

Особенности жизненного цикла и питания *Bougainvillia superciliaris* (L. Agassiz, 1849) (Cnidaria: Hydrozoa: Filifera) в Белом море

А.А. Прудковский

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, Москва, 119991, Россия.
e-mail: aprudkovsky@wsbs-msu.ru*

РЕЗЮМЕ: Исследован жизненный цикл гидроида *Bougainvillia superciliaris* в Белом море. Особенности строения беломорских медуз и колоний полипов данного вида вполне соответствуют современным описаниям. Стелющиеся колонии круглогодично обитают на разных субстратах в сублиторали. Выявлен состав пищи гидроидов на разных стадиях развития. Недавно сформировавшиеся полипы способны проглотить только небольшие жертвы. Спектр питания полностью сформированных полипов более разнообразный. Медузоидные почки появляются весной подо льдом, а нерест медуз происходит в июне при температуре 10–12 °С. Медузы имеют широкий спектр питания. Индекс избирательности «С» при питании медуз различными группами зоопланктона имел достоверно положительное значение для науплиев *Cirripedia* и рачков *Microsetella norvegica*. В эксперименте гидромедузы также захватывали с помощью нематоцист преимущественно небольших планктонных ракообразных. В работе проведён анализ жизненного цикла с точки зрения температурных и пищевых потребностей медуз и полипов в соответствии с условиями обитания в Белом море. Как цитировать эту статью: Прудковский А.А. 2012. Особенности жизненного цикла и питания *Bougainvillia superciliaris* (L. Agassiz, 1849) (Cnidaria: Hydrozoa: Filifera) в Белом море // Зоология беспозвоночных. Т.9. № 2. С.71–90.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: гидроиды, *Bougainvillia superciliaris*, Белое море, питание, жизненный цикл.

Life cycle and feeding of *Bougainvillia superciliaris* (L. Agassiz, 1849) (Cnidaria: Hydrozoa: Filifera) in the White Sea

A.A. Prudkovsky

*Moscow State University, Faculty of Biology, 1-12 Leninskie Gory, 119991, Moscow, Russia.
e-mail: aprudkovsky@wsbs-msu.ru*

ABSTRACT: The life cycle of *Bougainvillia superciliaris* (Hydrozoa: Cnidaria) in the White Sea was investigated by means of laboratory and field surveys. The peculiarities of medusae and hydroids in the White Sea were the same as compared with recent species description near the coast of Europe. The creeping colonies were observed in the sublittoral

zone all the year. There was a variety of zooplankton preys in the stomachs of medusae and polyps in the Sea. The early polyps can ingest only a small prey. But the mature polyps had a broad prey composition in the stomachs and predated both zooplankton and bottom preys. Medusae had a broad prey composition in the stomachs too but caught only zooplankton preys. A prey selection index "C" was positive and significant for barnacle nauplii and copepods *Microsetella norvegica*. In experiments medusae caught crustaceans mainly. Medusae buds appeared in the spring under the ice. The spawning of medusae occurred in June when the temperature in the Sea is 10–12 °C. We discuss the life cycle of *B. superciliaris* as compared with temperature and food supply in the White Sea.

How to cite this article: Prudkovsky A.A. 2012. [Life cycle and feeding of *Bougainvillia superciliaris* (L. Agassiz, 1849) (Cnidaria: Hydrozoa: Filifera) in the White Sea] // Invert. Zool. Vol.9. No.2. P.71–90 [in Russian, with English summary].

KEY WORDS: Hydrozoa, *Bougainvillia superciliaris*, White Sea, feeding, life cycle.

Введение

Многие гидрозои (Hydrozoa, Cnidaria) обладают сложным жизненным циклом, состоящим из медузоидной и полипоидной стадий развития. В течение длительного времени популяция может сохраняться в виде малозаметных донных колоний полипов, но в благоприятных условиях в пелагиали появляются многочисленные медузы. Необычайное разнообразие жизненных циклов гидрозоев оставляет широкий простор для изучения особенностей разных видов (Воеро, Bouillon, 1987; Воеро et al., 1997). Особое внимание в последнее время научное сообщество уделяет проблеме всплеск численности медуз в пелагиали (Mills, 2001; Purcell et al., 2007; Licandro et al., 2010). Населяя донные и пелагические биотопы, полипоидные колонии и медузы данного вида зависят в течение жизненного цикла от разных условий среды и имеют различные биологические специализации. Исследования жизненных циклов позволяют разрешить сразу несколько проблем — помогают понять принципы популяционной динамики и облегчают идентификацию морфологически сходных видов. В частности, исследования жизненных циклов книдарий необходимы для определения причин всплеск численности медуз (Воеро et al., 2008).

