

Экспериментальное изучение питания гидромедуз *Bougainvillia superciliaris* (L. Agassiz, 1849) в Белом море

А.А. Прудковский

Москва, Воробьевы горы, 119992, Московский Государственный Университет им. М.В. Ломоносова, Биологический факультет, каф. зоологии беспозвоночных
e-mail: andand79@mail.ru

РЕЗЮМЕ: Медузы — хищники и питаются зоопланктоном. Они влияют на численность своих жертв, определяя состав сообщества. В работе экспериментально исследовали количественные характеристики питания гидромедуз *Bougainvillia superciliaris* в Белом море. Время переваривания медузами зоопланктона зависит от температуры: $t = 7,4 - 0,38 * T$, где T — температура (°C), t — время переваривания (ч). Суточный рацион медуз возрастает при увеличении количества корма: $\lg R_s = 0,44 + 0,62 * \lg C$, где R_s — суточный рацион (жертв/медуза*24 ч), C — концентрация жертв (экз/л). Скорость потребления пищи мало зависит от численности зоопланктона при концентрации более 1000 жертв/л. Увеличение или замедление скорости потребления пищи при изменении концентрации корма, а также сравнительно высокий уровень концентрации насыщения позволяют *Bougainvillia superciliaris* использовать преимущества обитания вблизи поверхности воды, в условиях с высокой численностью, но большой неоднородностью распределения организмов.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: Гидромедузы, *Bougainvillia superciliaris*, питание, суточный рацион, зоопланктон, Белое море.

Feeding of hydromedusae *Bougainvillia superciliaris* (L. Agassiz, 1849) under experimental conditions (in the White Sea)

A.A. Prudkovsky

Department of Invertebrate Zoology, Moscow State University, Vorobjevy Gory, Moscow 119992 Russia
e-mail: andand79@mail.ru

ABSTRACT: Medusae are important consumers of zooplankton in the sea. Hydromedusae *Bougainvillia superciliaris* is a mass form in the White Sea. Their feeding in experimental conditions depends on zooplankton concentration and environment temperature. Digestion time decreases at high temperature: $t = 7,4 - 0,38 * T$, T — temperature (°C), t — digestion time (h). Ingestion rate of medusae increases at high concentration of prey: $\lg R_s = 0,44 + 0,62 * \lg C$, R_s — ingest rate (prey/medusae*24 h), C — prey concentration (ind/l). Ingestion rate is highest at concentration of 1000 prey/l. These changes in digestion and ingestion rates allow *B. superciliaris* to feed effectively close to the sea surface with abundant but patchily distributed zooplankton.

KEYWORDS: Hydromedusae, *Bougainvillia superciliaris*, feeding, day ration, zooplankton, White Sea.

Введение

Важной задачей современной экологии является изучение структуры сообщества, выявление факторов, организующих структуру и поддерживающих ее стабильность. Трофические отношения связывают различные группы организмов в составе сообщества. Гидромедузы — хищники и в большом количестве способны оказывать сильное воздействие на численность зоопланктона (Fulton, Wear, 1985; Matsakis, Conover, 1991). Однако выборочность этого воздействия, а также эффективность выедания зоопланктона хищниками исследованы недостаточно. Экспериментальные работы по изучению питания гидромедуз единичны (Daan, 1986; Fulton, Wear, 1985; Matsakis, Nival, 1989). В этих работах было показано, что скорость потребления пищи медузами *Sarsia tubulosa*, *Obelia geniculata*, *Phialidium spp.*, а также *Phyalella quadrata* возрастает с увеличением концентрации зоопланктона и достигает постоянного максимума (концентрации насыщения) при высокой численности жертв. Интенсивность питания планктонных Cnidaria не зависит от времени суток (Fancett, Jenkins, 1988; Sørnes, Aksnes, 2004).

Питание гидромедуз в Белом море изучали только на качественном уровне (Свешников, 1963). В прибрежье Белого моря, в весенний период встречаются медузы *Sarsia tubulosa* (Sars, 1835), *Bougainvillia superciliaris* (L. Agassiz, 1849), *Obelia longissima* (Pallas, 1766), *Perigonimus yoldiarcticae* (Birula, 1897), *Rathkea octopunctata* (M. Sars, 1835) и некоторые другие. В отдельные годы их общая численность в июне может превышать 400 экземпляров в 1 м³. *B. superciliaris* — один из массовых видов. Он появляется в планктоне ранней весной и достигает высокой численности в мае–июне (Перцова, 1979).

