. Метод картирования пространственной организации колониальных Hydrozoa и его значение при изучении частей колонии / Н.Н. Марфенин // Теоретическое и практическое значение кишечнополостных. Отв. ред. Д.В. Наумова и С.Д. Степаньянц. - Л.: АН СССР, Зоол. инст., 1980. - С. 66-69.
69. Марфенин, Н.Н. Влияние скорости течения воды на рост колониальных гидроидов (Hydrozoa, Thesaphora) / Н.Н. Марфенин // Докл. АН СССР. - 1984. - Т.278. - № 6. - С.1506-1510.
70. Марфенин, Н.Н. Функциональная морфология колониальных гидроидов / Н.Н. Марфенин. - Отв. ред. С.Д. Степаньянц. – СПб. - 1993. - 151 с.
71. Марфенин, Н.Н. Зависимость роста колонии *Dynamena pumila* (L.) (Hydrozoa, Sertulariidae) от количества получаемой пищи / Н.Н. Марфенин, Ю.Б. Бурькин // Вестн. Моск. Ун-та. Биология. – 1979. - Сер. 16. - № 1. – С. 61-68.

72. Матишов, Г.Г. Геоморфология дна в экосистемах моря / Г.Г. Матишов // Жизнь и условия её существования в бентали Баренцева моря.- Апатиты: 1986. – С. 5-26.

73. Матишов, Г.Г. Гляциальная и перигляциальная геоморфология дна подводной окраины Западного Шпицбергена / Г.Г. Матишов // Комплексные исследования природы Шпицбергена. Сборник материалов международной конференции. - Апатиты: 2002. – С. 33–44.

74. Матишов, Г.Г. Атлас геоморфологических, палеогеографических, литологических и структурно-геологических карт, сейсмических профилей МОВ и МПВ континентальной окраины Северной атлантики и прилегающих арктических морей / Г.Г. Матишов, Б.И. Ванюхин. - Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1979. - 69с.

75. Матишов, Г. Г. Температура, солёность, кислород / Г. Матишов, А. Зуев, В. Голубев, Н. Адров, В. Слободин, С. Левитус, И. Смоляр // Климатический атлас Баренцева моря. - Мурманск: Silver Spring, 1998. – С. 5–12.

76. Матишов, Г.Г. Климатические изменения морских экосистем Европейской Арктики / Г.Г. Матишов, С.Л. Дженюк, Д.В. Моисеев, А.П. Жичкин // Проблемы Арктики и Антарктики. - Аркт. и Антаркт. НИИ. - СПб.: Гидрометеиздат, 2010. - № 3(86). – С. 7-21.

77. Наумов, Д.В. Гидроиды и гидромедузы / Д.В. Наумов // Определитель по фауне СССР. Т.70. - М.-Л: Изд. А.Н. СССР, 1960. – 585 с.

78. Несис, К.Н. Изменения донной фауны Баренцева моря под влиянием колебаний гидрологического режима (на разрезе по Кольскому меридиану) / К.Н. Несис // Советские рыбохозяйственные исследования в морях Европейского Севера. – М.: Рыб. хоз-во. – 1960. – С. 129–137.

79. Несис, К.Н. Тихоокеанские элементы в бентосе северо-западной Атлантики / К.Н. Несис // Советские рыбохозяйственные исследования в северо-западной части Атлантического океана. - М.: Рыбн. хоз-во, 1962. - С. 83-98.

80. Одум, Ю.П. Экология / Ю. П. Одум // Перевод Ю.М. Фролова. Ред. В.Е. Соколова. – М.: Мир, 1986. – Т.1. – 328 с.

81. Ожигин, В.К. Введение / В.К. Ожигин // Воды Баренцева моря: структура, циркуляция, изменчивость / отв. ред. Е.В. Сентябов. – Мурманск: ФГБНУ «ПИНРО», 2016. - С. 3-5.

82. Ожигин, В.К. Физико-географическое описание и климатообразующие факторы / В.К. Ожигин // Воды Баренцева моря: структура, циркуляция, изменчивость / отв. ред. Е.В. Сентябов. – Мурманск: ФГБНУ «ПИНРО», 2016. - С. 6-25.

83. Ожигин, В.К. Общая характеристика океанографических условий / В.К. Ожигин, Ф.Л. Карсаков, М.Ю. Анциферов // Воды Баренцева моря: структура, циркуляция, изменчивость / отв. ред. Е.В. Сентябов. – Мурманск: ФГБНУ «ПИНРО», 2016. - С. 40-82.

84. Ожигин, В.К. Циркуляция вод в море и водообмен на его границах / В.К. Ожигин, А.Г. Трофимов // Воды Баренцева моря: структура, циркуляция, изменчивость / отв. ред. Е.В. Сентябов. – Мурманск: ФГБНУ «ПИНРО», 2016. - С. 83-126.

85. Павлова, Л.В Мелководный бентос Кольского залива (Баренцево море) / Л.В. Павлова, И.О. Нехаев, Н.Н. Пантелеева, О.Ю. Ахметчина, Е.А. Гарбуль, Д.Р. Дикаева, О.Л. Зимина, О.С. Любина, А.А. Фролов, Е.А. Фролова // Биоразнообразие и оценка современного состояния сообществ. - Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН, Мурманск. - 2018, С. 61-92.

86. Павлова, Л.В Новые данные по сосоянию бентоса Кольского залива (Баренцево море) / Л.В. Павлова, О.Ю. Ахметчина, Е.А. Гарбуль, Д.Р. Дикаева, Н.Н. Пантелеева, О.Л. Зимина, А.Е. Носкович, А.А. Фролов, Е.А. Фролова // Труды Кольского научного центра РАН. Океанология. 2018. - №. 6(3). - С. 35-75.

87. Пантелеева, Н.Н. Состав фауны гидроидов (Cnidaria, Hydrozoa, Hydrozoidea) Баренцева моря / Н.Н. Пантелеева // Современный бентос Баренцева и Карского морей / отв. ред. Г.Г. Матишов - Апатиты: изд. КНЦ РАН - 2000 – С. 44-54.

88. Пантелеева, Н.Н. Исследования фауны гидроидных Баренцева моря / Н.Н. Пантелеева // Теория и практика комплексных исследований в интересах экономики и безопасности российского Севера. Тез. докл. Международной научно-практической конференции. Апатиты: КНЦ РАН,- 2005. – С. 116-118.

89. Пантелеева, Н.Н. Новые и редкие виды гидроидов для фауны Баренцева моря / Н.Н. Пантелеева // Тезисы Межд. науч. конф. (г. Мурманск 10-12 марта 2010 г.). – Апатиты, 2010. – С. 187-188.

90. Пантелеева, Н.Н. К биоразнообразию экосистем: новые виды беспозвоночных в фауне залива Грэн-Фьорд (западный Шпицберген) / Н.Н. Пантелеева // Материалы Межд. науч. конф. Изучение и освоение морских и наземных экосистем в условиях арктического и адирного климата. – Ростов-на-Дону, 2011. – С. 308-311.

