



УДК 591.9

## 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\* и С.Г. Денисенко

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: zhuravliova@zin.ru

Представлена 16 апреля 2020; после доработки 30 августа 2020; принята 5 декабря 2020.

### РЕЗЮМЕ

В работе рассматривается биоразнообразие, распределение и биогеографический состав фауны Hydrozoa Баренцева моря. При анализе были использованы материалы, собранные в Баренцевом море в экспедициях с 2003 по 2008 гг. Были обнаружены 78 видов гидрополипов, принадлежащих к 37 родам, 16 семействам и 3 отрядам. Из них 7 видов встречаются более чем на 10% всех станций и образуют порядка 75% суммарной биомассы группы в водоеме. По биогеографическим характеристикам они могут быть объединены в 6 крупных групп, но основу фауны Hydrozoa составляют бореально-арктические и бореальные виды, заходящие в Арктику. Наиболее богаты в видовом отношении фауны юго-западного, северо-западного и юго-восточного районов, наиболее обедненная – в северо-восточном районе. Теоретически предельное количество видов гидроидов, обитающих в Баренцевом море, может достигать ~130. По акватории моря гидрополипы распределяются неравномерно, в зависимости от ряда абиотических факторов. Как показали результаты построения множественной регрессии, наибольшее влияние на биоразнообразие гидроидов оказывает глубина, степень заиленности донных осадков, температура придонного слоя воды, содержание гравия и более крупных фракций в осадках и уклон дна. На показатели биомассы влияют следующие факторы: глубина, степень заиленности осадков, а также содержание в них гравия и более крупных фракций.

**Ключевые слова:** Баренцево море, биоразнообразие, Hydrozoa, распределение, фауна

## The species composition and distribution of hydropolyps (Hydrozoa) in the Barents Sea and the adjacent section of the Norwegian Sea based on the results of samples from expeditions of PINRO in 2003–2008

N.E. Zhuravleva\* and S.G. Denisenko

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: zhuravliova@zin.ru

Submitted April 16, 2020; revised August 30, 2020; accepted December 5, 2020.

### ABSTRACT

In this work we reported data on the biodiversity, distribution, and biogeographic composition of the Hydrozoa fauna of the Barents Sea. The analysis used materials collected in the Barents Sea on expeditions from 2003 to 2008. Totally 78 species of hydropolyps belonging to 37 genera, 16 families and 3 orders were found. But 7 species had been found in more than 10% of all stations and formed about 75% of the total biomass. According to bioge-

\*Автор-корреспондент / Corresponding author

ographic characteristics, they can be combined into 6 large groups, but the basis of the Hydrozoa fauna consisted of boreal-arctic and boreal species entering the Arctic. The richest species diversity was found in the fauna of the southwestern, northwestern, and southeastern regions, and the poorest in the northeastern region. Theoretically, the limiting number of hydroid species living in the Barents Sea can reach ~130. Hydropolyps are not evenly distributed across the sea, depending on a number of abiotic factors. As was shown by the results of constructing multiple regression, the greatest influence on the hydroid biodiversity was exerted by depth, degree of siltation of bottom sediments, temperature of the bottom layer of water, gravel and coarse fractions in sediments, and gradient of the bottom slope. Biomass indicators depended on depth, degree of siltation of sediments and gravel and larger fractions.

**Key words:** Barents Sea, biodiversity, Hydrozoa, distribution, fauna

---

## ВВЕДЕНИЕ

Гидрополипы – достаточно обычная, но многообразная группа морских гидробионтов, многие из которых являются обростателями различных субстратов в море как естественно-го, так и искусственного происхождения. Их распределение непосредственно связано с наличием твердых поверхностей, необходимых для прикрепления. Представители Hydrozoa играют важную роль в морских экосистемах и служат для одних животных объектом питания, для других – домом, для третьих – и тем и другим. На них выкармливается молодь крабов, капрелиды, пантоподы, голожаберные моллюски, находят защиту молодь двустворчатых моллюсков и амфипод (Анцулевич и Старобогатов [Antsulevich and Starobogatov] 1990; Журавлева [Zhuravleva] 2017). Гидрополипы, как правило, не образуют больших биомасс в открытых морских районах, но могут быть хорошими индикаторами гидродинамической активности, характера осадконакопления и антропогенного воздействия (Moore and Stebbing 1976; Кузнецов [Kuznetsov] 1980; Далекая [Dalekaya] 2012).

История изучения фауны Hydrozoa Баренцева моря насчитывает уже более 150 лет (Наумов [Naumov] 1960; Анцулевич [Antsulevich] 2015). В первые годы исследований было зарегистрировано порядка 30 видов гидрополипов, а уже в начале XX века обнаружили 86 видов, что составляет чуть менее половины известной на сегодняшний день гидрозойной фауны водоема. Вполне ожидаемо, что стабильного пополнения общего видового списка ежегодно не происходит, так как в одной экспедиции совершенно

невозможно собрать материал, включающий весь известный видовой состав акватории, но общие результаты многолетних исследований свидетельствуют о том, что с увеличением числа экспедиций растёт и общее число видов, обнаруженных в районе исследований (Zhuravleva 2019).

В настоящее время изучение гидрополипов в различных частях акватории активно продолжается. Описываются отдельные представители и комплексы видов для прибрежных частей акватории и отдельных локальных участков (Ronowicz and Schuchert 2007; Павлова и др. [Pavlova et al.] 2018, 2019; Пантелеева [Panteleeva] 2010, 2018). Накопленные к настоящему моменту материалы по фауне Hydrozoa характеризуют общий видовой состав группы в Баренцевом море и ее биогеографическую структуру (Пантелеева [Panteleeva] 2000; Анцулевич [Antsulevich] 2015). Публикуемое исследование основано на материалах современных качественных и количественных бентосных сборов в Баренцевом море, которые были обработаны и проанализированы с использованием архивов и коллекционных фондов Зоологического института РАН. В ней, наряду с рассмотрением списка фаунистического состава Hydrozoa, приводятся результаты изучения пространственного распределения биомассы и биоразнообразия гидрополипов, оценивается влияние факторов внешней среды на эти показатели. Представлен перечень доминирующих видов в открытой части водоема и даны биогеографические характеристики группы для моря в целом.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Проанализированы результаты обработки проб зообентоса, собранных в экспедициях ПИНРО и норвежского Института морских исследований в Баренцевом море в 2003–2008 гг. Пробоотбор проводили с судов ГС «Ромуальд Муклевич», НИС «Смоленск», НИС «Фритьоф Нансен» и «G.O. Sars» по сетке станций (171 траловая и 288 дночерпательных), которая покрывает большую часть водоема (Рис. 1А). На каждой станции было отобрано по 5 дночерпательных проб. Траловые сборы производили на всех станциях, где была возможность осуществления данного пробоотбора. В качестве орудий лова использовали трал Сигсби и дночерпатель Ван-Вина. Трал с размерами рамы 1х0.35 м имел внутреннюю рубашку мешка из сетки со стороной прямоугольной ячей 10 мм. Кутовая часть изнутри была подшита трикотажной безузловой делью с ячейей размером 5 мм. Промывку траловых уловов проводили на специальном промывочном столе через систему двух металлических сит, с размером ячей 10 мм и 3 мм. Дночерпатель конструкции Van-Veen имел площадь пробоотбора, равную 0.1 м<sup>2</sup>. Промывку дночерпательной пробы производили в промывочном коническом сите из газа со стороной ячей 0.75 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 увеличе-

нии 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.

Фиксацию бентосного материала проводили 75% этиловым спиртом (траловые пробы) и 4% нейтрализованным раствором формальдегида (дночерпательные пробы). В качестве буфера использовали мел и тетраборат натрия.