Целью работы было измерение времени переваривания пищи гидромедузами *B. superciliaris*, а также оценка интенсивности питания и суточного рациона хищников при различной концентрации корма.

Материал и методика

Эксперименты проводили на биостанции МГУ им. Н.А.Перцова в июне 2004 и 2005 гг. Биостанция расположена на берегу губы Ругозерской в Кандалакшском заливе Белого моря (Рис. 1). Взрослых медуз размером 6–9 мм, собирали индивидуально с поверхности моря стаканом. До начала экспериментов медуз держали в фильтрованной (диаметр ячеек 80 мкм) морской воде: 5 ч в случае измерения времени переваривания и 12–24 ч при измерении интенсивности питания и суточного рациона.

1. Измерение времени переваривания.

Медуз помещали в избыточную концентрацию зоопланктона и наблюдали за ними с помощью бинокля через боковую стенку аквариума. Манубриум (желудок) у *B. superciliaris* закрыт гонадами, что не позволяет непосредственно наблюдать за процессом переваривания. После того как медуза съела жертву определенного вида, хищника отсаживали в фильтрованную воду. Опыты проводили при различной температуре от 4°C до 13°C. Через различные промежутки времени с шагом в один час медуз фиксировали, вскрывали и оценивали состояние пищи в желудке. Если при вскрытии медузы желудок был пуст, то процесс переваривания считали уже завершённым. Если при вскрытии желудка хищника жертва сохраняла форму тела, а также особенности строения, характерные для данного вида, то процесс переваривания считали неоконченным. Момент завершения переваривания определяли в том случае, когда жертва утратила характерные черты, необходимые для ее видовой идентификации, однако еще не исчезла полностью. Условия проведения этих экспериментов представлены в таблице 1.

2. Измерение скорости потребления корма медузами.

В качестве корма в экспериментах использовали зоопланктон смешанного состава.



Рис. 1. Район сбора медуз в Белом море (Кандалакшский залив, Ругозерская губа).
 Fig. 1. Study area in the White Sea (Kandalaksha bay, Rugosersky inlet).

ва, состоящий преимущественно из науплиев *Pseudocalanus minutus* и *Oithona similis*. Зоопланктон собирали планктонной сетью с диаметром ячеек сетного конуса 80 мкм у поверхности, в прибрежье (Рис. 1). Условия проведения экспериментов представлены в таблице 2 (см. гл. Результаты).

В краткосрочных опытах медуз помещали в экспериментальную емкость с зоопланктоном, а через 1,5 ч фиксировали 4%-м формалином и вскрывали. Суммируя число жертв в желудке хищника и конечную численность зоопланктона в экспериментальном сосуде, определяли начальную концентрацию жертв. В экспериментах продолжительностью 12 ч и 24 ч число съеденных жертв определяли по разнице начальной и конечной численности организмов. При количестве жертв более 100 экз. в экспериментальном объеме начальную концентрацию зоопланктона определяли выборочным методом. Для этого подсчитывали количе-

ство организмов в 1/20 объема из сосуда объемом 8 л. Зоопланктон для экспериментов отбирали из того же сосуда небольшим стаканом, после тщательного перемешивания воды. Через сутки определяли конечную концентрацию зоопланктона в экспериментальных сосудах. Предварительно было показано, что при тщательном перемешивании относительная погрешность выборочного метода определения концентрации организмов составляет 20% ($p=0,05$). При концентрации зоопланктона менее 100 экз/л начальное число организмов в экспериментах подсчитывали тотальным счетом. Ошибка счета небольшого числа рачков в живом состоянии была незначительна. Эксперименты продолжительностью 1,5 ч проводили в дневное время суток (с 11.00 до 22.00), а эксперименты продолжительностью 12 ч — в ночное (с 22.00 до 10.00).

При питании хищника концентрация жертв в экспериментальном объеме замет-

Табл. 1. Время переваривания различных видов зоопланктона гидромедузами *Bougainvillia superciliaris* при различной температуре (Т).Tabl. 1. Digestion time of medusae *Bougainvillia superciliaris* under different temperatures (Т).