91. Пантелеева, Н.Н. Гидроиды и гидромедузы прибрежных вод архипелага Шпицберген / Н.Н. Пантелеева // Комплексные исследования природы Шпицбергена и прилегающего шельфа. Тезисы докладов XIV Всероссийской научной конференции с международным участием (г. Мурманск, 30 октября – 2 ноября 2018 г.). – Апатиты, 2018 - С. 93-95.

92. Песенко, Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю.А.Песенко. –М.: Наука, 1982. – 278 с.

93. Петров, К.М. Большие морские экосистемы: принципы построения иерархической системы единиц районирования арктических морей на примере Баренцева моря / К.М. Петров // Биосфера, методология и история. - 2009. - С. 133-152.

94. Печорское море. Экологический атлас // СПб.: Галерея печати - 2018. - 141 с.

95. Пропп, М. В. донные сообщества ламинарий и литотамния в верхней сублиторали Восточного Мурмана / М. В. Пропп // Состав и распределение планктона и бентоса южной части Баренцева моря. Тр. ММБИ. - 1966. - Т. 11(15). – С. 92-114.

96. Пушкин, А.Ф. Донные сообщества Чешской губы / А.Ф. Пушкин // Гидробиологические исследования в прибрежных районах Баренцева моря. Тр. ММБИ. – 1968. – Т. 17(21). – С. 47-57.

97. Романкевич, Е.А. Биогеохимия органического вещества арктических морей / Е.А. Романкевич, В.Г. Данилевская, А.Н. Беляева, В.П. Русанов. – М.: Наука, 1982. – 240 с.

98. Романовский, С.И. Седиментологические основы литологии / С.И. Романовский. – Л.: Недра, 1977. – 408 с.

99. Сабиров, Р.М. Обнаружение коренастого кальмара *Todaropsis eblanae* (Oegopsida, Ommastrephidae) в Баренцевом море / Р.М. Сабиров, П.А. Любин, А.В. Голиков // Зоологический журнал. - 2009. - Т. 88. - Вып. 8. - С. 1010–1012.

100. Семенов, В.Н. Краткий очерк зоогеографии бентоса Баренцева моря и система биогеографических характеристик для северных морей / В.Н. Семенов // Жизнь и условия ее существования в бентали Баренцева моря. – Апатиты: КФ АН СССР, 1986. – С. 71-79. Сиренко, Б.И. Типы ареалов видов, населяющих Северный Ледовитый океан / Б.И. Сиренко, С.В. Василенко, В.В. Петряшев // Фауна и зоогеография бентоса Чукотского моря / Отв. ред. Б.И. Сиренко, С.В. Василенко. - Исследования фауны морей. – 2008. - Т. 61(69). - С. 221-231.

101. Спасский, А.И. К фауне гидроидов Кольского залива и юго-западной части Баренцева моря / А.И. Спасский // Раб. Мурман. биол. ст. – 1929.- Т. 3. – С. 1-48.

102. Степаньянц, С.Д. Гидроиды (Hydrozoa) Восточно-Сибирского моря / С.Д. Степаньянц // Экосистемы и фауна Чаунской губы и сопредельных вод Восточно-Сибирского моря. Сборник научных трудов, часть 2. Исследования фауны морей. - СПб.: ЗИН РАН, 1994. – Т. 48(56). – С. 116–142.

103. Степаньянц, С.Д. Первая Российская научно-промысловая экспедиция (К 100-летию экспедиции для научно-промысловых исследований у берегов Мурмана) / С.Д. Степаньянц, Н.В. Чернова, Ю.А. Лайус, К.Р. Бьерклунд // Биология моря. – 2002. – Т. 28. - № 4. – С. 308-315.

104. Степаньянц, С.Д. Класс Hydrozoa. Список видов беспозвоночных моря Лаптевых и прилежащих акваторий, составленный в основном по материалам последних экспедиций 90-х годов XX столетия / С.Д. Степаньянц // Фауна и экосистемы моря Лаптевых и сопредельных глубоководных участков Арктического бассейна. Исслед. фауны морей. Ч. II / отв. ред. Б. И. Сиренко. - Вып. 54(62). - СПб. - 2004. - С. 114-116.

105. Степаньянц, С.Д. Cnidaria, Subphylum Meduzozoa / С.Д. Степаньянц // Экосистемы и биологические ресурсы Чукотского моря и прилегающих территорий. Исслед. фауны морей / отв. ред. Б. И. Сиренко - Вып. 64(72). - СПб. - 2009. - С. 269-271.

106. Степаньянц, С.Д. Класс Hydrozoa, класс Siphonophora. Список видов свободноживущих беспозвоночных Восточно-Сибирского моря / С.Д. Степаньянц // Исслед. фауны морей / под. ред. Б. И. Сиренко и С.Г. Денисенко. - Вып. 66(74). - СПб. - 2010. - С. 114-116.

107. 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.

108. Танасийчук, Н.П. Материалы к познанию фауны Баренцева моря. Ч. I. К вопросу о влиянии Нордкапского течения на фауну Кольского залива / Н.П. Танасийчук // Работы МБС - 1929. - Т.3. - С. 1-23.

109. Усачев, И.Н. Новые способы борьбы с обрастанием на морских энергетических сооружениях / И.Н. Усачев // Докл. Всесоюз. науч.-техн. конф. «Защита судов и гидротехнических средств от обрастания». – Л.: Судостроение, 1990. – С. 51-58.

110. Чаплыгина, С.Ф. Вертикальное распределение гидроидов в обрастании причальных сооружений в северо-западной части Японского моря / С.Ф. Чаплыгина // Биология моря. – 2006. - Т. 32, № 2. - 95-101.

111. Черемисина, В.Т. К зоогеографии Баренцева моря / В.Т. Черемисина // Тр. МБС. - 1948. - Т. 1. – С. 293–298.

112. Шавыкин, А.А. Эколого-океанологическое сопровождение освоения нефтегазовых месторождений Арктического шельфа (на примере Баренцева моря) / А.А. Шавыкин // Диссертация на соискание ученой степени доктора географических наук. – Мурманск. – 2015. - 184 с.

113. Шорыгин, А.А. Иголокожие Баренцева моря / А.А. Шорыгин // Тр. Морск. науч. ин-та. - 1928. - Т.3. - Вып. 4. – С.1-128.

114. Шидловский, А. Б. Материалы по фауне гидроидов арктических морей / А. Б. Шидловский // Гидроиды Белого моря у берегов Соловецких островов. Ч. 1. - Харьков, 1901. - 276 с.

115. Ушаков, П.В. К нахождению *Cladocarpus formosus* Allm. (*Aglaopheniidae*, *Hydroida*) в Кольском заливе / П.В. Ушаков // Труды Мурманской биологической станции. - М.-Л.: Изд. Акад. Наук, 1948. -Т. 1. - С. 286-287.

116. Ушаков, П.В. Фауна Охотского моря и условия ее существования / П.В. Ушаков. – М. – 1953. – 459 с.

117. Филатова, З.А. Количественный учет донной фауны юго-западной части Баренцева моря / З.А. Филатова // Тр. ПИНРО. – 1938. - Вып. 2. - С. 3-58.