При таксономической идентификации гидроидных полипов руководствовались системой Hydrozoa, предложенной К. Буйеон во второй половине XX века (Bouillon 1985). Все измерения производили с использованием окуляра-микрометра. Для определения квидомов использовали временные препараты и микроскоп «Bresser».

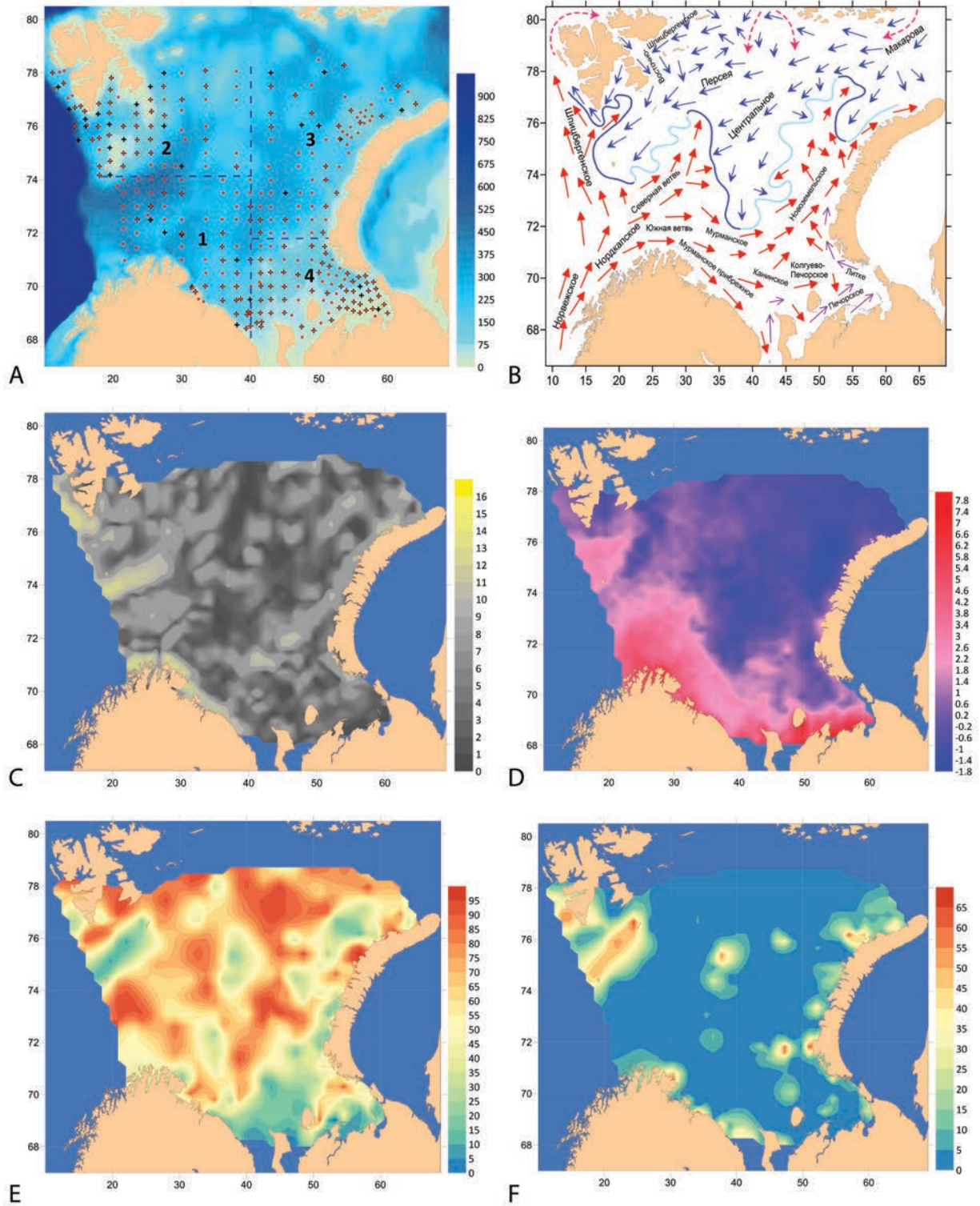
При биогеографическом анализе использована стандартная система биогеографической градации (Сиренко и др. [Sirenko et al.] 2008).

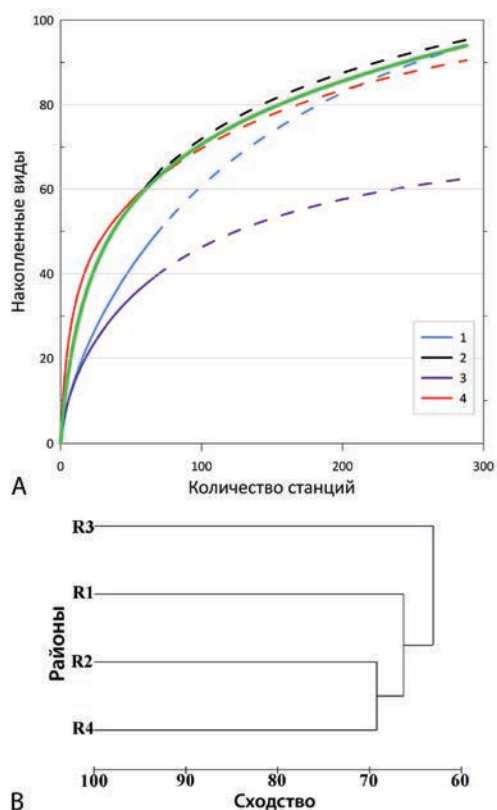
В качестве показателей биоразнообразия, наряду с простым количеством видов, рассчитывали и индекс Симпсона, выражающий вероятность межвидовых встреч (Песенко [Pesenko] 1982). Кроме того, анализировали пермутированные кривые накопленного количества видов в совокупности всех дночерпательных проб для моря в целом (Рис. 1А) и отдельно – для четырех его районов ( $\gamma$ -разнообразии). Выделенные районы включают примерно одинаковое количество станций. Они более или менее однородны по своим геоморфологическим характеристикам. Кривые интерполировали асимптотическим уравнением Михаелиса-Ментена (NCSS 2020), и результатом этого действия было определение

**Рис. 1.** Карты распределения: А – глубин (м), районов анализа  $\gamma$ -разнообразия гидроидов (1–4), точек дночерпательных (красные кружки) и траловых (черные крестики) станций; В – направлений основных течений (красные сплошные стрелки – течения с теплыми атлантическими водами; синие сплошные стрелки – течения, несущие холодные арктические и сформированные в Баренцевом море воды; сиреневые сплошные стрелки – течения, несущие теплые трансформированные воды атлантического происхождения, смешанные с водами Белого моря; розовые пунктирные стрелки – течения, несущие трансформированные воды Атлантики, смешанные с холодными арктическими водами), сплошными линиями обозначены полярный фронт (темно-синий цвет) и зоны смешения вод (голубой); С – уклоны донного рельефа (угол наклона); D – среднегодовые придонные температуры в июле – октябре; E – степень заиленности донных осадков (%); F – содержание гравия в осадках (%).

**Fig. 1.** Distribution maps in the study area: A – depths (m), regions of analysis of  $\gamma$ -diversity of hydropolyps (1–4), points of bottom grab (red circles) and trawl (black crosses) stations, B – directions of main currents (red solid arrows – currents with warm Atlantic waters; blue solid arrows – currents carrying cold arctic waters and the waters which formed in the Barents Sea; violet solid arrows – currents carrying warm transformed waters of Atlantic origin mixed with the waters of the White Sea; pink dashed arrows – currents carrying transformed Atlantic waters mixed with cold Arctic waters), solid lines indicate the polar front (dark blue) and mixing zones (light blue), C – bottom topography gradients (angle), D – annual average bottom temperature in July–October, E – degree of siltation of bottom sediments (%), F – gravel content in sediments (%).