Значимость медуз и полипов *Bougainvillia* невелика в сравнении с крупными или ядовитыми видами Cnidaria. Тем не менее, это — регулярный компонент прибрежных сообществ, которые в наибольшей степени используются человеческим обществом. Численность медуз обычно невысокая (Allwein, 1967; Larson, 1986; Nicholas, Frid, 1999; Batistić et al., 2007; Benović et al., 2000; Hosia, Bamstedt, 2007; Palma et al., 2007), хотя изредка они бывают преобладающей формой прибрежного студенистого макропланктона (Miglietta et al., 2008). В определённых условиях количество медуз может быть более 40 экз./м³ (Ballard, Myers, 1996). Некоторые виды *Bougainvillia* встречаются в сообществах обрастателей (Morri, Воеро, 1986; Henry, Kenchington, 2004; Krohling, Zalmon, 2008) и отмечена интродукция подобных видов в новые для них акватории (Occhipinti-Ambrogi, Savini, 2003; Streftaris et al., 2005).

Род *Bougainvillia* относится к систематически-проблемной группе таксонов. Молекулярный анализ не подтвердил монофилию сем. Bougainvillidae, а группа семейств атекатных гидроидов Filifera, по-видимому, состоит из четырех независимых филогенетических линий (Collins, 2000; Cartwright et al., 2008). Медузы *Bougainvillia* изучены значительно лучше, чем донные колонии. Подробное описание строения медузы *Bouga-*

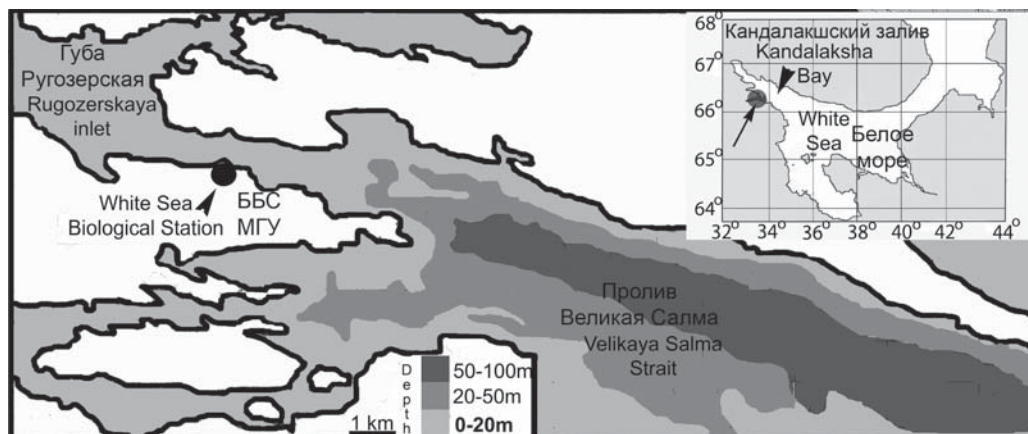


Рис. 1. Акватория сбора проб (губа Ругозерская и пролив Великая Салма, Кандалакшский залив, Белое море).

Fig. 1. The study area in the White Sea, showing the position of Rugozerskaya inlet and Velikaya Salma Strait in the Kandalaksha Bay.

invillia было опубликовано ещё в середине XIX века (Agassiz, 1849) и позднее дополнительно описаниями разнообразия этих медуз в классических работах XX века (Russel, 1953; Kramp, 1959, 1961, 1965, 1968). Всего для рода *Bougainvillia* выделяют более 30 видов, населяющих холодноводные приполярные, умеренные и тепловодные тропические акватории (Kramp, 1959; Наумов, 1960 [Naumov, 1960]; Kramp, 1961; Vanucci, Rees, 1961; Kramp, 1968; Millard, 1975; Bouillon, 1995; Schuchert, 1996; Bouillon, Voero, 2000; Schuchert, 2007). Трудность нахождения и консервативность строения полипоидной стадии приводит к сложности идентификации донных колоний. Многие ранние описания позже были признаны недостаточными или даже ошибочными. До сих пор неизвестны полипоидные колонии для *B. aurantiaca*, *B. frondosa*, *B. involuta*, *B. maniculata*, *B. multicalia*, *B. multitentaculata*, *B. niobe* и др. (Vanucci, Rees, 1961; Schuchert, 2007). «Сложную таксономическую историю» имеет и вид *B. superciliaris* (Маргулис, Карлсен, 1985 [Margulis, Karlsen, 1985]; Schuchert, 2007).

Особенности жизненных циклов, биологии, экологии, поведения всегда выполняют лишь побочную роль при видовых описаниях, так как редко в достаточной мере исследованы.

Данная работа посвящена особенностям жизненного цикла и питания гидроида *B. superciliaris* в Белом море.

Материал и методы

Материал был собран в 2003–2011 гг. в окрестностях беломорской биостанции им. Н.А. Перцова (Кандалакшский залив, губа Ругозерская и пролив Великая Салма; рис. 1). Сборы медуз *B. superciliaris* проводили в июне 2003, 2004, 2009–2011 гг. на 8–10 станциях. Более 500 медуз было поймано с помощью поверхностных тралений в трёх рейсах с 1 по 19 июня 2004 г. Траления в последнюю декаду июня 2009–2011 гг. были безрезультатны, по причине отсутствия медуз в пробах. Однако некоторое количество медуз было поймано 8 июня 2011 г. Для тралений использовали сеть с диаметром входного отверстия 50 см и диаметром ячеи фильтрующего конуса 250 мкм. Одновременно с поверхностными тралениями зоопланктон на станциях собирали сетью с диаметром 25 см и ячейей фильтрующего конуса 90 мкм. Материал был сразу же зафиксирован раствором формалина (4%).