118. Akhavan, R. Geostatistically estimation and mapping of forest stock in a natural unmanaged forest in the Caspian region of Iran / R. Akhavan, H. Kia-Daliri, V. Etemad // *Caspian J. Env.Sci.* – 2015. – V. 13(1). – P. 61-74.
119. Arai, M.N. Hydromedusae of British Columbia and Puget Sound / M.N. Arai, A. Brinckman-Voss // *Can. Bull. Aquatic Sci.* – 1980. - № 204. – P. 1-192.
120. Billard, A. Revision d'une partie de la collection des hydroïdes du British Museum / A. Billard // *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie.* – 1910. T.1 (9). – P. 1–67.
121. Bonnevie, K. Zur Systematik der Hydroïden / K. Bonnevie // *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie.* – 1989. - № 63. – P. 465-495.
122. Bouillon, J. Essai de classification des hydropolypes - hydromeduses (Hydrozoa – Cnidaria) / J. Bouillon // *Indo – Malayan Zoology.* – 1985. – V. 2. – P. 29 – 243.
123. Bouillon, J. An introduction to Hydrozoa / J. Bouillon, C. Gravili, F. Pages, J.M. Gili, F. Boero // *Memoires du Museum national d'Histoire naturelle.* – 2006. – V. 194. – P. 3-591.
124. Broch, H. Hydroidundersuchungen I. Tectophore Hydroïden von dem nördlichen Norwegen nebst bemerkungen über die variation und artbegrenzung der nordischen Lafoëa-Arten / H. Broch / *Tromse museums årshefter.* – 1908. – 29. – P. 27-40.
125. Broch, H. Die Hydroïden der arktischen Meere / H. Broch // *Fauna Arctica.* - 1910. – V. 5(1) - P. 129 – 248.
126. Broch, H. Hydroïda (Part I) / H. Broch // *Danish. Ingolf Exped.* – 1916. - V. 5(6). - 66 p.
127. Broch, H. Hydroïda (Part II) / H. Broch // *Danish. Ingolf*
128. *Exped.* - 1918. – V. 5(7). - 205 p.
129. Calder, D.R. Thecate hydroids from the shelf waters of Northern Canada / D.R. Calder // *Journal fisheries research board of Canada.* - 1970. - V. 27(9). – P. 1501-1547.

130. Clark, S.F. The hydroids of the Pacific coast of the United States, south of Vancouver Island / S.F. Clark // With a report upon those in the Museum of Yale College. Transact. Connecticut Acad. Arts Sci. – 1876. - № 3. – P. 249-264.

131. Collins, A.G. Phylogeny of Capitata and Corynidae (Cnidaria, Hydrozoa) in light of mitochondrial 16S rDNA data / A.G. Collins, S. Winkelmann, H. Hadrys, B. Schierwater // Zoologica Scripta. - 2004. – V. 34(1). – P. 91-99.

132. Cornelius, P.F.S. A revision of the species of Lafoeidae and Haleciidae (Coelenterata: Hydroida) recorded from Britain and nearby seas / P.F.S. Cornelius // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool. - 1975. – V. 28(8). - P. 373-426.

133. Cornelius, P.F.S. A revision of the species of Sertulariidae (Coelenterata, Hydroidea) recorded from Britain and nearby seas / P.F.S. Cornelius // Bulletin of the British Museum (Natural History). (Zoology Series). – 1979. – V. 34. – P. 243 – 321.

134. Cornelius, P.F.S. North-West European Thecate Hydroids and their medusae. Part 1: Laodiceidae to Haleciidae / P.F.S. Cornelius - Synopses of the British Fauna (New Series). – 1995a. - № 50. – P. 1-347.

135. Cornelius, P.F.S. North-West European Thecate Hydroids and their medusae. Part 2: Sertulariidae to Campanulariidae / P.F.S. Cornelius - Synopses of the British Fauna (New Series). – 1995b. - № 50. – P. 1-386.

136. D'Urban, F.L.S. The Zoology of Barents Sea / F.L.S. D'Urban / The Annals and Magazine of Natural History. - 1880. - Ser. 5(VI). - № 34. - 253 – 277.

137. Ellis, J. The natural history of many curious and uncommon zoophytes, collected from various parts of the globe by the late John Ellis, Esq. F.R.S. Soc. Reg. Upsal. Soc. Author of the natural history of English corallines, and other wirks. Systematically arranged and described by the late Daniel Solander, M.D. F.R.S.& c. with sixty-two plates engraven by principal artists / J. Ellis, D. Solander. - London: Benjamin White and Peter Elmsly, 1786. – P. 1-206.

138. Fleming, J. Observations on the natural history of *Sertularia gelatinosa* of Pallas / J. Fleming // *Edinburgh Philosophical Journal*. – 1820. - № 2. – P. 82-89.

139. Fleming, J. A history of British Animals / J. Fleming. - Edinburg, Bell and Bradfute, and London: J. Duncan, 1828. – 565 p.

140. Forbes, E. Natural Hystory of the European Seas / E. Forbes // R.Gödwin-Austen (Eds.)/ - London: 1859. - 306 p.

141. Fraser, C.McL. Hydroids of the Pacific coast of Canada and the united States / C.McL. Fraser. – Toronto: Univ. Toronto Press, 1937. – 208 p.

142. Fraser, C.McL. Hydroids of the Atlantic coast of North America / C.McL. Fraser. – Toronto: Univ. Toronto Press, 1944. – 451 p.

143. García Carrascosa, A.M. Cnidarios bentonicos de las Islas Columbretes / A.M. García Carrascosa, J.V. Escarti, R. Silvestre // L.A. Alonso Matilla, J.L. Carretero & A.M. García-Carrascosa (Eds.)/ - Islas Columbretes. Contribución al estudio de su medio natural. – València: 1987. – P. 363-389.

144. Jäderholm, E. Die Hydroiden des sibirischen Eismeeres, gesammelt von der Russischen Polar Expedition 1900 – 1903 / E. Jäderholm / *Mem. Acad. Sci. - St. Petersburg*. - 1908. – Ser. 8. - V. 18 (12). - 26 p.

145. Jäderholm, E. Northern and Arctic Invertebrates in the collection of the Swedish State Museum. IV. Hydroiden / E. Jäderholm // *Kung. Svenska Vetensk. - Akad. Handl.* 1909. - B. 45(1). - P. 1-124.

146. Hartmeyer, R. Die geographische Verbreitung des Asscidien / R. Hartmeyer // *Verh. d. Deutsch. Zool. Gesell.* – Leipzig, 1911. - P. 95 – 109.

147. Hofsten, N. Die Echinoderrmen des Eisfjords / N. Hofsten // *Kungl. Svensk. Vetenskaps Ak. Handl.*, 1915.Bn. 54, № 2. – P. 1-282.

148. Kirchenpauer, G.H. Nordische Gattungen und Arten von Sertulariiden / G.H. Kirchenpauer // *Abh. Gebiete Naturwiss.* – Hamburg, 1884. - № 8. – P. 3-54.