**Рис. 2.** Кумулятивные кривые накопленного количества обнаруженных видов в зависимости от количества выполненных станций (А) для разных районов моря (номера приведены на Рис. 1А, зеленая линия – кумулята для всего моря в целом, сплошные линии – реальные данные, продолжение пунктиром – экстраполяция уравнением Михаэлиса – Ментена) и дендрограмма сходства видового состава районов (В).

**Fig. 2.** Cumulative curves of the accumulated number of detected species depending on the number of completed stations (A) for different areas of the sea (numbers are shown in Fig. 1A, the green line is the cumulate for the whole sea as a whole, solid lines are real data, continued with a dashed line is extrapolation by the equation Michaelis – Menten) and the dendrogram of similarity of the species composition of the districts (B).

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 евклидова 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,  $a$  – константа,  $b$  – коэффициенты при независимых переменных  $X_1$ – $X_i$ . Исходная информация для этого анализа была получена методом экстракции значений из интерполяционных узлов карт (Рис. 1А–F), построенных по фактическим данным для количества видов и биомассы гидроидов в дночерпательных пробах, средне-многолетней температуры и солености воды в июле–октябре в придонном слое (Матишов и др. [Matishov et al.] 1998; Korablev et al. 2014), глубины моря и уклона дна, гранулометрического состава донных осадков (PANGAEA 2020) и информационного показателя их сортированности (Романовский [Romanovsky] 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 нами в основном в качестве регрессора, дающего представление о гидростатическом давлении и интенсивности потока органического углерода из пелагиали – основного источника энергии для обитателей бентали за пределами пояса макрофитов в конкретной точке водоема. Возможная взаимозависимость абиотических факторов (глубина, температура, гранулометрический состав осадков, рельеф дна и т.п.) в ходе анализа контролировалась и отфильтровывалась методом «гребневой регрессии» (Боровиков [Borovikov] 2003).

Построение карт и их анализ осуществляли с помощью компьютерных GIS-пакетов «OceanDataView» (2019) и «Surfer-10 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. В «Surfer 10» с использованием оператора “terrain slope” рассчитан также и уклон дна для интерполяционных узлов батиметрической карты. Все интерполяцион-

ные решетки строили 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.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В фаунистических материалах экспедиций 2003–2008 гг. нами обнаружены 78 видов гидрополипов, входящих в состав 38 родов, 19 семейств и 3 отрядов (Табл. 1). Наряду с обычными для исследуемой акватории видами, среди них оказались и достаточно редко встречающиеся: *Acaulis primarius* Stimpson, 1853; *Gymnogonos crassicornis* Bonnevie, 1898; *Sertularia brashnikowi* Kudelin, 1914; *Sertularia cupressoides* Clark, 1876 и *Thuiaria triserialis* (Mereschkowsky, 1878). Также была обнаружена *Sertularia schmidtii* Kudelin, 1914, присутствие которой в Баренцевом море было ожидаемо (Анцулевич [Antsulevich] 2015), но ранее не отмечалось. В этом же материале был найден вид *Neoturris pileata* (Forsskål, 1775), недавно впервые отмеченный для района Печорского моря (Zhuravleva 2019). Будучи арктическим видом, он предпочитает более северные участки акватории, где в трал часто попадает и одноименная с ним медуза (личные наблюдения автора).

Построение кумулятивных кривых накопленного количества видов в зависимости от количества выполненных станций и сходство по спискам видов показывает, что наиболее близки по этим показателям северо-западный и юго-восточный районы (Рис. 2А, В). При этом для юго-западного, северо-западного и юго-восточного районов теоретическое количество видов для 300 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. 2В) практически полностью соответствует взаимоположению кривых накопленного количества видов (Рис. 2А).

Достаточно регулярная сетка бентосных станций позволила построить карты распределения количества видов Hydrozoa в Баренцевом море (Рис. 3А, В). По данным для разных орудий

лова (трала Сигсби и дночерпателя Ван-Вина) получены сходные картины, показывающие близкие закономерности распределения видового состава. 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 (Рис. 3А, В) 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 [Denisenko] 2013), включающие грубообломочный материал – основной субстрат для прикрепления гидрополипов. Вместе с тем карта, построенная по результатам дночерпательных сборов (Рис. 3А), наиболее дискретна и детализована, и именно поэтому весь дальнейший анализ был выполнен на материале, собранном дночерпателями.

Локальные максимумы влажной биомассы гидроидов по визуальным оценкам в значительной степени совпадают с областями максимального альфа-разнообразия и распределением вероятностей межвидовых встреч по Симпсону, но последнее представляет собой некую неправильную ячеистую структуру, происхождение которой трудно объяснить каким-либо влиянием абиотических факторов (Рис. 3С).

В целом биомасса гидрополипов, как правило, не превышает 2 г/м<sup>2</sup>, и последнее указывает на то, что эта группа не является ключевым или фонообразующим таксоном в водоеме. Вместе с тем на отдельных локальных, как правило, прибрежных участках такие виды, как *Abietinaria abietina* (Linnaeus, 1758), *Halecium muricatum* (Ellis and Solander, 1786) и *Lafoeina maxima* Levinsen, 1893, образуют поселения биомассой в сотни граммов на квадратном метре.

Результаты множественной регрессии для распределения видового богатства гидроидов (количество видов в дночерпательной пробе) и параметров водной среды показывают, что почти 75% вариаций рассматриваемой характеристики достоверно обуславливаются влиянием пяти факторов: положительным – со



**Таблица 1.** Таксономическая структура фауны Hydrozoa в Баренцевом море (на основании сборов 2003–2008 гг.)  
**Table 1.** The taxonomic structure of the Hydrozoa fauna in the Barents Sea (based on sampling 2003–2008).