Собранные пробы использовали для определения численности медуз, их распределения и размеров. Особенности строения

были проанализированы у медуз, собранных в 2011 г. Исследуя пищевые комки в желудках медуз и идентифицируя частично переваренные планктонные организмы из пищевого комка, определяли спектр питания. Для сопоставления состава зоопланктона и состава пищи медуз, подсчитывали численность организмов в планктонных пробах, собранных вместе с медузами. Для оценки избирательности питания использовали индекс Пирра (Pearce, 1982), который позволяет оценить достоверность полученных различий и, кроме того, уже применялся при работе с медузами (Graham, Kroutil, 2001; Costello, Colin 2002; Прудковский, 2006 [Prudkovsky, 2006]).

Избирательность питания исследовали экспериментально с помощью оригинальной методики. Пойманных в море медуз помещали в небольшой аквариум при температуре 10–12 °С. Для подробного наблюдения питания, медуза была зафиксирована на нитку при помощи цианоакрилатного клея. Таким образом, с помощью бинокулярного микроскопа через боковую стенку аквариума, возможно наблюдать столкновение различных жертв со щупальцами медузы. Процесс питания медузы можно разделить на несколько этапов, каждый из которых описывается в терминах математической вероятности: столкновение жертвы со щупальцем, выстреливание нематоцист и удержание жертвы на краевых щупальцах, передача жертвы с внешнего на внутренний круг щупалец, заглатывание жертвы. Мы исследовали, как вероятность выстреливания нематоцист и удержание жертвы на краевых щупальцах медузы после столкновения зависит от таксономической принадлежности жертвы. Для увеличения частоты столкновения планктонных организмов со щупальцами медузы использовали состав зоопланктона, характерный для поверхностных слоёв моря, но концентрированный при помощи планктонной сетки. В эксперименте регистрировали количество столкновений организмов зоопланктона со щупальцами и долю захвата жертв стрекательными капсулами после столкновения. Сам момент столкновения был идентифицирован по измене-

нию положения щупальца или его резкому сокращению. Всего было выполнено 100 наблюдений для каждого типа жертв, в том числе копеподитных стадий развития веслоногих рачков, науплиев усонюгих ракообразных, личинок моллюсков и многощетинковых червей, а также коловраток *Synchaeta* sp.

Колонии *B. superciliaris* собирали в конце марта, а также в июне–сентябре 2011 г. Многочисленные колонии были собраны в обрастаниях прибрежных водорослей вблизи уреза воды, а колония с медузоидными почками была обнаружена с помощью водолазных сборов в конце марта.

В конце июня 2011 г. колонии полипов были выращены из осевших на стекло планул. Их содержали вплоть до конца сентября в проточной аквариальной системе при непрерывной смене воды и температуре, в соответствии с её динамикой в море. При помещении медуз в период нереста в экспериментальную ёмкость, планулы отрываются от поверхности желудка медузы и опускаются на дно. Для успешного оседания планул, на дно аквариума положили стекло со сформированной бактериальной плёнкой. После того как на стекле образовались первичные колонии с одним полипом, они были помещены в проточную систему. Колонии регулярно просматривали под бинокуляром и фотографировали.

Наблюдения за поведением полипов в экспериментальных условиях позволили получить некоторые представления об их пищевых предпочтениях. Для наблюдения за процессом питания в экспериментальную ёмкость с колониями добавляли науплиев артемии, а также сконцентрированный зоопланктон из моря. Также исследовали состав пищи в гастральной полости полипов, собранных в прибрежных обрастаниях в сентябре 2011 г.