149. Korablev, A. Climatological Atlas of the Nordic Seas and Northern North Atlantic / A. Korablev, A. Smirnov, O.K. Baranova // D. Seidov and A.R. Parsons (Eds.). NOAA Atlas NESDIS. -77. – 122 p.
150. Kramp, P.L. Report on the hydroids collected by the “Danmark” Expedition at North-East Greenland / P.L. Kramp // Meddel. Grønland. - № 45. – P. 341-396.
151. Kubota, S. Notes on the nematocysts of Japanese hydroids, I / S. Kubota // J.Fac. Sci. Hokkaido Univ. - Sapporo, 1976. – Ser. 6. - № 20(2). – P.230-243.
152. Lepechin, J.J. Novae Pennatulae et Sertularia species / J.J. Lepechin // Acta Acad. Sci. – 1781. – V. 2. – P. 136-138.
153. Limits of Oceans and Seas. Special Publication № 23. 3rd Edition 1953. – Monte-Carlo: International Hydrographic Organization - 1953. 42 p.
154. Linko A. Über den Bau der Augen bei den Hydromedusen / A. Линко // Отд. Физ.-мат., Зап. Акад. наук - 1900. – Сер. 8. - № 10(3). – P. 1-23.
155. Linko A. Beitrag zur Kenntnis der Hydromedusen / A. Линко // Zool. Anz. – 1902. – V. 25(664). – P. 162-164.
156. Linko A. Zoologische Studien im Barents-Meere Hydromedusen / A. Линко // Zool. Anz. – 1904. – V. 28(16). – P. 210-220.
157. Linnaeus, C. Systema naturae. Tenth edition / C. Linnaeus // Holmiae (Stockholm): L. Salvii, 1758. - V. 1. – 824 p.
158. List of species of free-living invertebrate of Eurasian Arctic seas adjacent deep waters / Sirenko B. I. (Eds.) // СПб: Исследования фауны морей. – 2001. - Т 51 (59). – 129 с.
159. Mereschowsky, C. New Hydroida from Ochotsk, Kamtchatka and other parts of the North Pacific Ocean / C. Mereschowsky // Ann. Mag. Nat. Hist. – 1878. – Ser. 5. - № 2. – P. 239-339.

160. Moore, M.N. The quantitative cytochemical effects of three metal ions on lysosomal hydrolase of a hydroid / M.N. Moore, A.R.D. Stebbing // J. Mar. Biol. Ass. U.K. - 1976. - V. 56. - P. 995-1005.

161. Morisita, M. Measuring the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns / M. Morisita // Mem .Fac. Sci. Kyushu Univ. — 1959. — Ser. E 2. — P.215-235.

162. Naumov, D.V. Hydroids and hydromedusae of the U.S.S.R. Fauna S.S.S.R. / D.V. Naumov // Israel Program for scientific translation. – Jerusalem: 1969. - 463 p.

163. NCSS. Statistical Analysis & Graphics Software NCSS, LLC. Kaysville, Utah, USA. – 2020.

164. Nuting, C.C. American Hydroids. Part 2. Sertulariidae / C.C. Nuting // Smithsonian institution. U.S. National Museum. Special Bulletin. - № 4(2). - Washington: 1904. – 1-325 p.

165. Nuting, C.C. Hydroids of the Expedition / C.C. Nuting // Harriman Alaska Expedition. – NY: 1905 / Washington: 2010 – V.13. – P. 175-209.

166. Orejas, C. Feeding ecology and trophic impact of the hydroid *Obelia dichotoma* in the Kongsfjorden (Spitsbergen, Arctic) / C. Orejas, S. Rossi, À. Peralba, E. Garcia, J.M. Gili, H. Lippert // Polar Biology. – 2013. – V. 36(1). – P. 61-72.

167. Östman C. Two types of nematocysts in Campanulariidae (Cnidaria, Hydrozoa) studied by light and scanning electron microscopy / C. A. Östman // Zoological Scr. – 1979. –V. 8. – P. 5-12.

168. Östman, C. Nematocysts and taxonomy in *Laomedea*, *Gonothyraea* and *Obelia* (Hydrozoa, Campanulariidae) / C. A. Östman // Zool. Scripta. - 1982. –V. 8- P. 5-12.

169. Östman, C. Nematocysts and their value as taxonomic parameters within the Campanulariidae (Hydrozoa). A review based on light and scanning electron microscopy / C. A. Östman // S.D. Stepanjants (Eds.) *Obelia* (Cnidaria, Hydrozoa). Phenomenon. Aspects of investigations. Perspectives of employment / *Zoosist. Rossica.* – 1999. - № 1. – P. 17-28

170. Östman, C. A. guideline to nematocyst nomenclature and classification, and some notes on the systematic value of nematocysts / C. A. Östman // C. E. Mills, F. Boero, A. Migotto & J. M. Gili (Eds.) / *Trends in Hydrozoan biology – IV* / - *Scientia Marina.* – 2000. - 64 (suppl. 1). – P. 31-46.

171. Östman, C. Nematocysts in *Tubularia larynx* (Cnidaria, Hydrozoa) from Scandinavia and the northern coast of Spain / C. Östman, M. Myrdal, P. Nyvall, J. Lindström, M. Björklund, A. Aguirre // *Scientia Marina.* – 1995. – V. 59. – P. 165-179.

172. Pallas, P.S. *Elenchus zoophytorum sistens generum adumbrationes generatiorum et specierum cognatarum succinctas descriptiones cum selectis auctorum synonymis* / P.S. Pallas // *Hagae Comitum.* - 1766. - № 16. – P. 17 – 451.

173. PANGAEA. Data publisher for earth & environmental science. - 2020.

174. Ronowicz, M. Benthic hydroids (Cnidaria: Hydrozoa) from Svalbard waters – biodiversity and distribution / M. Ronowicz // *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* - 2007 – V. 87. – P. 1089-1094.

175. Ronowicz, M. *Halecium arcticum* (Cnidaria: Hydrozoa) a new species of hydroid from Spitsbergen / M. Ronowicz, P. Schuchert // *Zootaxa.* – 2007. - № 1549. – P. 55-62.

176. Ronowicz M. Factors influencing hydroids (Cnidaria: Hydrozoa) biodiversity and distribution in Arctic kelp forest / M. Ronowicz, M. Włodarska-Kowalczyk, P. Kuklinski // *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* – 2008. – V. 88(8). – P. 1567-1575.

177. Ronowicz, M. Patterns of hydroid (Cnidaria, Hydrozoa) species richness and distribution in an Arctic glaciated fjord / M. Ronowicz, M. Włodarska-Kowalczyk, P. Kuklinski // *Polar. Biol.* – 2011. – V. 34. – P. 1437-1445.

178. Ronowicz, M. Hydroid epifaunal communities in Arctic coastal waters (Svalbard): effects of substrate characteristics / M. Ronowicz, M. Włodarska-Kowalczyk, P. Kuklinski // *Polar. Biol.* – 2013. - № 36. – P. 705-718.

179. Romanes, G.J. An account of some new species, varieties and monstrous forms of medusa. I / G.J. Romanes / *J. Linn. Soc., Zool.* – 1876. -№ 12. – P. 524-531.

180. Sars, G.O. Bidrag til Kundskaben om dyrelivet paa vore Havbanker / G.O. Sars // *Forh. Vidensk. Selsk. Kristiana (1872): 1873* – P. 72 – 119.

181. Sars, G.O. Bidrag til Kundskaben om Norges Hydroider / G.O. Sars // *Forh. Vidensk. Selsk. Kristiana (1873): 1874* – P. 91 – 150.