Отряды/Orders (3)	Семейства/Families (16)	Роды/Genera (37)	Виды/Species (78)	
Anthoathecata	Hydractiniidae	<i>Hydractinia</i>	<i>Hydractinia monocarpa</i> Allman, 1876	
	Pandeidae	<i>Halitholus</i>	<i>Halitholus yoldiaearcticae</i> (Birula, 1897)	
		<i>Neoturris</i>	<i>Neoturris pileata</i> (Forsskål, 1775)	
		<i>Dicoryne</i>	<i>Dicoryne conferta</i> (Alder, 1856)	
	Boungainvilliidae	<i>Dicoryne</i>	<i>Dicoryne conferta</i> (Alder, 1856)	
	Eudendriidae	<i>Eudendrium</i>	<i>Eudendrium rameum</i> (Pallas, 1766)	
			<i>Eudendrium capillare</i> Alder, 1856	
			<i>Eudendrium ramosum</i> (Linnaeus, 1758)	
			<i>Eudendrium annulatum</i> Norman, 1864	
			<i>Eudendrium vaginatum</i> Allman, 1863	
			<i>Tubularia</i>	<i>Tubularia indivisa</i> Linnaeus, 1758
			Corymorphidae	<i>Euphysa</i>
	<i>Gymnogonos</i>	<i>Gymnogonos crassicornis</i> Bonnevie, 1898		
Corynidae	<i>Coryne</i>	<i>Coryne pusilla</i> Gaertner, 1774		
Acaulidae	<i>Acaulis</i>	<i>Acaulis primarius</i> Stimpson, 1854		
Leptothecata	Campanulariidae	<i>Campanularia</i>	<i>Campanularia volubilis</i> (Linnaeus, 1758)	
		<i>Campanularia groenlandica</i> Levinsen, 1893		
		<i>Orthopyxis</i>	<i>Orthopyxis integra</i> (MacGillivray, 1842)	
		<i>Clytia</i>	<i>Clytia gracilis</i> (Sars, 1850)	
		<i>Obelia</i>	<i>Obelia longissima</i> (Pallas, 1766)	
		<i>Obelia geniculata</i> (Linnaeus, 1758)		
		<i>Gonothyraea</i>	<i>Gonothyraea loveni</i> (Allman, 1859)	
		<i>Laomedea</i>	<i>Laomedea flexuosa</i> Alder, 1857	
		<i>Rhizocaulus</i>	<i>Rhizocaulus verticillatus</i> (Linnaeus, 1758)	
		<i>Lafoea</i>	<i>Lafoea dumosa</i> (Fleming, 1820)	
	Lafoeidae	<i>Lafoea grandis</i> Hincks, 1874		
		<i>Filellum</i>	<i>Filellum serpens</i> (Hassall, 1848)	
		<i>Grammaria</i>	<i>Grammaria abietina</i> (Sars, 1850)	
		<i>Grammaria immersa</i> Nutting, 1901		
		<i>Grammaria borealis</i> (Levinsen, 1893)		
		<i>Campanulinidae</i>	<i>Lafoeina</i>	<i>Lafoeina maxima</i> Levinsen, 1893
	Campanulinidae	<i>Calycella</i>	<i>Calycella syringa</i> (Linnaeus, 1767)	
		<i>Opercularella</i>	<i>Opercularella lacerata</i> (Johnston, 1847)	
		<i>Tetrapoma</i>	<i>Tetrapoma quadridentatum</i> (Hincks, 1874)	
		<i>Ptychogena</i>	<i>Ptychogena lactea</i> Agassiz, 1865	
Laodiceidae	<i>Ptychogena</i>	<i>Ptychogena crocea</i> Kramp & Damas, 1925		
	<i>Mitrocomidae</i>	<i>Earleria</i>	<i>Earleria panicula</i> (G.O. Sars, 1874)	
Sertulariidae	<i>Diphasia</i>	<i>Diphasia rosacea</i> (Linnaeus, 1758)		
	<i>Sertularella</i>	<i>Sertularella gigantea</i> Hincks, 1874		
		<i>Sertularella tenella</i> (Alder, 1857)		

Продолжение на следующей странице (Continued on the next page)

Таблица 1. Продолжение.

Table 1. Continued.

Отряды/Orders (3)	Семейства/Families (16)	Роды/Genera (37)	Виды/Species (78)		
Leptothecata	Sertulariidae	<i>Symplectoscyphus</i>	<i>Symplectoscyphus tricuspидatus</i> (Alder, 1856) <i>Symplectoscyphus pinnatus</i> (Clark, 1877)		
		<i>Sertularia</i>	<i>Sertularia tenera</i> G.O. Sars, 1874 <i>Sertularia cupressina</i> Linnaeus, 1758 <i>Sertularia plumosa</i> (Clark, 1876) <i>Sertularia schmidti</i> Kudelin, 1914 <i>Sertularia cupressoides</i> Clark, 1876 <i>Sertularia brashnikowi</i> Kudelin, 1914 <i>Sertularia mirabilis</i> (Verrill, 1873) <i>Sertularia albimaris</i> Mereschkowsky, 1877		
		<i>Abietinaria</i>	<i>Abietinaria abietina</i> (Linnaeus, 1758) <i>Abietinaria fusca</i> (Johnston, 1847) <i>Abietinaria filicula</i> (Ellis and Solander, 1786) <i>Abietinaria thuiarioides</i> (Clark, 1877) <i>Abietinaria pulchra</i> (Nutting, 1904)		
		<i>Thuiaria</i>	<i>Thuiaria thuja</i> (Linnaeus, 1758) <i>Thuiaria arctica</i> (Bonnievie, 1899) <i>Thuiaria carica</i> Levinsen, 1893 <i>Thuiaria alternitheca</i> Levinsen, 1893 <i>Thuiaria articulata</i> (Pallas, 1766) <i>Thuiaria laxa</i> Allman, 1874 <i>Thuiaria breitfussi</i> (Kudelin, 1914) <i>Thuiaria cupressoides</i> (Lepechin, 1783) <i>Thuiaria triserialis</i> (Mereschkowsky, 1878)		
		<i>Hydrallmania</i>	<i>Hydrallmania falcata</i> (Linnaeus, 1758)		
		<i>Halecium</i>	<i>Halecium halecinum</i> (Linnaeus, 1758) <i>Halecium beanii</i> (Johnston, 1838) <i>Halecium labrosum</i> Alder, 1859 <i>Halecium birulai</i> Spassky, 1929 <i>Halecium muricatum</i> (Ellis & Solander, 1786) <i>Halecium corrugatum</i> Nutting, 1899 <i>Halecium curvoicaule</i> Lorenz, 1886 <i>Halecium tenellum</i> Hincks, 1861 <i>Halecium marsupiale</i> Bergh, 1887 <i>Halecium groenlandicum</i> Kramp, 1911		
			Haleciidae		
			Plumulariidae	<i>Nemertesia</i>	<i>Nemertesia antennina</i> (Linnaeus, 1758) <i>Nemertesia norvegica</i> (Sars, 1873)
			Halopterididae	<i>Polyplumaria</i>	<i>Polyplumaria gracillima</i> (Sars, 1873)
		Limnomedusae	Monobrachiidae	<i>Monobrachium</i>	<i>Monobrachium parasitum</i> Mereschkowsky, 1877



**Таблица 2.** Коэффициенты множественной «робастной» регрессии ( $\text{adj } R^2 = 0.747$ ) для зависимой переменной  $\text{Ln}(\text{Sp})$ .  
**Table 2.** Multiple robust regression coefficients ( $\text{adj } R^2 = 0.747$ ) for the dependent variable  $\text{Ln}(\text{Sp})$ .

Предикторы Predictors	Коэффициент регрессии Regression coefficient b(i)	Стандартная ошибка Standard error sEb(i)	Стандартизированный коэффициент Standardized coefficient B(i)	Статистика / Statistics	
				$T_{st}$ для 0-гипотезы $T_{st}$ for 0-hypothesis	Вероятность 0-гипотезы Probability of 0-hypothesis
D	-0.00217	0.0002342	-0.3853	-11.55	0.000
Gd	-4.84E-05	0.0002078	-0.0061	4.797	0.000
Т°К	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

**Примечание:**  $\text{Ln}(\text{Sp})$  – натуральный логарифм количества видов в дночерпательной пробе; D – глубина (м); Gd – уклон дна (градусы); Т°К – среднесуточная придонная температура (градусы Кельвина); M – степень заиленности осадков (сумма перцентилей алеврита и пелита); Gr – содержание гравия в осадках (%).

**Note:**  $\text{Ln}(\text{Sp})$  – natural logarithm of the number of species in the bottom sample; D – depth (m); Gd – bottom slope (angle); Т°К – mean annual bottom temperature (degrees Kelvin); M – degree of siltation precipitation (the sum of the percentiles of silt and pelit); Gr – gravel content in sediments (%).

**Таблица 3.** Коэффициенты множественной «робастной» регрессии ( $\text{adj } R^2 = 0.690$ ) для зависимой переменной  $\text{Ln}(\text{Bms})$ .  
**Table 3.** Multiple robust regression coefficients ( $\text{adj } R^2 = 0.690$ ) for the dependent variable  $\text{Ln}(\text{Bms})$ .