Результаты

Встречаемость и строение колоний

Полипоидная стадия была идентифицирована в конце марта, благодаря наличию на

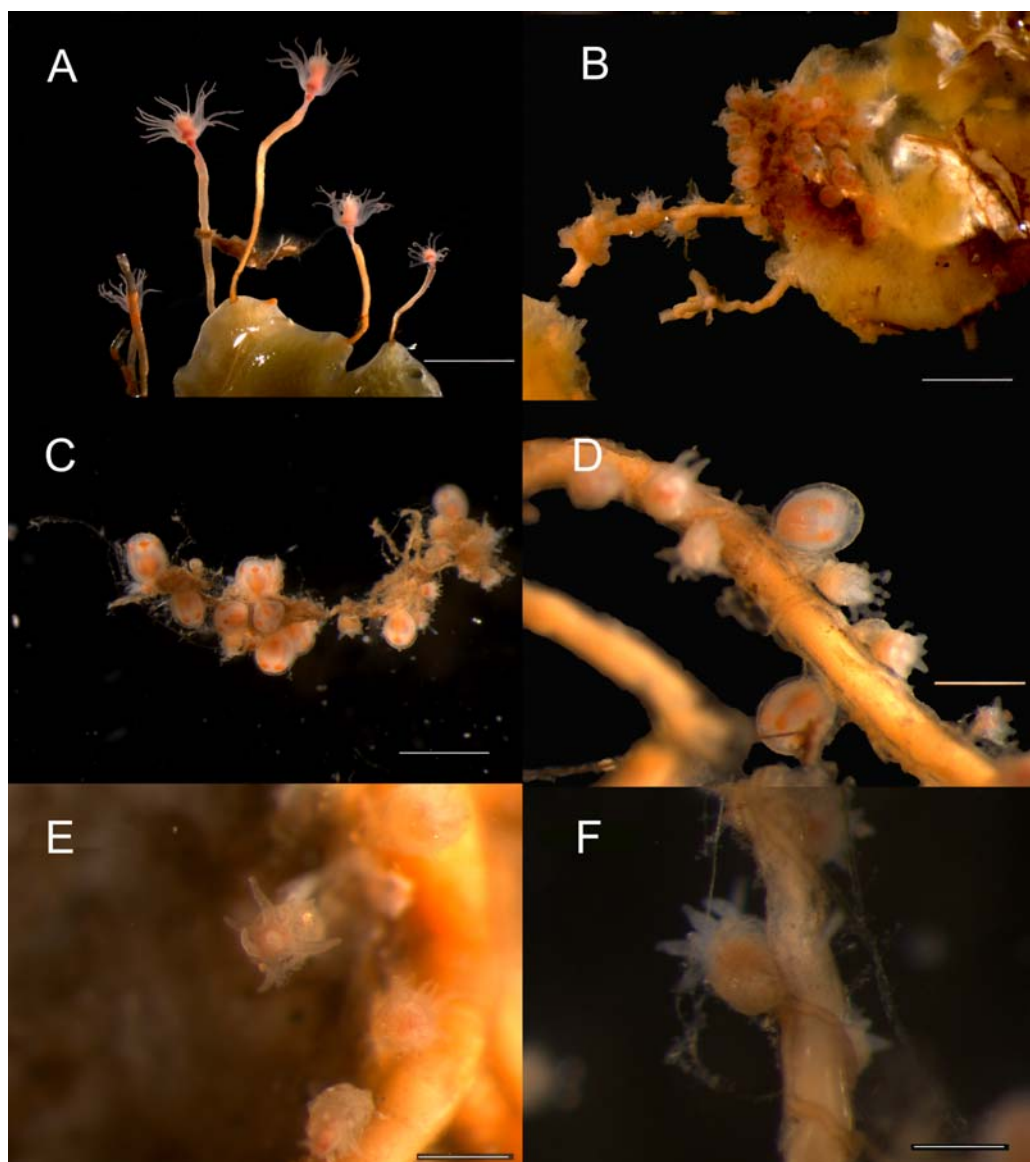


Рис. 2. Столоны *Tubularia indivisa*, обросшие губкой и колониями *Bougainvillia superciliaris* (25.03.11, глубина 5–10 м).

A — общий вид колоний *T. indivisa*; B–D — колонии *B. superciliaris* с медузоидными почками, обнаруженные в толще губки; E–F — отдельные полипы *B. superciliaris*. Масштаб (мм): A — 6; B — 3; C — 2; D — 1; E–F — 0,5.

Fig. 2. The stolons of *Tubularia indivisa* colonized by hydroid *B. superciliaris* and sponge *Halichondria* sp. (25.03.11, depth 5–10 m).

A — Upright stolons of *T. indivisa*; B–D — hydrorhiza of *B. superciliaris* with medusae buds and polyps inside the sponge; E–F — polyps of *B. superciliaris*. Scale (mm): A — 6; B — 3; C — 2; D — 1; E–F — 0.5.

колонии медузоидных почек. Колония со сформированными медузками была обнаружена на столоне *Tubularia indivisa*, в толще обрастающей столон губки *Halichondria* sp. на глубине 5–10 м (рис. 2А–В). Колонии *B. superciliaris* — стелющиеся. Неправильно разветвлённая гидрориза *B. superciliaris* обильно обвивала основания восходящих побегов *Tubularia*. Многочисленные полипы и медузоидные почки *B. superciliaris* формировали скопления в толще губки (рис. 2В–F). Медузоидные почки были расположены на столонах. Ножки медузоидных почек очень мелкие и заметны с трудом (рис. 3Е). Вскрытые почки имели по 4 щупальцевых бульбы с глазками, по 4–5 краевых щупальца на каждой бульбе, а также трижды дихотомически ветвящиеся околоротовые щупальца (рис. 3).

Похожие колонии в большом количестве были также обнаружены вблизи уреза воды, на глубине менее 1 м (рис. 4). Они обрастали поверхность талломов *Ascophyllum nodosum*, а также колонии мшанок и других гидроидных полипов в районе «Еремеевского порога», в окрестностях биостанции. Эти колонии можно найти круглогодично, и их строение мало меняется за период с марта (рис. 4А–В) по сентябрь (рис. 4С–D). Отсутствие медузоидных почек на этих колониях позволяет только предположительную идентификацию.