182. Sars, G.O. Crustacea et Pycnogonida nova in itinere 2do et 3tio expeditionis norvegicae anno 1877 & 78 collecta (Prodromus descriptionis) / G.O. Sars // *Archiv for Matematik og Naturvidenskaber.* - 1879. - V. 4. – P. 427–476.

183. Sars, M. Beretning om en i sommeren 1849 foretagen zoologisk reise i Lofoten og Finmarken / M. Sars // *Nyt Magazin for Naturvidenskaberne.* – 1850 – №9. - P. 110 – 164.

184. Sars, M. Bemaerkinger over fire norske Hydroider / M. Sars // *Forhandl. Vidensk. – Selskab. Christiania 1862.* - 1863 – P. 25 – 39.

185. Sars, M. Nye og mindre kjendte coelenterater / M. Sars // *Fauna Littoralis Norwegiae.* - 3. – 1877. – P. 1–48.

186. Scheuring, L. Die Hydroiden / L. Scheuring// *Untersuchungsfahrt des Reichsforschungsdampfer “Poseidon” in das Barentsmeer im Juni and Juli 1913.* – Helgoland: *Wiss. Meeresuntersuch., 1922.* - № 13(2). – P. 157-179.

187. Schlitzer, R. Ocean Data View. - <http://odv.awi.de>. – 2019.

188. Schuchert, P. Hydroids of Greenland and Iceland (Cnidaria, Hydrozoa) / P. Schuchert // Sarsia. - 2000. - V. 85(5-6). - P. 411-438.

189. Schuchert, P. Hydrozoa (Cnidaria) of Iceland collected by the BIOICE programme / P. Schuchert // Bioscience. - 2001. - V. 53. - 184 p.

190. Schuchert, P. The European athecare hydroids and their medusae (Hydrozoa, Cnidaria): Filifera. Part 2 / P. Schuchert // Revue Suisse De Zoologie. - 2007. - №. 114(2). – P. 195 - 396.

191. Schuchert, P. DNA barcoding of some Pandeidae species (Cnidaria, Hydrozoa, Anthoathecata) / P. Schuchert // Revue suisse de Zoologie. - 2018. - № 125(1). – P. 101-127.

192. Schuchert, P. Identification of the polyp stage of three leptomedusa species using DNA barcoding / P. Schuchert, A. Hosia, L. Leclère // Revue suisse de Zoologie. – 2017. – V. 124(1). – P. 167-182.

193. Stepanjants, S.D. Hydrozoa of the Eurasian arctic seas / S.D. Stepanjants // Y. Herman (Eds.) / The Arctic seas. Climatology, Oceanography, Geology, and Biology. - New York: Van Ostrand Reinhold Co. / 1989. – P. 397 – 430.

194. Stepanjants, S. D. Cnidaria, Subphylum Meduzozoa / S. D. Stepanjants / Sirenko B. I. (Eds.): List of species of free-living invertebrate of Eurasian Arctic seas adjacent deep water. // СПб: Исследования фауны морей. – 2001. - Т 51(59). – 32-35.

195. Stepanjants, S.D. The genus *Gymnogonos* (Anthoathecata: Capitata: Corymorphidae) – redescription of known species and description of a new species from the north Pacific / S.D. Stepanjants, A. Svoboda // J. Mar. Biol. Ass. – UK: 2008. – V. 88. - P. 1619-1629.

196. Torrey H.B. The Hydroida of the Pacific Coast of North America / H.B.Torrey / University of California Publications Zoology. - 1902. – V. 1. – P. 1-104.

197. Variability and management of large marine ecosystems / K. Sherman, L.M. Alexander (Eds.). - AAAS Selected Symposium 99. – Boulder, CO: Westview Press Inc., 1986. - 319 p.

198. Vervoort W. Hydrozoa (C 1) A. Hydropolipen / W. Vervoort // Fauna Nederland. – 1946. - V. 14. – P. 1-336.

199. Vervoort W. The Marine Fauna of New Zealand: Leptothecata (Cnidaria: Hydrozoa) (Thecate Hydroids) / W. Vervoort, J.E. Watson // NIWA Biodiversity Memoir. – 2003. - V. 119. – P. 1-538.

200. Voronkov, A. Hydrozoan diversity on hard bottom in Kongsfiorden, Svalbard / A. Voronkov, S. Stepanjants, H. Hop // Journ. Mar. Biol. Assoc. UK. - 2010. – V. 90(7). – P. 1337–1352.

201. Wold, H. Estimation of principal components and related models by iterative least squares / H. Wold // Multivariate analysis. – Academic Press: 1966. – P. 391-420.

202. Wold, H. Soft modelling by latent variables: the non-linear iterative partial least squares (NIPALS) approach / H. Wold // Journal of Applied Probability. – Cambridge University Press: 1966, V. 12(S1). – P. 117-142.

203. WoRMS Editorial Board. World Register of Marine Species [Electronic resource]. – 2021. – Available online at URL: <https://www.marinespecies.org> at VLIZ. doi:10.14284/170

204. Wu, C. F. G. On the convergence properties of the EM algorithm / C. F. G. Wu // The Annals of Statistics. — 1983. — №. 11. — P. 95–103.

205. Yamada, M. An epizoic athecate hydroid attached to the oyster body. / M. Yamada // Annotationes Zoologicae Japonenses. - 1950. – V. 23(3). – P. 117-118.

206. Yamada, M. Hydroid fauna of Japanese and its adjacent waters / M. Yamada // Publ Akkeshi mar. biol. Stat. - 1959. – V. 9. – P. 1-101.

207. 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. - № 1. - Murmansk/Bergen/Tromsø: 2019. – P. 113-120.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 1. Список видов для Hydrozoa (Cnidaria) Баренцева моря (жирным шрифтом выделены виды, встреченные в сборах автора за период с 2003 по 2019 гг.)