Предикторы Predictors	Коэффициент регрессии Regression coefficient b(i)	Стандартная ошибка Standard error sEb(i)	Стандартизированный коэффициент Standardized coefficient B(i)	Статистика / Statistics	
				$T_{st}$ для 0-гипотезы $T_{st}$ for 0-hypothesis	Вероятность 0-гипотезы Probability of 0-hypothesis
D	-0.01323	0.000849	-0.5152	-15.589	0.000
Gd	0.000301	0.000796	0.0082	0.378	0.706
$\text{Ln}(\text{Т°К})$	-0.24214	0.154536	-0.2599	-1.57	0.107
Hv	0.399465	0.845352	0.0525	0.473	0.637
$\text{Ln}(\text{M})$	-0.24247	0.128069	-0.1827	-1.893	0.050
Gr	0.035015	0.007864	0.0975	4.452	0.000

**Примечание:**  $\text{Ln}(\text{Bms})$  – натуральный логарифм биомассы гидроидов ( $\text{г}/\text{м}^2$ ); D – глубина (м); Gd – уклон дна (градусы);  $\text{Ln}(\text{Т°К})$  – натуральный логарифм среднесуточной придонной температуры (градусы Кельвина); Hv – степень несортированности осадков;  $\text{Ln}(\text{M})$  – натуральный логарифм степени заиленности осадков (сумма перцентилей алеврита и пелита); Gr – содержание гравия в осадках (%).

**Note:**  $\text{Ln}(\text{Bms})$  – natural logarithm of biomass hydroids ( $\text{g}/\text{m}^2$ ); D – depth (m); Gd – bottom slope (angle);  $\text{Ln}(\text{Т°К})$  – natural logarithm of the mean annual bottom temperature (degrees Kelvin); Hv – degree of unsorted precipitation;  $\text{Ln}(\text{M})$  – natural logarithm of the degree of sedimentation of sediments (the sum of the percentiles of silt and pelit); Gr – gravel content in sediments (%).

**Табл. 4.** Встречаемость и вклад наиболее массовых видов гидроидов в суммарную биомассу Hydrozoa в Баренцевом море.  
**Table 4.** Occurrence and contribution of the most widespread hydroid species to the total Hydrozoa biomass in the Barents Sea.

Виды Species	Биогеографическая принадлежность* Biogeographic group*	Доля станций (%) на которых встречен The share of stations (%) at which met	Доля (%) в суммарной биомассе (г/м <sup>2</sup> ) Share (%) in total biomass (g/m <sup>2</sup> )
<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>Halecium muricatum</i>	b-a	4.5	7.7
<i>Gonothyrea loveni</i>	s-a	5.2	3.9

\*b-a – бореально-арктический / boreal-arctic, amb – амфибореальный / amphiboreal, s-a – субтропическо-арктический / subtropical arctic

стороны степени заиленности донных осадков, придонной температуры и содержания гравия, отрицательным – со стороны глубины и уклона донного рельефа (Табл. 2).

До 69% вариаций биомассы гидроидов достоверно обуславливаются влиянием трех факторов: положительным – со стороны содержания гравия в донных осадках, отрицательным – со стороны глубины и заиленности донных осадков (Табл. 3).

По характеру распространения в Мировом океане гидроидные полипы из наших сборов могут быть отнесены к 19 биогеографическим группам, но их можно объединить, согласно перекрывающимся ареалам, в шесть более крупных групп, как это показано на Рис. 4А. Из построенной диаграммы видно, что более 70% фауны Hydrozoa в Баренцевом море составляют бореальные и бореально-арктические виды как атлантического, так и тихоокеанского происхождения. Весомую долю в видовом разнообразии играют также субтропическо-арктические, панокеанические и арктические виды. Атлантические субтропическо-бореальные виды представлены единичными находками.

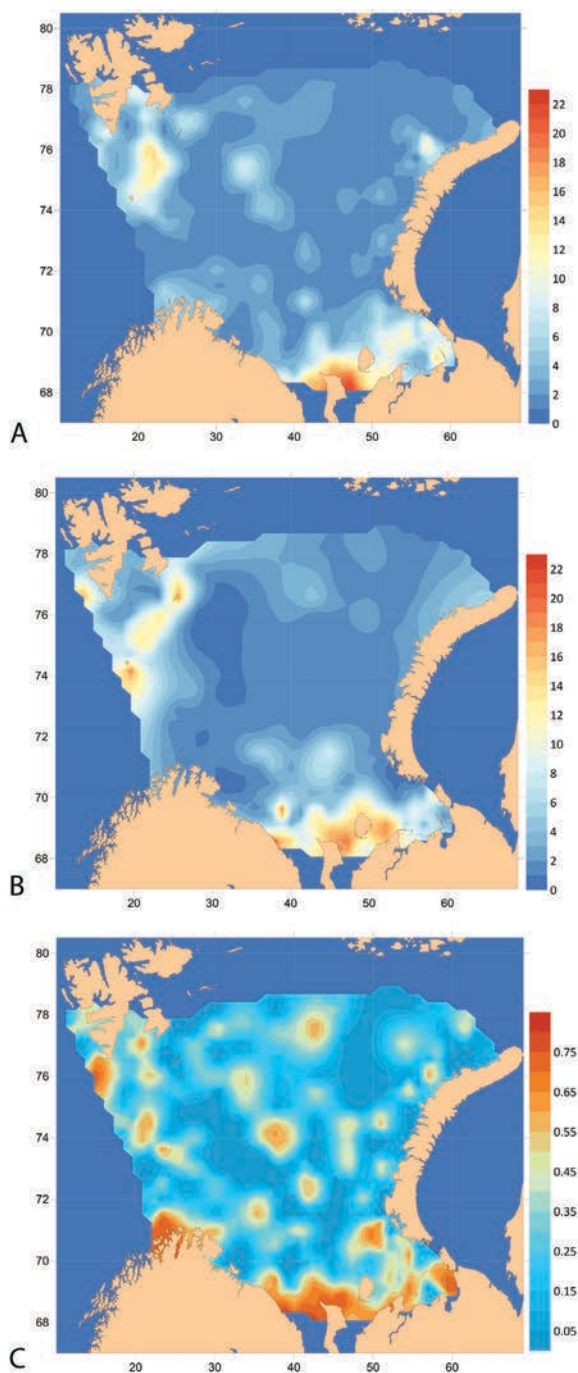
Локальные максимумы распределения постанционного количества бореально-арктических видов в Баренцевом море (Рис. 4В) в определенной степени совпадают с зонами равного соотношения количества бореальных и арктических видов, а также с зонами соотношения их биомасс; они опускаются от Шпицбергена широкой полосой до северного побережья Норвегии и выклиниваются далее в Печорском море до пролива Югорский Шар (Рис. 4С, D). Кроме того, некоторое выклинивание наблюдается на северо-востоке – южнее Земли Франца-Иосифа и в районе желоба Святой Анны, куда с севера могут заходить трансформированные атлантические воды (Рис. 1В), проникающие в полярный бассейн вдоль материкового склона севернее Шпицбергена.

Наиболее часто встречающимися (более чем на 10% станций) оказались семь видов гидроидов преимущественно бореально-арктической природы (Табл. 4). Также семь преимущественно бореально-арктических видов формируют порядка 75% суммарной биомассы Hydrozoa в Баренцевом море. Виды из обоих списков, указанных выше, перекрываются только на 55%.