Дополнительный материал был получен в результате культивирования колоний, выведенных из планул, на стёклах в проточных аквариумах с естественной морской водой (рис. 5). Сформировавшиеся из планул полипы первое время имеют небольшие размеры, не более 300 мкм в длину, и всего 4 щупальца (рис. 5А). В скором времени на растущем столоне начинают возникать новые полипы (рис. 5В). Молодые полипы способны захватывать на щупальца различные жертвы, в том числе науплиев усоногих ракообразных и небольших веслоногих рачков. Однако не было отмечено случаев заглатывания этих жертв. Также полипы не способны проглотить предложенных им науплиев *Artemia*. Однако небольшие полипы

способны заглатывать кусочки науплиев артемии. Рост колонии при низкой интенсивности питания происходит медленно, появление новых участков колонии сопровождается рассасыванием старых.

Подростшие полипы имеют размеры около 500 мкм и 8–10 щупалец. Щупальца расположены амфикоронатно. У полностью сформированных полипов перисарк образует хитиновую чашечку, псевдогидротекту, которая покрыта частицами детрита и обрастающими её диатомовыми водорослями. Данная особенность наиболее хорошо заметна у сократившихся полипов (рис. 4), но часто неразличима у полипов в расправленном состоянии (рис. 5С, Е). Гастродерма полипов и столонов содержит пигментные включения (рис. 6). Наиболее отчётливо пигментация проявляется в верхушках роста и в местах формирования полипов.

Крупные полипы имеют широкий спектр питания. Они способны питаться как планктонными, так и донными жертвами. Так в сентябре в гастральной полости полипов были обнаружены нематоды, небольшие полихеты, веслоногие рачки *Microsetella norvegica* и придонные зарослевые формы, а также науплии планктонных копепоид *Pseudocalanus minutus* (рис. 7). В гастральной полости каждого из полипов встречено не более одного пищевого объекта.

Строение медуз

Медузы имеют прозрачный, почти шарообразный колокол (рис. 8). Наименьшие размеры пойманных медуз — 1–2 мм, а высота колокола взрослой медузы с развитыми гонадами была не менее 3–4 мм. Высота колокола самых крупных из пойманных медуз составляла 10 мм. Манубриум подвешен внутри колокола на небольшом желудочном стебельке (рис. 8А–В). Четырёхлопастной рот ведёт в объёмистый желудок, крестообразный в сечении. На коротком и широком ротовом хоботке, на небольшом расстоянии от углов рта расположены четыре пучка околоротовых щупалец (рис. 8G). Они — короткие, дихотомически разветвлённые. Эти