Дата	Размер медуз (мм)	Вид жертв	Число жертв в желудке (шт.)	Т (°С)	Время переваривания (ч)
30.05.04	6	Науплии <i>Cirripedia</i>	1	7	4
5.06.04	6	Науплии <i>Cirripedia</i>	1	4-5	6-7
6.06.04	6	<i>O. similis</i> fem, <i>P. minutus</i> I-II	2	4-5	5
7.06.04	6,5	<i>P. minutus</i> fem.	1	4-5	6-7
25.06.04	7	<i>P. minutus</i> I	1	10	3
7.06.05	8-9	<i>O. similis</i> fem, науплии <i>P. minutus</i>	2	7	4-5
7.06.05	8-9	Науплии <i>Cirripedia</i>	1	7	4-5
16.06.05	8	Науплии <i>O. similis</i>	1	13	1
20.06.05	8	Науплии <i>O. similis</i>	40-50	13	2-3
20.06.05	7	Науплии <i>O. similis</i>	20-30	13	2

но снижается, особенно за 12 ч или 24 ч. Для расчета скорости потребления пищи медузами использовали уравнение Frost (1972). Сначала рассчитывали коэффициент выедания (g): $g = -\ln(C_2/C_1) / (t_2 - t_1)$, где C_2 и C_1 — конечная и начальная концентрация жертв (экз/л) в эксперименте в моменты времени t_2 и t_1 . Средняя концентрация жертв за временной интервал $\Delta t = t_2 - t_1$ составляет $C = C_1 * (e^{-g\Delta t} - 1) / (-g\Delta t)$. Скорость потребления пищи (число жертв/медуза*ч) рассчитывали по формуле $I = C * g / M$, где M — концентрация хищников в эксперименте (экз/л). Суточный рацион рассчитывали по формуле $R_5 = I * 24$.

Результаты

Измерение времени переваривания пищи

Время переваривания зоопланктона медузами *Bougainvillia superciliaris* зависит от температурных условий и изменяется от 1 ч при температуре 13°С до 7 часов при темпе-

ратуре 4°С (Табл. 1). Время переваривания увеличивается с уменьшением температуры (Рис. 2): $t = 7,4 - 0,38 * T$, ($R = -0,89, SD = 0,7, n = 12, p < 0,0001$), (1) где T — температура (°С), t — время переваривания (ч).

Табл. 2. Условия проведения экспериментов по измерению скорости потребления медузами корма. Т — продолжительность эксперимента (ч), С — диапазон концентраций жертв (экз/л), N — число медуз в эксперименте, V — экспериментальный объем (л), t — температура в эксперименте (°С), n — число экспериментов. Tabl. 2. Experimental conditions: T — time (h), C — zooplankton concentration (ind/l), N — number of medusae, V — volume (l), t — temperature (°C), n — number of experiments.

С (экз/л)	Т (ч)	V (л)	N (шт)	t (°С)	n
50-11000	1,5	0,125	1	13-14	24
40-1700	12	0,133	1	10-14	24
200-1600	24	0,133	1	10-14	11
100-1200	24	5-8	10-30	10-14	9

Коэффициент Q_{10} в диапазоне от 5°C до 13°C составлял 2,5. По результатам экспериментов, на продолжительность времени переваривания не влияли вид или количество жертв в желудке.

Измерение интенсивности питания

Скорость потребления пищи медузами возрастает при увеличении концентрации жертв (Рис. 3). Эксперименты продолжительностью 1,5 ч показали, что рост интенсивности питания прямо пропорционален увеличению количества корма только в ограниченном диапазоне концентраций (Рис. 3А). В диапазоне от 50 до 500 жертв/л зависимость имеет вид:

$$\lg I = -1,7 + 1,1 \cdot \lg C, \quad (R = 0,8, SD = 0,23, n = 12, p = 0,003), \quad (2)$$

где I — интенсивность питания медуз (жертв/медуза*ч), C — концентрация жертв (экз/л).

В диапазоне от 1000 до 10000 жертв/л интенсивность питания медуз слабо зависит от концентрации жертв:

$$\lg I = 0,79 + 0,16 \cdot \lg C, \quad (R = 0,21, SD = 0,21, n = 13, p = 0,48), \quad (3)$$

Таким образом, при достижении концентрации зоопланктона 1000 жертв/л и ее дальнейшем увеличении рост скорости потребления медузами пищи замедляется.

Средняя скорость потребления пищи за 12 ч была ниже, чем в экспериментах продолжительностью 1,5 ч (рис. 3Б):

$$\lg I = -1,02 + 0,72 \cdot \lg C, \quad (R = 0,86, SD = 0,21, n = 24, p < 0,0001), \quad (4)$$

Наиболее низкой средняя скорость потребления пищи была в экспериментах продолжительностью 24 ч. Коэффициенты регрессионных зависимостей, построенных для измерений суточного рациона в экспериментальных объемах 0,33 л и 5–8 л, не отличались, поэтому полученные результаты объединили (Рис. 3В):

$$\lg I = -0,94 + 0,62 \cdot \lg C, \quad (R = 0,69, SD = 0,2, n = 20, p = 0,0007), \quad (5)$$

В экспериментах продолжительностью 12 ч и 24 ч интенсивность питания также возрастала при увеличении концентрации жертв до 1000 экз/л.