Отряды / Orders 3)	Семейства / Families	Роды / Genera (72)	Виды / Species (145)	Тип ареала
Anthoathecata	Hydractiniidae	<i>Hydractinia</i> Van Beneden, 1844	<i>Hydractinia monocarpa</i> Allman, 1876	Шб-а.ц.
			<i>Hydractinia carica</i> Bergh, 1887	Шб-а.ц.
			<i>Hydractinia echinata</i> (Fleming, 1828)	Суб.б-а.
		<i>Podocoryna</i> M. Sars, 1846	<i>Podocoryna carnea</i> M. Sars, 1846	Атл.суб.б.
		<i>Clavactinia</i> Thornely, 1904	<i>Clavactinia serrata</i> (Kramp, 1943)	А.ц.
		<i>Clava</i> Gmelin, 1788	<i>Clava multicornis</i> (Forskål, 1775)	Атл.шб-а.
		<i>Schuchertinia</i> Miglietta, McNally & Cunningham, 2010	<i>Schuchertinia allmanii</i> (Bonnievie, 1898)	Шб-а.ц.
	Cordylophoridae	<i>Rhizogeton</i> Agassiz, 1862	<i>Rhizogeton nudus</i> Broch, 1909	Атл.вб-а.
			<i>Rhizogeton fusiformis</i> L. Agassiz, 1862	Амфб.
		<i>Cordylophora</i> Allman, 1844	<i>Cordylophora caspia</i> (Pallas, 1771)	Панок.
	Oceaniidae	<i>Similomerona</i> Schuchert, 2004	<i>Semilomerona nematophora</i> (Antsulevich, 1986)	А.евраз.
	Pandeidae	<i>Halitholus</i> Hartlaub, 1914	<i>Halitholus yoldiaearticae</i> (Birula, 1897)	А.ц.
		<i>Neoturris</i> Hartlaub, 1914	<i>Neoturris pileata</i> (Forsskål, 1775)	Суб.б-а. ц.?
	Bougainvilliidae	<i>Dicoryne</i> Allman, 1859	<i>Dicoryne conferta</i> (Alder, 1856)	Атл.суб.б.
		<i>Bougainvillia</i> Lesson, 1830	<i>Bougainvillia superciliaris</i> (L. Agassiz, 1849)	Суб.б-а.
			<i>Bougainvillia muscus</i> (Allman, 1863)	Атл.суб.б.
		<i>Rhizorhagium</i> M. Sars, 1874	<i>Rhizorhagium roseum</i> M. Sars, 1874	Шб-а.ц.
	Eudendriidae	<i>Eudendrium</i> Ehrenberg, 1834	<i>Eudendrium rameum</i> (Pallas, 1766)	Суб.б-а.
			<i>Eudendrium ramosum</i> (L., 1758)	Суб.б-а.

			<i>Eudendrium capillare</i> Alder, 1857	Суб.б-а.
			<i>Eudendrium insigne</i> Hincks, 1861	Атл.шб-а.?
			<i>Eudendrium album</i> Nutting, 1898	Вб-а.
			<i>Eudendrium unispinum</i> (Schuchert, 2008)	Атл.шб-а.
			<i>Eudendrium arbuscula</i> (Wright, 1859)	Атл.шб-а.?
			<i>Eudendrium vaginatum</i> Allman, 1863	Амфб.
	Tubulariidae	<i>Tubularia</i> Linnaeus, 1758	<i>Tubularia indivisa</i> L., 1758	Суб.б-а.
			<i>Tubularia regalis</i> Boeck, 1869	А.ц.
		<i>Ectopleura</i> L. Agassiz, 1862	<i>Ectopleura larynx</i> (Ellis & Solander, 1786)	Суб.б-а.
		<i>Hybocodon</i> L. Agassiz, 1860	<i>Hybocodon prolifer</i> Agassiz, 1860	Суб.б-а.
	Corymorphidae	<i>Euphysa</i> Forbes, 1848	<i>Euphysa flammea</i> (Hartlaub, 1902)	Шб-а.ц.
			<i>Euphysa aurata</i> Forbes, 1848	Суб.б-а.
		<i>Gymnogonos</i> Bonnevie, 1898	<i>Gymnogonos crassicornis</i> Bonnevie, 1898	Атл.вб-а.евр
		<i>Corymorpha</i> M. Sars, 1835	<i>Corymorpha glacialis</i> M. Sars, 1860	Вб-а.
			<i>Corymorpha groenlandica</i> (Allman, 1876)	Вб-а.ц.
	Corynidae	<i>Coryne</i> Gaertner, 1774	<i>Coryne pusilla</i> Gaertner, 1774	Суб.б-а.
			<i>Coryne hincksii</i> Bonnevie, 1898	Атл.шб-а.
		<i>Stauridiosarsia</i> Mayer, 1910	<i>Stauridiosarsia producta</i> (Wright, 1858)	Атл.шб.
		<i>Sarsia</i> Lesson, 1843	<i>Sarsia lovenii</i> (M. Sars, 1846)	Атл.шб.
			<i>Sarsia tubulosa</i> (M. Sars, 1835)	Суб.б-а.
			<i>Sarsia princeps</i> (Haeckel, 1879)	Вб-а.ц.
	Candelabridae	<i>Monocoryne</i> Broch, 1910	<i>Monocoryne gigantea</i> (Bonnevie, 1898)	А.евраз.
		<i>Candelabrum</i> de Blainville, 1830	<i>Candelabrum phrygium</i> (Fabricius, 1780)	Шб-а.ц.
	Boreohydridae	<i>Plotocnide</i> Wagner, 1885	<i>Plotocnide borealis</i> Wagner, 1885	Шб-а.ц.
	Protohydridae	<i>Protohydra</i> Greeff, 1869	<i>Protohydra leuckarti</i> Greeff, 1870	Амфб.
	Acaulidae	<i>Acaulis</i> Stimpson, 1854	<i>Acaulis primarius</i> Stimpson, 1854	Атл.вб.

	Cladonematidae	<i>Cladonema</i> Dujardin, 1843	<i>Cladonema radiatum</i> Dujardin, 1843	Атл.тр-шб.
Leptothecata	Melicertidae	Melicertum L. Agassiz, 1862	<i>Melicertum octocostatum</i> (M. Sars, 1835)	Амфб.
	Campanulariidae	<i>Campanularia</i> Lamarck, 1816	<i>Campanularia volubilis</i> (Linnaeus, 1758)	Суб.б-а.
			<i>Campanularia groenlandica</i> Levinsen, 1893	Вб-а.ц.
			<i>Campanularia crenata</i> Allman, 1876	Вб-а.ц.
		<i>Orthopyxis</i> L. Agassiz, 1862	<i>Orthopyxis integra</i> (MacGillivray, 1842)	Панок.
		<i>Clytia</i> Lamouroux, 1812	<i>Clytia gracilis</i> (Sars, 1850)	Панок.
		<i>Obelia</i> Péron & Lesueur, 1810	<i>Obelia longissima</i> (Pallas, 1766)	Панок.
			<i>Obelia geniculata</i> (Linnaeus, 1758)	Амфб.
		<i>Hartlaubella</i> Poche, 1914	<i>Hartlaubella gelatinosa</i> (Pallas, 1766)	Амфб.
		<i>Gonothyrea</i> Allman, 1864	<i>Gonothyrea loveni</i> (Allman, 1859)	Атл.суб.б-а.
			<i>Gonothyrea hyalina</i> Hincks, 1866	Шб-а.ц.
		<i>Laomedea</i> Lamouroux, 1812	<i>Laomedea flexuosa</i> Alder, 1857	Атл.суб.б.
		<i>Rhizocaulus</i> Stechow, 1919	<i>Rhizocaulus verticillatus</i> (Linnaeus, 1758)	Шб-а.ц.
	Lafoeidae	<i>Lafoea</i> Lamouroux, 1821	<i>Lafoea dumosa</i> (Fleming, 1820)	Панок.
			<i>Lafoea fruticosa</i> (M. Sars, 1850)	Панок.
			<i>Lafoea grandis</i> Hincks, 1874	Шб-а.ц.
		<i>Filellum</i> Hincks, 1868	<i>Filellum serpens</i> (Hassall, 1848)	Панок.
			<i>Filellum parasiticum</i> (Antsulevich, 1987)	Амфб.
		<i>Grammaria</i> Stimpson, 1853	<i>Grammaria abietina</i> (Sars, 1850)	Панок.
			<i>Grammaria immersa</i> Nutting, 1901	Шб-а.ц.
			<i>Grammaria borealis</i> (Levinsen, 1893)	Амфб.
	Zigophylacidae	<i>Zigophylax</i> Quelch, 1885	<i>Zigophylax pinnata</i> (G. O. Sars, 1874)	Атл.шб.
	Bonneviellidae	<i>Bonneviella</i> Broch, 1909	<i>Bonneviella grandis</i> (Allman, 1876)	Амфб.
	Campanulinidae	<i>Lafoeina</i> Sars, 1874	<i>Lafoeina maxima</i> Levinsen, 1893	Вб-а.ц.
			<i>Lafoeina tenuis</i> G. O. Sars, 1874	Суб.б-а.