## ОБСУЖДЕНИЕ

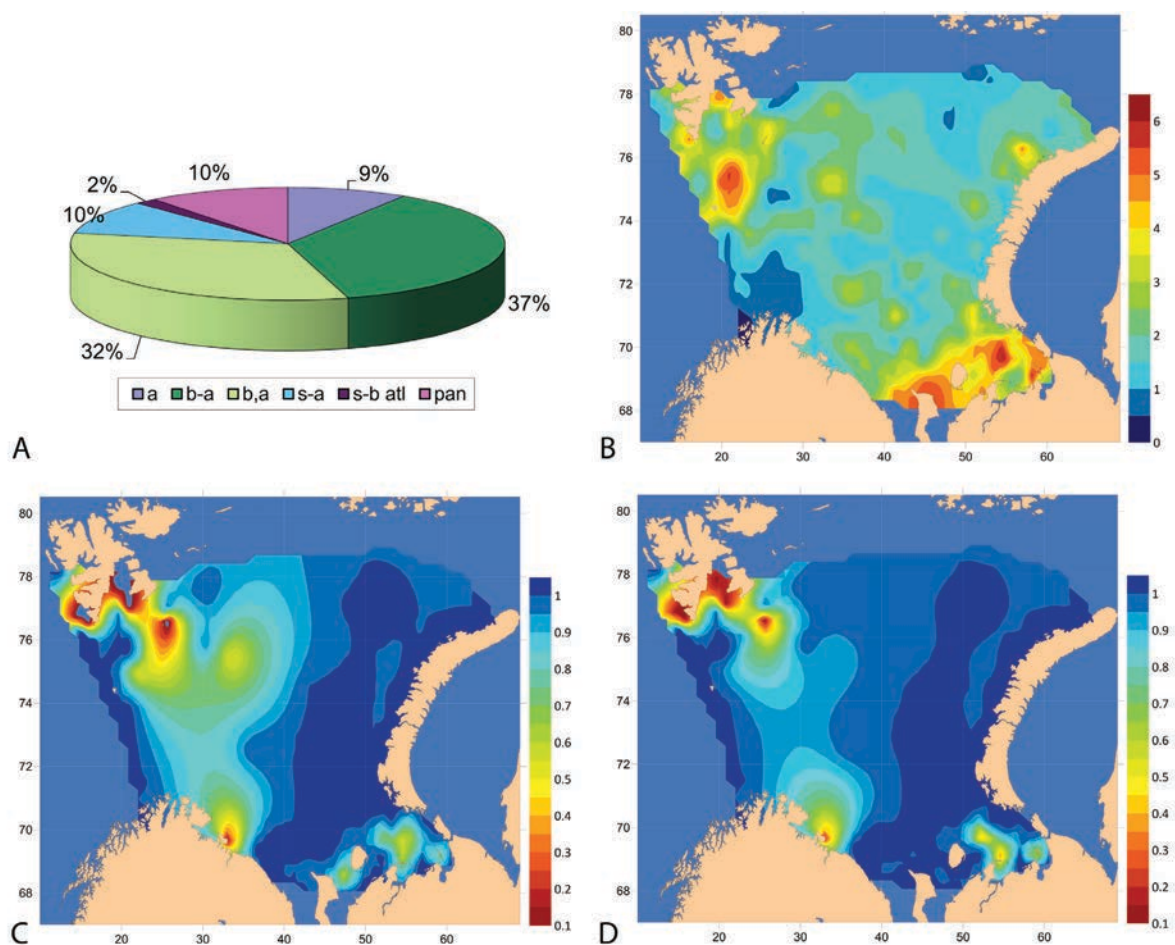
За все время наблюдений в Баренцевом море разными исследователями в сумме были обнаружены 138 видов Hydrozoa, относящихся к 78 родам, 35 семействам, 6 отрядам. Со временем изменения в систематике группы привели к уменьшению фаунистического списка до 133 видов из 78 родов, 35 семейств и 6 отрядов. В наших материалах, собранных в 2003–2008 гг., обнаружено около 60% 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, а как известно, количество обнаруженных видов в том или ином регионе зависит от обследованной площади и интенсивности ее обследования (Песенко 1982). Во-вторых, за прошедшее столетие водные массы Баренцевом море испытывали несколько достаточно продолжительных и ощутимых для гидробионтов потеплений и похолоданий (Дерюгин [Derugin] 1924; Галкин [Galkin] 1986). В эти периоды в водоем проникали бореальные элементы из Атлантики и арктические – из Арктики, и их регистрировали в своих сборах отдельные исследователи (Дерюгин [Derugin] 1915; Галкин [Galkin] 1989 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) обнаруживают среди животных других групп. В связи с этим возможны небольшие корректировки состава фауны даже в пределах имеющегося материала, но в будущем существующие видовые списки, скорее всего, будут только пополняться.

Фактически на сегодняшний день в исследуемом водоеме обитает самая богатая в арктических морях фауна Hydrozoa. Так, согласно ранее опубликованным данным ЗИН РАН, в Баренцевом море были зарегистрированы 138 видов гидрополипов, в Карском – 86, в море Лаптевых – 85, Восточно-Сибирском – 71, в



**Рис. 3.** Распределение числа видов Hydrozoa в Баренцевом море в дночерпательных (А) и траловых (В) уловах, распределение вероятности межвидовых встреч (С) и биомассы (D) гидроидов ( $г/м^2$ ).

**Fig. 3.** Distribution of the number of Hydrozoa species in the Barents Sea in bottom grab (A) and trawl (B) catches, probability distribution of interspecific encounters (C) and biomass (D) of hydroids ( $g/m^2$ ).



**Рис. 4.** Биogeографическая структура фауны Hydrozoa в Баренцевом море (a – арктические; b-a – бореально-арктические; b,a – бореальные, проникающие в Арктику; s-a – субтропическо-арктические; s-b atl – субтропическо-бореальные атлантического происхождения; pan – панокеанические) (A); распределение бореально-арктических видов в водоёме (B); пост-станционное соотношение количеств бореальных и арктических видов (C) и соотношение их биомасс (D).

**Fig. 4.** Biogeographic structure of the Hydrozoa fauna in the Barents Sea (a – arctic; b-a – boreal-arctic; b,a – boreal, penetrate in the Arctic; s-a – subtropical arctic; sb atl – subtropical-boreal atlantic; pan – panoeanic) (A); distribution of boreal-arctic species in a body of water (B); post-station correlation of the numbers of boreal and arctic species (C) and the ratio of their biomass (D).

Чукотском – 64 (Степаньянц [Stepanjants] 2001, 2004, 2009, 2010). Несколько позже (Анцулевич [Antsulevich] 2015) были обнародованы следующие цифры: для Баренцева моря – 133, Карского – 72, моря Лаптевых – 78, Восточно-Сибирского – 70, Чукотского – 67.

Кумулятивные кривые накопленного количества видов в зависимости от количества дночерпательных проб для разных районов Баренцева моря (Рис. 2А) показывают, что на юго-западе, северо-западе и юго-востоке теоретически (асимптота уравнения Михаелиса-Ментена) может обитать примерно одинаковое количе-

ство гидрополипов (121–135), что практически не превышает суммарное число обнаруженных в разные годы в водоёме 133 видов. В северо-восточном районе как наиболее холодноводном (Рис. 1D) 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 субстратами. И действительно, в северо-восточном районе – меньшие уклоны дна, меньшие вариации глубин и придонной температуры. Этот же район характеризуется



наиболее сортированными (т.е. наименее разнообразными) донными осадками.

Более половины вариаций точечного альфа-разнообразия в Баренцевом море обуславливаются влиянием пяти факторов: положительным – со стороны степени заиленности донных осадков, придонной температуры и содержания гравия, отрицательным – со стороны глубины и уклона донного рельефа (Табл. 2). Более высокие придонные температуры маркируют зоны с наибольшим внутrigодовым размахом температурного режима, т.к. в зимнее время температура там опускается до  $-1^{\circ}\text{C}$ . 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 [Romanovskiy] 1977). Правда, песок, гравий и более крупные обломки попадают в него, как правило, с помощью ледового разноса, но изредка может наблюдаться и размыв мелкозернистых фракций, и обнажение крупнозернистых и обломочных структур (Гуревич [Gurevich] 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 [Gorshkova] 1957, 1975). Поверхностный слой осадков, как правило, содержит 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.