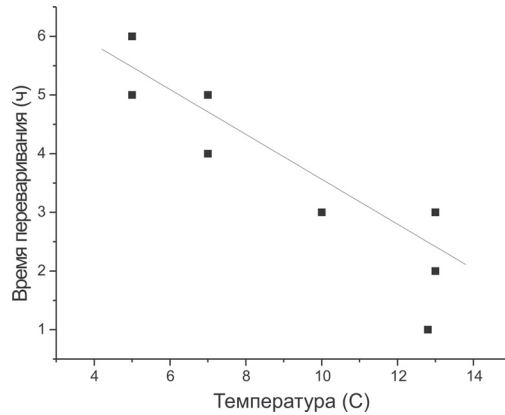


Рис. 2. Зависимость времени переваривания небольших рачков Copepoda и науплиев Cirripedia медузами *Bougainvillia superciliaris* от температуры.

Fig. 2. Digestion time of Copepoda and Cirripedia nauplii by *Bougainvillia superciliaris* at different temperatures.

Скорость потребления пищи медузами была максимальна в краткосрочных экспериментах, которые проводили в дневное время. Однако средняя интенсивность питания в ночное время (в двенадцатичасовых экспериментах) была выше, чем в суточных экспериментах. Таким образом, влияние времени суток на интенсивность питания было не существенно. Полученные различия можно объяснить краткосрочным увеличением скорости потребления пищи после периода голодания, предвещающего опыта.

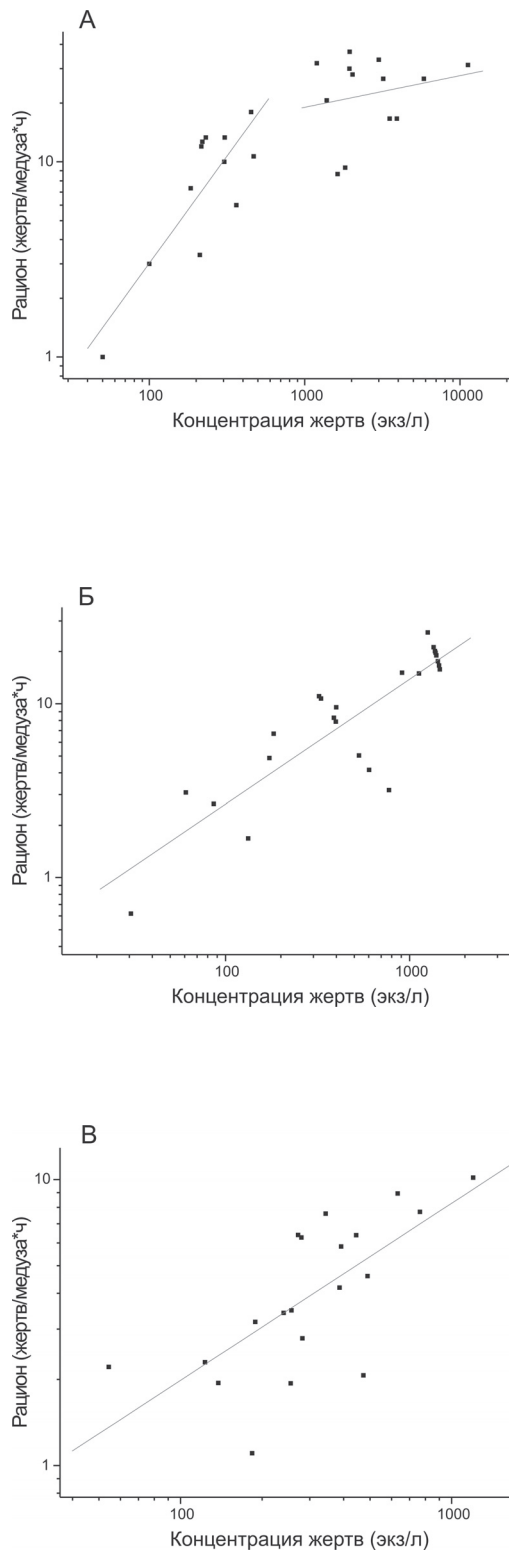
Суточный рацион оценивали исходя из результатов суточных экспериментов (Рис. 4):

$$\lg R_5 = 0,44 + 0,62 \cdot \lg C, \quad (R = 0,69, SD = 0,2, n = 20, p = 0,0007), \quad (6)$$

где R_5 — суточный рацион (жертв/медуза*24 ч), C — концентрация жертв (экз/л).