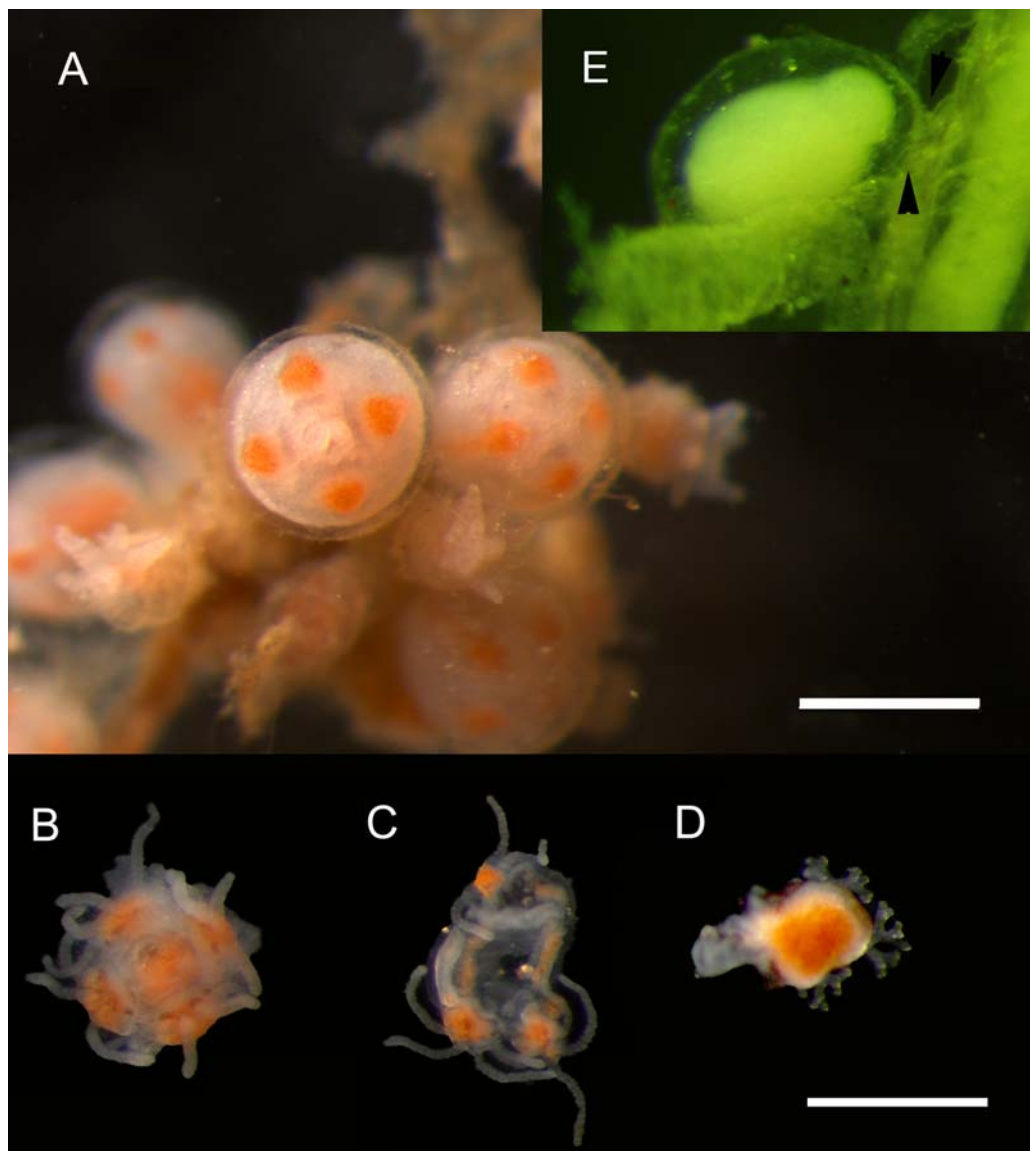


Рис. 3. Медузоидные почки *Bougainvillia superciliaris* (25.03.11, глубина 5–10 м).

А — скопление медузоидных почек на столоне; В–D — вскрытая медузоидная почка: щупальцевые бульбы с краевыми щупальцами (В–С), желудок с околоротовыми щупальцами (D); E — медузоидная почка на небольшой ножке (фиксированный материал). Ножка обозначена стрелками. Масштаб 500 мкм.

Fig. 3. Medusae buds of *Bougainvillia superciliaris* (the colonies are indicated in the Fig. 2).

A — the aggregation of medusae buds issuing from stolon; B–D — dissected medusae bud: the tentacle bulb with several marginal tentacles (B–C), stomach with oral tentacles (D); E — medusae bud arises singly on short stalk from the stolon (preserved material). The arrows point to stalk. Scale bar 500 μ m.

щупальца ветвятся 4–6 раз. Цвет ротового хоботка — коричневый с красноватым оттенком, более тёмный у самцов и белёсый у самок после образования на нём яиц и пла-

нул (рис. 8А–D). Также красновато-коричневую окраску имеют общие основания собранных в пучок щупалец. Четыре щупальцевые бульбы, несут обычно по 7–12 крае-

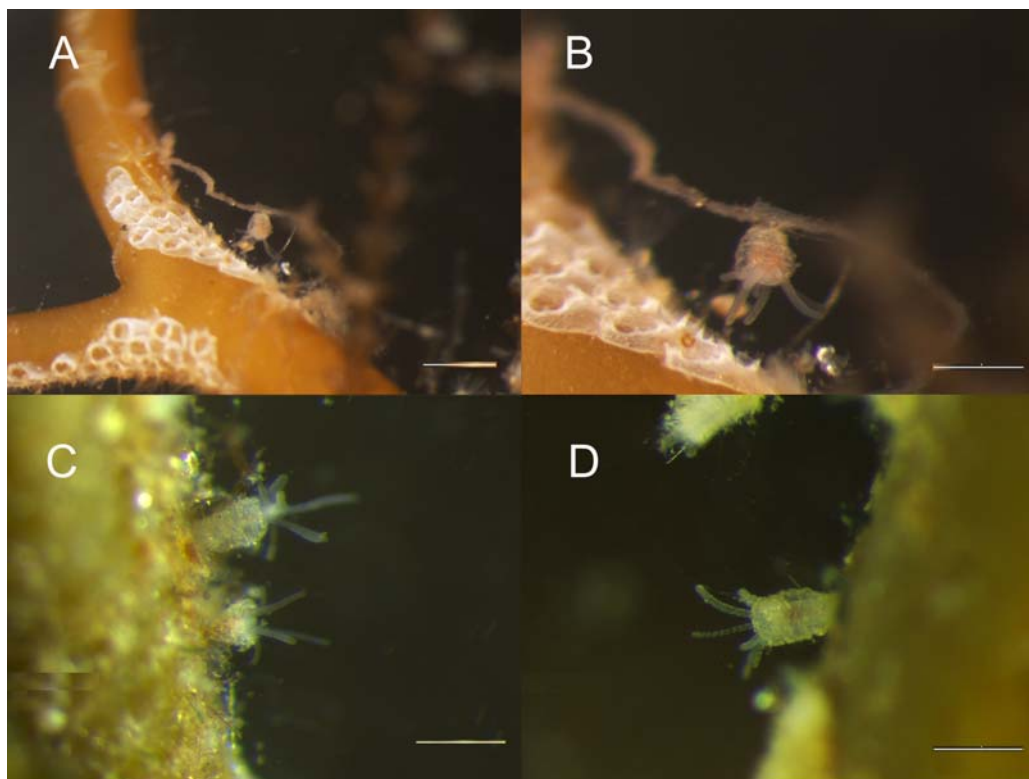


Рис. 4. Колонии *Bougainvillia superciliaris*, обнаруженные на «Еремеевском пороге» биостанции ББС МГУ в обрастаниях водоросли *Ascophyllum nodosum*.