		<i>Calycella</i> Hincks, 1864	<i>Calycella syringa</i> (Linnaeus, 1767)	Суб.б-а.
		Campanulina Van Beneden, 1847	<i>Campanulina pumila</i> (G.O. Sars, 1874)	Атл.суб.б.
		<i>Opercularella</i> Hincks, 1868	<i>Opercularella lacerata</i> (Johnston, 1847)	Атл.суб.б.
		<i>Tetrapoma</i> Levinsen, 1893	<i>Tetrapoma quadridentatum</i> (Hincks, 1874)	Вб-а.ц.
	Eirenidae	<i>Eutonina</i> Hartlaub, 1897	<i>Eutonina indicans</i> (Romanes, 1876)	Амфб.
	Laodiceidae	<i>Ptychogena</i> A. Agassiz, 1865	<i>Ptychogena lactea</i> Agassiz, 1865	Шб-а.ц.
			<i>Ptychogena crocea</i> Kramp & Damas, 1925	Вб-а.ц.
		<i>Staurostoma</i> Haeckel, 1879	<i>Staurostoma mertensii</i> (Brandt, 1834)	Суб.б-а.
	Tiarannidae	<i>Modeeria</i> Forbes, 1848	<i>Modeeria rotunda</i> (Q. Et G., 1827)	Суб.б-а.
	Mitrocomidae	<i>Earleria</i> Collins, Ross, Genzano&Mianzan, 2006	<i>Earleria panicula</i> (G.O. Sars, 1874)	Суб.б-а.
		<i>Mitrocomella</i> Haeckel, 1879	<i>Mitrocomella polydiademata</i> (Romanes, 1876)	Шб-а.ц.
	Tiaropsidae	<i>Tiaropsis</i> Agassiz, 1849	<i>Tiaropsis multicirrata</i> (M. Sars, 1835)	Шб-а.ц.
	Sertulariidae	<i>Dynamena</i> Lamouroux, 1812	<i>Dynamena pumila</i> (L., 1758)	Атл.шб.
		<i>Diphasia</i> Agassiz, 1862	<i>Diphasia rosacea</i> (Linnaeus, 1758)	Атл.Суб.б.
			<i>Diphasia fallax</i> (Johnston, 1847)	Атл.вб.
		<i>Tamarisca</i> Kudelin, 1914	<i>Tamarisca tamarisca</i> (L., 1758)	Атл.вб.
		<i>Sertularella</i> Gray, 1848	<i>Sertularella gigantea</i> Hincks, 1874	Вб-а.ц.
			<i>Sertularella polyzonias</i> (Linnaeus, 1758)	Троп.шб.
			<i>Sertularella tenella</i> (Alder, 1857)	Амфб.
			<i>Sertularella rugosa</i> (L., 1758)	Амфб.
		<i>Symplectoscyphus</i> Marktanner-Turneretscher, 1890	<i>Symplectoscyphus tricuspидatus</i> (Alder, 1856)	Шб-а.ц.
			<i>Symplectoscyphus pinnatus</i> (Clark, 1877)	Амфб.
		<i>Sertularia</i> Linnaeus, 1758	<i>Sertularia tenera</i> G. O. Sars, 1874	Вб-а.ц.
			<i>Sertularia cupressina</i> Linnaeus, 1758	Амфб.
			<i>Sertularia plumosa</i> (Clark, 1876)	Вб-а.ц.
			<i>Sertularia schmidti</i> Kudelin, 1914	А.евраз.

			<i>Sertularia cupressoides</i> Clark, 1876	Тих.вб-а.
			<i>Sertularia brashnikowi</i> Kudelin, 1914	Амфб.
			<i>Sertularia mirabilis</i> (Verrill, 1873)	Вб-а.ц.
			<i>Sertularia albimaris</i> Mereschkowsky, 1877	Атл.вб-а.
			<i>Sertularia robusta</i> (Clark, 1876)	Вб-а.
			<i>Sertularia argentea</i> L., 1758	Атл.шб.
		<i>Abietinaria</i> Kirchenpauer, 1884	<i>Abietinaria abietina</i> (Linnaeus, 1758)	Шб-а.ц.
			<i>Abietinaria fusca</i> (Johnston, 1847)	Атл.вб.
			<i>Abietinaria filicula</i> (Ellis & Solander, 1786)	Амфб.
			<i>Abietinaria thuiarioides</i> (Clark, 1876)	Вб-а.ц.
			<i>Abietinaria pulchra</i> (Nutting, 1904)	Вб-а.ц.
		<i>Thuiaria</i> Fleming, 1828	<i>Thuiaria thuja</i> (Linnaeus, 1758)	Амфб.
			<i>Thuiaria arctica</i> (Bonnievie, 1899)	Атл.вб-а.
			<i>Thuiaria carica</i> Levinsen, 1893	Вб-а.ц.
			<i>Thuiaria obsoleta</i> (Lepechin, 1781)	Атл.вб-а.
			<i>Thuiaria alternitheca</i> Levinsen, 1893	Атл.вб-а.
			<i>Thuiaria articulata</i> (Pallas, 1766)	Шб-а.ц.
			<i>Thuiaria lonchitis</i> Ellis & Solander, 1786	Атл.шб-а.
			<i>Thuiaria laxa</i> Allman, 1874	Шб-а.ц.
			<i>Thuiaria breitfussi</i> (Kudelin, 1914)	Амфб.
			<i>Thuiaria cupressoides</i> (Lepechin, 1783)	Вб-а.
			<i>Thuiaria ochotensis</i> (Mereschkowsky, 1878)	Амфб.
			<i>Thuiaria triserialis</i> (Mereschkowsky, 1878)	Амфб.
		<i>Hydrallmania</i> Hincks, 1868	<i>Hydrallmania falcata</i> (Linnaeus, 1758)	Атл.шб-а.
	Haleciidae	<i>Halecium</i> Halecium Oken, 1815	<i>Halecium halecinum</i> (Linnaeus, 1758)	Суб.б-а.
			<i>Halecium textum</i> Kramp, 1911	Суб.б-а.