Обсуждение

Время переваривания жертв планктонными Cnidaria варьирует от нескольких минут до 54 часов в зависимости от вида и размера хищника, вида и количества жертв в желудке, а также температуры (Martinussen, Vamstedt, 2001). Небольшие Copepoda и науплии Cirripedia при температуре 3–8°C пе-



ревариваются гидромедузами *Bougainvillia superciliaris* и *Rathkea octopunctata* за 5–6 ч, медузами *Sarsia tubulosa*–за 3–9 ч, а *Perigonimus yoldia-arcticae*–за 6–9 ч (Свешников, 1963). При температуре 7–12°C, время переваривания небольших копепод и науплиев *Cirripedia* составляет 5–7 ч для *Rathkea octopunctata* и 3–4 ч для *Sarsia tubulosa* (Плотникова, 1961). Средняя продолжительность переваривания небольших копепод гидромедузами *Sarsia princeps*, *Euphysa tentaculata*, *Rathkea octopunctata*, *Cosmetira sp.* и *Aglantha digitale* при температуре 4°C составляет 1,73–3,25 ч (Matsakis, Conover, 1991), что ниже данных других исследователей и результатов, полученных в нашей работе. Коэффициент Q_{10} для различных беспозвоночных хищников пелагиали в диапазоне температур, благоприятном для их существования, составляет 1,4–3 (Martinussen, Vamstedt, 2001). Полученное нами значение коэффициента ($Q_{10}=2,5$) входит в этот диапазон. Влияние размеров (массы или числа) жертв на скорость переваривания, по-видимому, имеет меньшее значение. При увеличении соотношения массы хищника (сцифомедуз *Aurelia aurita* и *Cyanea capillata*) и массы жертв в 1000 раз время переваривания пищи увеличивается менее чем в 10 раз (Martinussen, Vamstedt, 1999). Масса жертв в экспериментах с *Bougainvillia superciliaris* варьировала незначительно. Влияние вида жертвы на скорость переваривания пищи медузами в наших экспериментах не прослежено.

Эксперименты по измерению интенсивности питания *B. superciliaris* проводили при

Рис. 3. Зависимость интенсивности питания (экз/медуза*ч) медуз *Bougainvillia superciliaris* от концентрации зоопланктона (экз/л):

А. Среднее потребление корма за 1,5 ч. Б. Среднее потребление корма за 12 ч. В. Среднее потребление корма за 24 ч.

Fig. 3. Consumption of copepod nauplii (ind./h.) by *Bougainvillia superciliaris* at different concentrations of zooplankton:

А. Average consumption for 1,5 h. Б. Average consumption for 12 h. В. Average consumption for 24 h.