A–B — 27.03.11; C–D — 29.09.11. Масштаб (мм): A — 0,5; B–D — 1.

Fig. 4. The colonies of *Bougainvillia superciliaris* were found over the seaweed *Ascophyllum nodosum* near the Biological Station.

A–B — 27.03.11; C–D — 29.09.11. Scale (mm): A — 0.5; B–D — 1.

вых щупалец (рис. 8E). На основании каждого щупальца расположен чёрный серповидный глазок (рис. 8F). На ротовом хоботке в интеррадиусах расположены гонады. Четыре гонады перрадиально разделены складками манубриума (рис. 8C–D).

Встречаемость и распределение медуз

Медузы *Bougainvillia superciliaris* многочисленны у поверхности моря в мае-июне и, по-видимому, не встречаются с июля по март. Наибольшая численность медуз в поверхностных траловых сборах была отмечена в начале июня. Численность снижается к середине июня, когда происходит нерест. Так средняя

численность в 2004 г. составляла $0,23 \pm 0,31$ экз./м³ в пробах, собранных 1 июня, $0,11 \pm 0,1$ экз./м³ в пробах от 8 июня и $0,09 \pm 0,1$ экз./м³ в пробах от 16–19 июня. В результате подсчёта медуз в траловых сборах было обнаружено, что они наиболее многочисленны в районе биостанции. Медузы не встречались в куту губы, и встречались единично в наиболее мористой части. Средняя численность 8 июня 2011 г. была $0,12 \pm 0,13$ экз./м³.

Вынашивание яиц самками приурочено к периоду прогрева поверхностных слоёв моря, когда температура повышается до 10–12 °C. Яйца, развивающиеся на стенках желудка, вытягиваются в длину и превращаются в ресничных личинок, планул, которые переходят к самостоятельной жизни в толще