			<i>Halecium arcticum</i> (Ronowicz & Schuchert, 2007)	Вб-а.?
			<i>Halecium beanii</i> (Johnston, 1838)	Панок.
			<i>Halecium labrosum</i> Alder, 1859	Суб.б-а.
			<i>Halecium birulai</i> Spassky, 1929	Атл.вб.
			<i>Halecium muricatum</i> (Ellis & Solander, 1786)	Шб-а.ц.
			<i>Halecium corrugatum</i> Nutting, 1899	Амфб.
			<i>Halecium curvicaule</i> Lorenz, 1886	Вб-а.ц.
			<i>Halecium tenellum</i> Hincks, 1861	Панок.
			<i>Halecium marsupiale</i> Bergh, 1887	Вб-а.
			<i>Halecium mirabile</i> Schydloowsky, 1902	А.евраз.
			<i>Halecium minutum</i> Broch, 1903	Вб-а.ц.
			<i>Halecium groenlandicum</i> Kramp, 1911	Вб-а.ц.
	Halopteriidae	<i>Schizotricha</i> Allman, 1883	<i>Schizotricha variabilis</i> Bonnevie, 1899	Атл.вб.
			<i>Schizotricha polaris</i> Naumov, 1960	Атл.вб.
	Aglaopheniidae	<i>Cladocarpus</i> Allman, 1874	<i>Cladocarpus integer</i> (G. O. Sars, 1874)	Атл.вб.
			<i>Cladocarpus formosus</i> Allman, 1877	Амфб.
		<i>Nematocarpus</i> Broch, 1918	<i>Nematocarpus ramuliferus</i> (Allman, 1874)	Атл.вб.
	Plumulariidae	<i>Nemertesia</i> Lamouroux, 1812	<i>Nemertesia antennina</i> (Linnaeus, 1758)	Троп.шб.
			<i>Nemertesia norvegica</i> (Sars, 1873)	Суб.б.
	Halopterididae	<i>Polyplumaria</i> Sars, 1874	<i>Polyplumaria gracillima</i> (Sars, 1873)	Атл.шб.
	Aglaopheniidae	<i>Aglaophenopsis</i> Fewkes, 1881	<i>Aglaophenopsis bonnevieae</i> (Jäderholm, 1909)	Атл.вб.
Limnomedusae	Monobrachiidae	<i>Monobrachium</i> Mereschkowsky, 1877	<i>Monobrachium parasitum</i> Mereschkowsky, 1877	Шб-а.ц.

Таблица 2. Сводная таблица обнаружений редких и новых (выделены подчеркиванием) для Баренцева моря видов Hydrozoa (Cnidaria) в сборах за период с 2003 по 2017 гг.

Жизненная форма	НИС	№ станции	Координаты	Дата	Глубина, м	Т-ра, °С	Соленость, ‰	Субстрат	Грунт
<i>Neoturris pileata</i>									
Полип	«Вильнюс»	8	69,39 N 57,25 E	01.09.2017	22.3	4.14	32.46	<i>Mya pseudoarenaria</i> Schlesch, 1931	Мелкий песок
Медуза (взрослая)	«Вильнюс»	102	78,18 N 56,37 E	04.09.2017	132.0	–	–	<i>Nuculana pernula</i> (O.F. Müller, 1779)	Коричневый ил, наилок
<i>Eutonina indicans</i>									
Полип	«Вильнюс»	1	69,46 N 57,50 E	01.09.2017	25.4	3.3	33.11	–	Мелкий песок
Полип	«Вильнюс»	10	69,47 N 57,00 E	02.09.2017	22.1	0.81	33.55	–	Мелкий песок
Полип	«Вильнюс»	12	69,53 N 56,30 E	03.09.2017	31.0	4.37	32.10	Трубка <i>Polychaeta</i>	Мелкий песок, ил, глина
<i>Gymnogonos crassicornis</i>									
Полип	«Ромуальд Муклевич»	39	71,99 N 35,97 E	15.08.2003	261	-0.6	34.89	–	Ил, песок, глина, гравий.
Полип	«Ромуальд Муклевич»	46	68,96 N 37,98 E	17.08.2003	165	7	34.03	–	Илистый песок, гравий (галька).
Полип	«Ромуальд Муклевич»	61	69,01 N 40,04 E	22.08.2003	135	2	34.44	–	Песок, мелкие камни.
<i>Coryne pusilla</i>									
Полип	«Смоленск»	16	69,40 N 51,85 E	14.08.2004	52	0.19	33.73	–	Серозеленая глина
Полип	«Смоленск»	17	69,20 N 52,97 E	14.08.2004	36	–	–	–	Серо-зеленый ил с песком.
Полип	«Смоленск»	20	69,17 N 57,85 E	15.08.2004	20	1.25	33.58	–	Песок.

Полип	«Смоленск»	10	68,10 N 47,55 E	13.08.2004	52	7.02	32.62	–	Песок, ракуша, камни.
<i>Sertularia cupressoides</i>									
Полип	«Смоленск»	22	69,15 N 58,66 E	15.08.2004	14	9.95	30.07	–	–
Полип	«Смоленск»	20	69,17 N 57,85 E	15.08.2004	21	1.25	33.58	–	Песок.
Полип	«Смоленск»	7	68,92 N 46,05 E	12.08.2004	65	2.44	34.05	–	Илистый песок, подстилаящая глина.
<i>Sertularia brashnikowi</i>									
Полип	«Ромуальд Муклевич»	63	68,93 N 39,55 E	22.08.2003	186	2.29	34.43	Трубка <i>Spiochaetopterus typicus</i> M. Sars, 1856.	Илистый песок, галька, трубки <i>Spiochaetopterus</i> sp.
Полип	«Смоленск»	4	69,63 N 58,70 E	31.08.2006	26	4.78	33.42	–	Мелкий песок, глина.
Полип	«Смоленск»	6	68,99 N 60,01 E	01.09.2006	8	10.03	25.35	–	Илистый песок.
<i>Thuiaria triserialis</i>									
Полип	«Фритъоф ансен»	51	76,00 N 21,49 E	30.09.2005	40	3.3	34.58	–	Камни, ракуша.
Полип	«G.O. Sars»	315	74,04 N 25,59 E	26.09.2006	444	3.84	35.05	–	–

Таблица 3. Типы ареалов Hydrozoa обитающих в Баренцевом море, и их объединение в группы.

Название составной биогеографической группы (используемое сокращение)	Типы ареалов, объединенные в составные группы (используемое сокращение)
Арктические (А)	арктические циркумполярные (А.ц.); арктические евразийские (А.евр.)
Бореально-арктические (Б-а)	атлант. высокобореально-арктические (Атл.вб-а.); тихоок. высокобореально-арктические (Тих.вб-а.); атлант. высокобореально-арктические евраз. (Атл.вб-а.евр.); высокобореально-арктические (Вб-а); высокобореально-арктические циркумпол. (Вб-а.ц.); атлант. широкобореально-арктические (Атл.шб-а.); широкобореально-арктические циркумпол. (Шб-а.ц.); атлант. субтропические бореально-арктические (Атл.суб.б-а.); субтропические бореально-арктические (Суб.б-а.)
Бореальные (Б)	атлант. высокобореальные (Атл.вб.); атлант. широкобореальные (Атл.шб.); атлант. субтропическо-бореальные (Атл.суб.б.); субтропическо-бореальные (Суб.б.); атлант. тропические широкобореальные (Атл.тр.шб.); тропические широкобореальные (Тр.шб.)
Амфибореальные (Амфб.)	амфибореальные (Амфб.)
Панокеанические (Панок.)	панокеанические (Панок.)