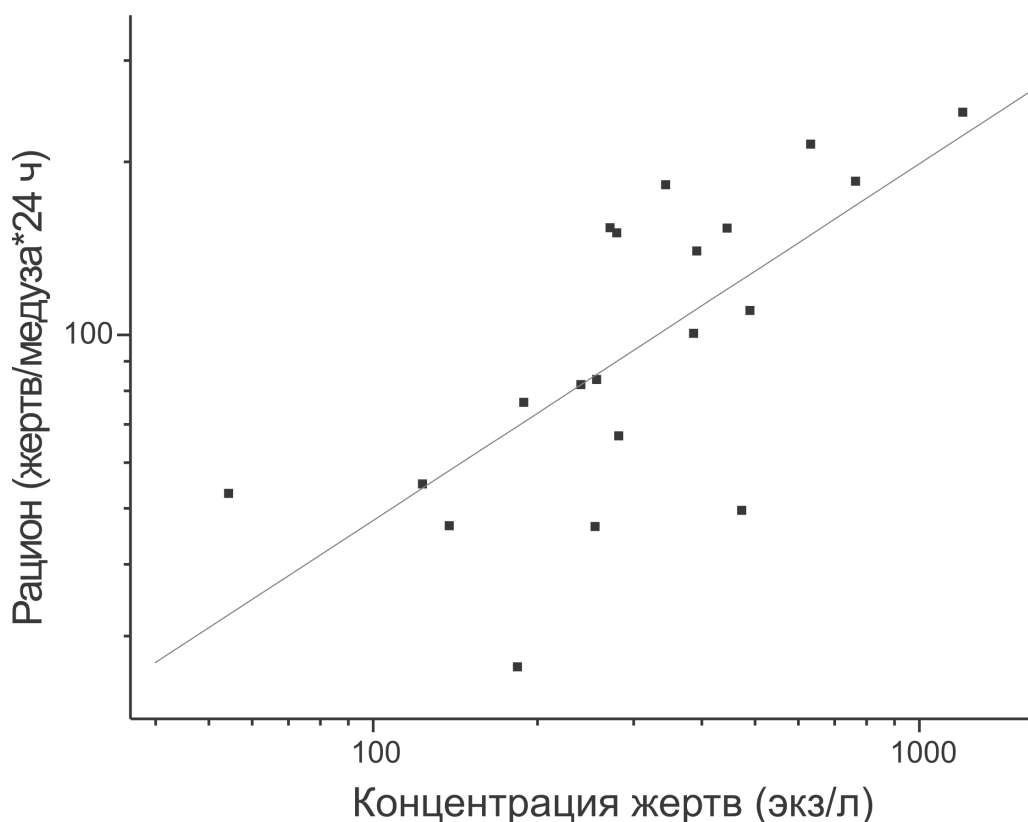


Рис. 4. Зависимость суточного потребления жертв медузами *Bougainvillia superciliaris* от концентрации зоопланктона.

Fig. 4. The daily consumption of zooplankton by *Bougainvillia superciliaris* at varying prey concentrations.

температуре 10–14°C. Время переваривания пищи медузами при данной температуре составляет около 2 ч. Таким образом, выедание хищниками зоопланктона за 1,5 ч не вносило ошибку в оценку начальной численности жертв в краткосрочных экспериментах.

Функциональная роль медуз в сообществе тесно связана с особенностями их морфологии и поведения (Gladfelter, 1973; Madin, 1988; Colin et al, 2003). Особенности строения колокола в сочетании с определенными типами поведения позволяют разделить хищников на две группы: крейсирующие медузы (cruising) и медузы-засадчики (ambush) (Greene, 1985; Colin et al, 2003). Представители первой группы имеют более уплощен-

ную форму и большую часть времени проводят в движении, гребя краевыми частями колокола. В процессе движения создаются потоки воды, процеживающие воду сквозь щупальца медузы. Щупальца расправлены как в движении, так и во время редких остановок. Наибольшего выражения данная стратегия достигает у сцифомедуз, однако встречается и у многих гидроидных лептомедуз. Медузы-засадчики, преимущественно гидроидные антомедузы и трахимедузы, имеют более продолговатую форму. Большую часть времени организмы, относящиеся к данной группе, проводят в дрейфе. Зависая в толще воды, хищники собирают пищу на расправленные щупальца. Периодически они быстро перемищаются на новое место, используя пре-

имущества удлинённого колокола. Во время движения щупальца сокращаются, и медузы не питаются.

Скорость потребления пищи планктонными Cnidaria зависит от вида и размеров хищника и жертв, от температуры, а также от концентрации жертв. В определенном диапазоне скорость потребления пищи прямо пропорциональна концентрации жертв (Chandy, Greene, 1995). Концентрация насыщения для *Phialidium spp.* и *Obelia geniculata*, небольших гидромедуз с плоским колоколом, при температуре 14–15°C, составляет 100–150 рачков/л (Fulton, Wear, 1985; Matsakis, Nival, 1989). Концентрация насыщения для *Sarsia tubulosa*, гидромедузы с вытянутым колоколом, при температуре 12°C изменяется от 50 до 250 рачков/л при увеличении размера колокола от 3 мм до 12 мм (Daan, 1986). Размеры жертв в этих экспериментах варьировали от 0,2 до 1 мм.

В наших экспериментах концентрация насыщения для *Bougainvillia superciliaris* при питании науплиями копепод (размером 0,1–0,4 мм) составляла не менее 1000 жертв/л. Для медуз характерны объемистый желудок, вмещающий более семидесяти науплиев, и многочисленные щупальца, расположенные четырьмя пучками. Насыщение хищника может определяться различными механизмами и проявляться в различных временных масштабах. На первом этапе максимальная скорость потребления пищи определяется числом щупалец и скоростью передачи жертв от щупалец ко рту. На втором этапе ограничения в скорости потребления могут определяться вместимостью желудка и физиологической реакцией насыщения. Если наибольшая скорость потребления пищи определяется вместимостью желудка, то значение концентрации насыщения для крупных жертв будет ниже, чем для меньших науплиев. Гидромедузы *S. tubulosa* и *O. geniculata*, особенности питания которых были исследованы в работах Daan (1986) и Fulton, Wear (1985), встречаются в Белом море. Сравнительно низкий уровень концентрации насыщения для этих