В то же время более интенсивная придонная гидродинамика не благоприятна для мелких рачков и личинок – пищи полипов, а обильный в таких районах взвешенный в воде органический детрит не привлекателен в качестве пищи для многих Hydrozoa. Однако, благодаря обилию этой пищи, некоторые виды полипов (сестонофаги) могут создавать там достаточно большую биомассу (Зацепин и Риттих [Zatsepin and Rittikh] 1968; Puce et al. 2002).

Вместе с тем на величину биомассы достоверно влияет меньше факторов внешней среды, нежели на биоразнообразие (Табл. 3). Если глубина и содержание гравия сохраняют знаки своего влияния, 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. [Romankevich et al.] 1982), и вследствие этого продуктивность и биомасса зообентоса там всегда меньше, нежели на мелководьях (Кузнецов [Kuznetsov] 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 условия для формирования повышенных биомасс гидроидов, которые часто представлены там крупными формами.

В районах с локальными максимумами биомассы гидроидные полипы представлены в значительной степени бореально-арктически-

ми видами, но на этих участках рядом могут сосуществовать и тепловодные, и холодноводные виды. Вместе с тем на протяжении всей истории изучения Hydrozoa в Баренцевом море прослеживается стабильное преобладание бореально-арктических элементов фауны и бореальных видов, заходящих в Арктику (Рис. 4В). Такое постоянство биогеографического состава, вероятно, указывает на относительно большой возраст местной фауны гидроидов, что не противоречит имеющимся утверждениям о том, что фауна Баренцева моря сформировалась в основном под непосредственным влиянием североатлантической биоты (Кафанов и Кудряшов [Kafanov and Kudryashov] 2000).

Наблюдаемые различия в количестве видов в биогеографических группах для разных периодов исследований легко объясняются несопадением мест сбора материалов в различных экспедициях (Zhuravleva 2019). В то же время небольшие отклонения в соотношении тепловодных и холодноводных элементов могут быть связаны с климатически обусловленными изменениями среды обитания. Изучение данного вопроса требует особого внимания, поскольку может существенно помочь в выявлении видов-индикаторов, реагирующих на значимые гидрологические флуктуации в водоеме.

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 [Antsulevich] 2015), а имеющиеся расхождения могут быть обусловлены тем, что наши материалы не охватывают такие важные в плане биоразнообразия участки, как район Земли Франца-Иосифа и прибрежные мелководья.

Общий биогеографический облик фауны гидрополипов в водоеме проявляется и в том, что наиболее часто встречающиеся виды и виды, образующие 75% суммарных биоресурсов Hydrozoa в море, имеют в основном бореально-арктическое распространение (Табл. 4). Оба этих коротких списка наиболее обычных и фонообразующих гидроидов перекрываются только на 55%, однако именно бореально-арктическая группа полипов наиболее приспособлена к условиям Баренцева моря и наиболее полно характеризует температурные условия в данном водоеме. Принадлежащие к ней виды

наиболее часто встречаются и обладают наибольшими продукционными способностями, выражающимися в накопленной биомассе.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выполненные нами исследования позволяют заключить, что фауна Hydrozoa Баренцева моря, по сравнению с другими арктическими морями, достаточно богата как в фаунистическом, так и в биогеографическом плане, но в настоящее время ее еще нельзя считать полностью изученной. Биоразнообразие, качественное и количественное распределение гидроидов в значительной степени зависят от придонной температуры, гранулометрии донных осадков и глубины местообитаний. Если последние два фактора достаточно тесно взаимосвязаны и по большей части стабильны в течение времени, то для температуры придонного слоя характерны периодические флуктуации, что с течением времени может отражаться на картине распределения биоразнообразия и биомассы. Несмотря на присутствие во многих бентосных сборах, Hydrozoa не являются доминирующими элементами донных сообществ в открытой части моря, поскольку показатели влажной массы этих животных весьма малы и, как правило, не превышают 1–2 г/м<sup>2</sup>. Преобладающие по частоте встречаемости и биомассе гидрополипы имеют бореально-арктическое распространение и тем самым характеризуют общий биогеографический облик водоема по данной группе.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа подготовлена при финансовой поддержке гранта РФФИ 18-05-60157 «Вековые изменения донных экосистем арктических морей России, современное состояние и прогноз» и в соответствии с госзаданием НИОКТРАААА-А19-119020690072-9 от 06/02/2019: «Таксономия, биоразнообразие и экология беспозвоночных российских и сопредельных вод Мирового океана, континентальных водоемов и увлажненных территорий».

Авторы благодарят Полярный институт морского рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО), а также Институт морских исследований (IMR, Норвегия, Тромсе) за возможность использования фактических материалов, собранных в экспедициях, организованных этими учреждениями.

## ЛИТЕРАТУРА

- Antsulevich A.E. 2015.** Hydrozoa (Hydroids and Hydromedusae) of Russian seas. Saint Petersburg University Press, Saint Petersburg, 860 p. [In Russian].
- Antsulevich A.E. and Starobogatov Ya.I. 1990.** The first detection of molluscs of the order Nudibranchia (= Tritoniiformes) in the Caspian Sea. *Zoological journal of the USSR Academy of Sciences*, **69**(11): 138–140. [In Russian].
- Borovikov V. 2003.** STATISTICA. The craftsmanship of computer data analysis: for Professionals. 2nd ed. (+ CD). Saint Petersburg, Peter, 688 p.
- Bouillon J. 1985.** Essai de classification des hydrozoaires – hydroméduses (Hydrozoa – Cnidaria). *Indo-Malayan Zoology*, **2**: 29–243.
- Dalekaya L.B. 2012.** Hydroids in the fouling of man-made substrates. Biodiversity and Sustainable Development. Abstracts of reports of the 2nd International scientific and practical conference (12–16 September 2012, Simferopol). Scientific and Educational Center of Noospherology and Sustainable Noospheric Development of the Crimean Federal University, Simferopol: 356–358. [In Russian].
- Denisenko S.G. 2013.** Biodiversity and biological resources of macrozoobenthos of the Barents Sea: Structure and long-term changes. Nauka, Saint Petersburg, 284 p. [In Russian].
- Derugin K.M. 1915.** Fauna of the Kola Bay. *Notes of the Imperial Academy of Sciences, Series 8*, **34**(1–9): 1–929. [In Russian].
- Derugin K.M. 1924.** Barents Sea along the Kola Meridian (33°30'). *Proceedings of the Northern scientific expedition*, **19**: 102 p. [In Russian].
- Galkin Yu.I. 1986.** Long-term changes in the bottom fauna. In: G.G. Matishov (Ed.). Life and living conditions in the benthos of the Barents Sea. USSR Academy of Sciences, Apatity: 43–52. [In Russian].
- Galkin Yu.I. 1989.** Long-term changes in the bottom fauna in transitional biogeographic regions by the example of mollusks of the Barents Sea. In: O.A. Skarlato and G.G. Matishov (Eds). Life and environment of the polar seas. Nauka, Leningrad: 157–164. [In Russian].
- Gorshkova T.I. 1957.** Organic matter and carbonates in sediments of the Barents Sea. *Proceedings PINRO*, **10**: 260–280. [In Russian].
- Gorshkova T.I. 1975.** Organic matter of modern shelf sediments of the northern seas of the USSR. In: E.N. Nevesskiy (Ed.). Problems of shelf geology. Nauka, Moscow: 66–72. [In Russian].
- Gurevich V.I. 2002.** Current sedimentogenesis and geocology of the West Arctic shelf. Scientific world, Moscow, 135 p. [In Russian].
- Kafanov A.I. and Kudryashov V.A. 2000.** Marine Biogeography. Tutorial. Nauka, Moscow, 176 p. [In Russian].
- Korablev A., Smirnov A. and Baranova O.K. 2014.** Climatological Atlas of the Nordic Seas and Northern North Atlantic. In: D. Seidov and A.R. Parsons (Eds). NOAA Atlas NESDIS 77, 122 p. <https://doi.org/10.7289/V54B2Z78>
- Kuznetsov A.P. 1980.** Trophic structure of marine bottom fauna. Ecology of bottom communities of shelf zones of the World Ocean. Nauka, Moscow, 207 p. [In Russian].
- Matishov G., Zuev A., Golubev V., Adrov N., Slobodin V., Levitus S. and Smolyar I. 1998.** Climatic atlas of the Barents Sea 1998: temperature, salinity, oxygen. NOAA Atlas NESDIS 26, CD-ROM. [In Russian].
- Moore M.N. and Stebbing A.R.D. 1976.** The quantitative cytochemical effects of three metal ions on lysosomal hydrolase of a hydroid. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **56**: 995–1005. <https://doi.org/10.1017/S0025315400021032>
- Naumov D.V. 1960.** Hydroids and hydromedusae of the sea, brackish water and freshwater basins of the USSR. Keys to the fauna of the USSR, published by the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences, 70: 1–626. [In Russian]
- NCSS 2020.** Statistical Analysis & Graphics Software NCSS, LLC. Kaysville, Utah, USA. <https://www.ncss.com/software/ncss/>
- Ocean Data View 2019.** Ocean Data View Release 5.20. <https://odv.awi.de>
- Orejas C., Rossi S., Peralba A., Garcia E., Gili M.J. and Lippert H. 2013.** Feeding ecology and trophic impact of the hydroid *Obelia dichotoma* in the Kongsfjorden (Spitsbergen, Arctic). *Polar Biology*, **36**: 61–72. <https://doi.org/10.1007/s00300-012-1239-7>
- PANGAEA 2020.** Data publisher for earth & environmental science. <https://www.pangaea.de>
- Panteleeva N.N. 2000.** The composition of the fauna of hydroids (Cnidaria, Hydrozoa, Hydroidea) in the Barents Sea. In: G.G. Matishov (Ed.). Contemporary benthos of the Barents and Kara seas. Kola Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Apatity: 44–54. [In Russian].
- Panteleeva N.N. 2010.** New and rare species of hydroids for the fauna of the Barents Sea. Abstracts of the international scientific conference: The nature of the marine Arctic: modern challenges and the role of science (10–12 March 2010, Murmansk). Kola Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Murmansk: 189–191. [In Russian].
- Panteleeva N.N. 2018.** Hydroids and hydro-jellyfish of the coastal waters of the Spitsbergen archipelago. Abstracts of the 14th All-Russian scientific conference with international participation: Integrated research of the nature of Spitsbergen and the adjacent shelf (30 October – 2 November 2018, Murmansk). Kola Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Apatity: 93–95. [In Russian]. <https://doi.org/10.25702/KSC.978.5.91137.374.0>