видов может объясняться тем, что медуза *S. tubulosa* имеет только четыре щупальца, а желудок *O. geniculata*, по нашим наблюдениям, вмещает только несколько жертв (неопубл. данные). Медузы *B. superciliaris* концентрируются в поверхностных слоях воды (Mills, 1983). Численность некоторых групп зоопланктона, особенно науплиев Copepoda, в Белом море увеличивается около поверхности и может составлять сотни тысяч экз/м³ (Шувалов и др., 1974). Таким образом, вместительный желудок и большое число щупалец этих медуз позволяют им использовать преимущества обитания вблизи поверхности. Средняя интенсивность питания зависит от физиологического состояния медузы. Голодный хищник потребляет пищу с максимальной скоростью. После того как желудок наполнен, скорость потребления снижается. Возможность регулировать интенсивность питания выгодна при высокой неоднородности распределения зоопланктона в естественных условиях.

Суточный рацион *B. superciliaris* при концентрации 100 жертв/л немного ниже рациона гидромедуз *Sarsia tubulosa* (Daan, 1986) и *Phialidium spp.* (Matsakis, Nival, 1989), однако выше рациона *Phyalella quadrata*, *Obelia geniculata* (Fulton, Wear, 1985) и эфир *Aurelia aurita* (Bamstedt et al., 2001) (Табл. 3). Потребление жертв крупными сцифомедузами за 24 ч (Bamstedt, 1990; Purcell, 1997) значительно выше, чем для изученных видов гидромедуз и эфир. По-видимому, суточный рацион зависит преимущественно от размеров хищника (Sørnes, Aksnes, 2004), а не от его систематического положения или морфологии.

Благодарности

Я благодарю Перцову Н.М. за помощь в определении зоопланктона, а также ценные советы по поводу методики работы и анализа полученных результатов. Также я благодарен Кособоковой К.Н. за предоставленную возможность участвовать в гранте Российско-Германской лаборатории ОШЛ, а

Табл. 3. Суточный рацион различных медуз при концентрации жертв 100 экз/л. L_m — размер колокола медуз (мм), T — температура ($^{\circ}\text{C}$), L_p — размер жертв (мм), R_s — суточный рацион (жертв/медуза*24 ч).

Tabl. 3. Daily ration of different species of medusae under 100 prey/l. L_m — size of medusae bell (mm), T — temperature ($^{\circ}\text{C}$), L_p — size of prey (mm), R_s — daily ration (prey/medusae*24 h).

Вид медузы	Строение колокола	L_m (мм)	T ($^{\circ}\text{C}$)	Вид жертв	L_p (мм)	R_s (экз/мед*сут)	Автор
<i>Bougainvillia superciliaris</i>	вытянутый	6-9	10-14	Nauplii <i>P.minutus</i> и <i>O.similis</i>	0,1-0,4	60	Настоящая работа
<i>Sarsia tubulosa</i>	вытянутый	6-12	12	<i>Temora longicornis</i>	0,5-1	?100	Daan 1986
<i>Phialidium</i> spp.	плоский	7	15	Copepoda	0,2-0,5	150	Matsakis, Nival 1989
<i>Obelia geniculata</i>	плоский	2-5	14	<i>Paracalanus indicus</i> , nauplii	0,14	20	Fulton, Wear 1985
<i>Phyalella quadrata</i>	плоский	4-10	14	<i>Acartia enisifera</i> , adults	1,04	20	Fulton, Wear 1985
<i>Aurelia aurita</i> (эфира/ephyra)	плоский	2-4	15	Artemia, nauplii	0,5-0,7	10-50	Bamstedt et all 2001
<i>Aurelia aurita</i>	плоский	8-10	15	Смешанный состав зоопланктона	-	2000-3000	Bamstedt 1990
<i>Chrysaora quinquecirrha</i>	плоский	10-100	-	Copepoda	-	100-10000	Purcell 1997

также за некоторые предоставленные данные и статьи. Я благодарю Марфенина Н.Н. за ценные замечания по поводу методики работы и анализа результатов. Я благодарю Беэр Т.Л., а также других сотрудников и работников биостанции ББС МГУ им. Н.А. Перцова за помощь и поддержку во время работы на биостанции. Работа выполнена при поддержке ФЦП “Интеграция” (проект № Э-265/808), гранта Российско-Германской Лаборатории полярных и морских исследований им. Отто Шмидта (ОШЛ) (проект OSL-03-11).

Литература

Перцова Н.М. 1979. Некоторые данные по экологии гидроидных медуз в Белом море // Комплексные исследования природы океана. Вып.6. С.231–242.
 Плотникова Е.Д. 1961. Материалы о питании медуз побережья восточного Мурмана // Гидрологичес-

кие и биологические особенности прибрежных вод Мурмана. Мурманск. С.153–166.
 Свешников В.А. 1963. Питание медуз как возможных конкурентов беломорской сельди. // Труды Кандалакшского государственного заповедника. Вып.4. С.246–249.
 Шувалов В.С., Тупицкий В.В., Жебенева Л.В. 1974. Некоторые данные о приповерхностном планктоне шельфовой зоны Белого и Баренцева морей // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод мирового океана. Тез. докл. Л. С.100–101.
 Bamstedt U. 1990. Trophodynamics of the scyphomedusae *Aurelia aurita*. Predation rate in relation to abundance, size and type of prey organism // Journal of Plankton Research. Vol.12. No.1. P.215–229.
 Bamstedt U., Wild B., Martinussen M.B. 2001. Significance of food type for growth of ephyrae *Aurelia aurita* (Scyphozoa) // Marine Biology. Vol.139. P.641–650.
 Chandy S.T., Greene C.H. 1995. Estimation the predatory impact of gelatinous zooplankton. // Limnology and Oceanography. Vol.40. No.5. P.947–955.
 Colin S.P., Costello J.H., Klos E. 2003. In situ swimming and feeding behaviour of eight cooccurring hydrome-

- dusae // Marine ecology. Progress series. Vol.253. P.305–309.
- Daan R. 1986. Food intake and growth of *Sarsia tubulosa* (Sars, 1835), with quantitative estimates of predation on copepod populations. // Netherlands Journal of Sea Research. Vol.20. No.1. P.67–74.
- Fancett M.S., Jenkins G.P. 1988. Predatory impact of scyphomedusae on ichthyoplankton and other zooplankton in Port Phillip Bay // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. Vol.116. P.63–77.
- Frost B.W. 1972. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus* // Limnology and Oceanography. Vol.17. No.6. P.805–816.
- Fulton R.S., Wear R.G. 1985. Predatory feeding of the hydromedusae *Obelia geniculata* and *Phialella quadrata* // Marine Biology (Berlin). Vol.87. No.1. P.47–54.
- Gladfelter W.B. 1973. A comparative analysis of the locomotory systems of medusoid Cnidaria // Helgolander wissenschaftliche Meeresuntersungen Vol.25. No.2–3. P.228–272.
- Greene C.H. 1985. Planktivore functional groups and patterns of prey selection in pelagic communities // Journal of Plankton Research. Vol.7. No.1. P.35–40.
- Madin L.P. 1988. Feeding behavior of tentaculate predators: in situ observation and a conceptual model // Bulletin of Marine Science (USA). Vol.43. No.3. P.413–429.
- Martinussen M.B., Bamstedt U. 1999. Nutritional ecology of gelatinous planktonic predators. Digestion rate in relation to type and amount of prey // J. of Experimental Marine Biology and Ecology. Vol.232. P.61–84.
- Martinussen M.B., Bamstedt U. 2001. Digestion rate in relation to temperature of two gelatinous planktonic predators // Sarsia. Vol.86. No.1. P.21–35.
- Matsakis S., Conover R.J. 1991. Abundance and feeding of medusae and their potential impact as predators on other zooplankton in Bedford Basin (Nova Scotia, Canada) during spring. // Canadian J. Fisheries and Aquatic Sciences. Vol.48. No.8. P.1419–1430.
- Matsakis S. & P. Nival. 1989. Elemental composition and food intake of *Phialidium* Hydromedusae in the laboratory // J. of Experimental Marine Biology and Ecology. Vol.130. No.3. P.277–290.
- Mills C.E. 1983. Vertical migration and diel activity patterns of Hydromedusae: studies in a large tank // Journal of Plankton Research. Vol.5. No.5. P.619–635.
- Purcell J.E. 1997. Pelagic Cnidarians and Ctenophores as predators: selective predation, feeding rates, and effects on prey populations // Annales de l'Institute oceanographique. Vol.73. No.2. P.125–137.
- Sørnes T.A., Aksnes D.L. 2004. Predation efficiency in visual and tactile zooplanktivores // Limnology and Oceanography. Vol.49. No.1. P.69–75.