- Pavlova L.V., Nekhaev I.O., Panteleeva N.N., Akhmetchina O. Yu., Garbul E.A., Dikaeva D.R., Zimina O.L., Lyubina O.C., Frolov A.A. and Frolova E.A. 2018.** Shallow benthos of Kola Bay (Barents Sea): biodiversity and assessment of the current state of communities. *Proceedings of the Kola Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, **9**(4–5): 61–92. [In Russian]. <https://doi.org/10.25702/KSC.2307-5252.2018-9-4-61-92>
- Pavlova L.V., Akhmetchina O. Yu., Garbul E.A., Dikaeva D.R., N.N., Zimina O.L., Noskovich A.E., Frolov A.A. and Frolova E.A. 2019.** The new data on the benthos condition of the Kola Bay (Barents Sea). *Proceedings of the Kola Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Oceanology*, **6**(3): 35–75. [In Russian]. <https://doi.org/10.25702/KSC.2307-5252.2019.10.3.35-75>
- Pesenko Yu.A. 1982.** Principles and methods of quantitative analysis in faunal studies. Nauka, Moscow, 287 p. [In Russian].
- Puce S., Bavestrello G, Arillo A., Azzini A. and Cerrano C. 2002.** Morpho-functional adaptation to suspension feeding in *Eudendrium* (Cnidaria, Hydrozoa). *Italian Journal of Zoology*, **69**(4): 301–304. <https://doi.org/10.1080/11250000209356473>
- Romankevich E.A., Danilevskaya V.G., Belyaeva A.N. and Rusanov V.P. 1982.** Biogeochemistry of organic matter in the Arctic seas. Nauka, Moscow, 240 p. [In Russian].
- Romanovsky S.I. 1977.** Sedimentological foundations of lithology. Nedra, Leningrad, 408 p. [In Russian].
- Ronowicz M. and Schuchert P. 2007.** *Halecium arcticum* (Cnidaria: Hydrozoa) a new species of hydroid from Spitsbergen. *Zootaxa*, 1549: 55–62. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1549.1.4>
- Sirenko B.I., Vasilenko S.V. and Petriashov V.V. 2008.** Types of habitats of species inhabiting the Arctic Ocean. Fauna and zoogeography of the benthos of the Chukchi Sea. *Exploration of the Fauna of the Seas*, **61**(69): 221–231.
- Stepanjants S.D. 2001.** Cnidaria, Subphylum Meduzozoa. In: B.I. Sirenko (Ed.). List of species of free-living invertebrate of Eurasian Arctic seas and adjacent deep water. *Explorations of the Fauna of the Seas*, **51**(59): 32–35. [In Russian].
- Stepanjants S.D. 2004.** Cnidaria, Subphylum Meduzozoa. In: B.I. Sirenko (Ed.). Fauna and ecosystems of the Laptev Sea and adjacent deep waters of the Arctic basin. *Explorations of the Fauna of the Seas*, **54**(62): 105–159. [In Russian].
- Stepanjants S.D. 2009.** Cnidaria, Subphylum Meduzozoa. In: B.I. Sirenko (Ed.). Ecosystems and biological resources of the Chukchi Sea and adjacent areas. *Explorations of the Fauna of the Seas*, **64**(72): 269–271. [In Russian].
- Stepanjants S.D. 2010.** Cnidaria, Subphylum Meduzozoa. In: B.I. Sirenko and S.G. Denisenko (Eds). Fauna of the East Siberian Sea, distribution patterns and structure of bottom communities. *Explorations of the Fauna of the Seas*, **66**(74): 193–243. [In Russian].
- Surfer User's Guide 2011.** Contouring and 3D Surface Mapping for Scientists and Engineers – Golden Software. Colorado, USA. <https://www.goldensoftware.com/products/surfer>
- Zatsepin V.I. and Rittikh L.A. 1968.** Quantitative distribution of bottom fauna and its various ecological groups in the region of the Murmansk coast of the Barents Sea. Some problems of hydrobiology. *Proceedings of Moscow Society of Naturalists*, **30**: 49–82. [In Russian].
- Zhuravleva N.E. 2017.** Hydrozoa of the Barents Sea and contiguous water areas, and their most frequent «life companions». Abstract book of the conference: Wildlife of the Arctic: conservation of biodiversity, assessment of the state of ecosystems (30 October – 3 November 2017, Arkhangelsk). KMK Scientific Publishing Association, Moscow: 103–104.
- Zhuravleva N.E. 2019.** Changes in the fauna of the Barents Sea Hydrozoa in the course of 1899–2017. Proceeding of the 18th Russian-Norwegian Symposium: Influence of ecosystem changes on harvestable resources at high latitudes (5–7 June 2018, Murmansk). IMR/PINRO, Joint Report, Series 1-2019, Murmansk-Bergen-Tromsø: 113–120.