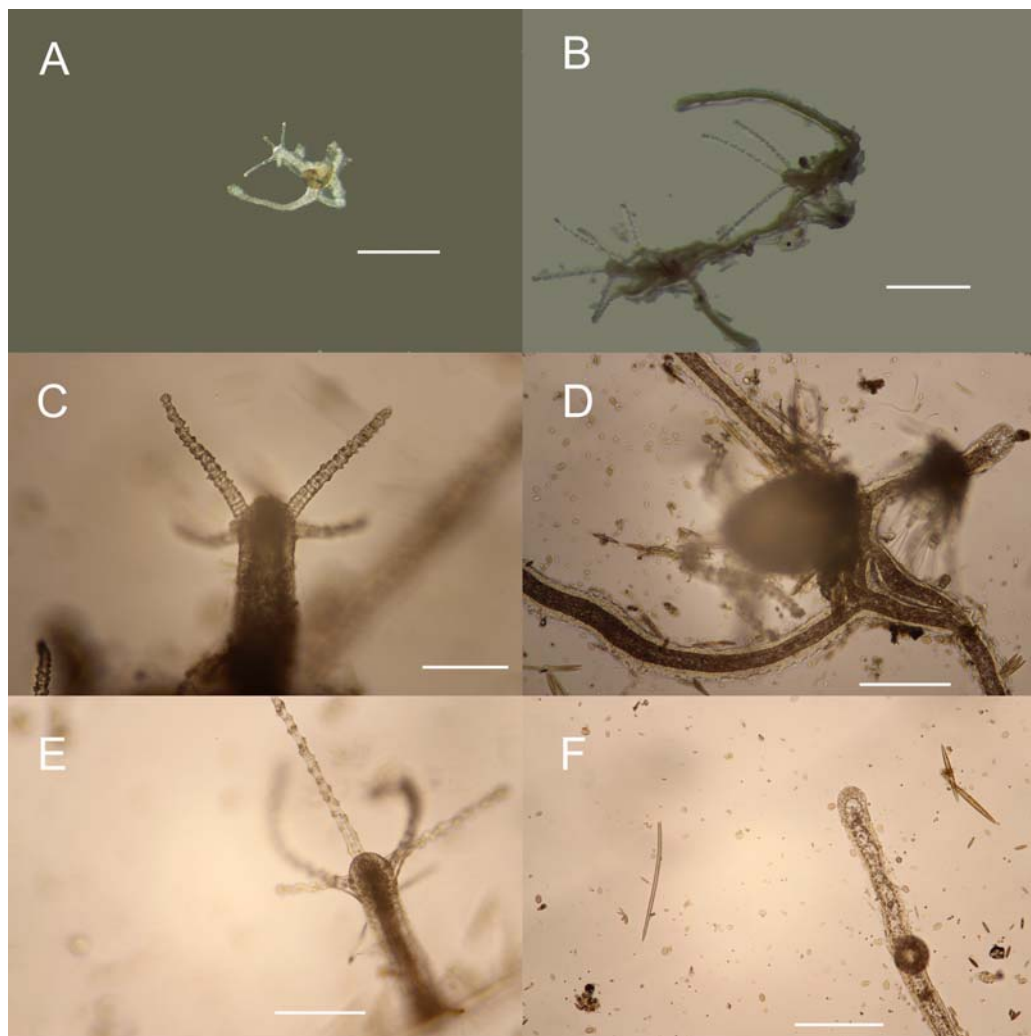


Рис. 5. Колонии *Bougainvillia superciliaris*, выращенные из планулы на стеклах в проточных аквариумах. А — молодая колония с первым полипом вскоре после оседания планулы (23.06.11); В — молодая колония, стадия 3х полипов (28.06.11); С–F — полипы и стolon активно растущей колонии. С — 1.07.11; D — 1.07.11; E — 4.07.11; F — 4.07.11. Масштаб (мм): А–В — 0,5; С–F — 0,2.

Fig. 5. Colonies of *Bougainvillia superciliaris* were grown at the glass in the running aquarium system. А — development of early hydroid colony with the primary polyp shortly after planula settlement (23.06.11); В — early hydroid colony with three polyps (28.06.11); С–F — mature hydranths and hydrorhiza of growing colony. С — 1.07.11; D — 1.07.11; E — 4.07.11; F — 4.07.11. Scale (mm): А–В — 0.5; С–F — 0.2.

воды. Жизнь медуз в это время заканчивается: они перестают питаться, стенки их желудка истончаются, а щупальца слипаются и висят неподвижно. Планулы оседают и образуют донные колонии. После окончания нереста, в конце июня, медузы перестают

встречаться в планктоне, хотя период нереста в разные годы может смещаться на 1–2 недели. Так в 2004 г. медуз можно было поймать до самого конца июня, однако в другие годы они отсутствовали в траловых поверхностных сборах в последнюю декаду июня.

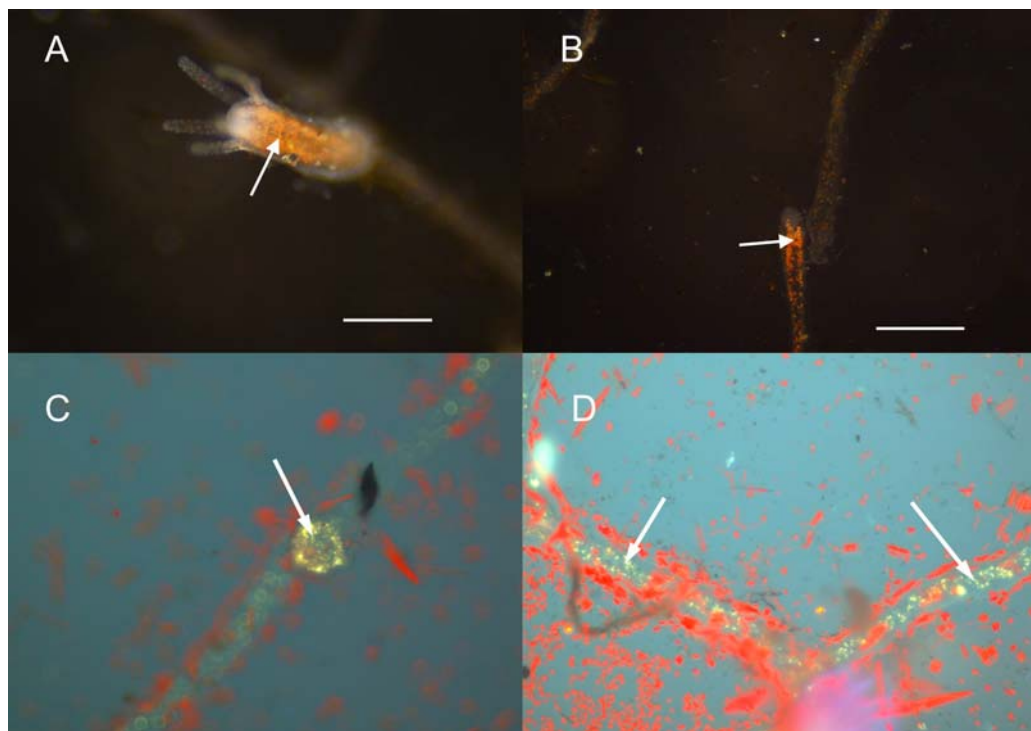


Рис. 6. Пигментные включения в клетках гастродермы полипов и столонов *Bougainvillia superciliaris*. А–В — полип и стolon, темнопольный конденсор, 8.07.11; С–D — полип и стolon, флуоресцентный микроскоп, 8.07.11. Масштаб 200 мкм.

Fig. 6. The red-brown granules in the gastroderma cells of polyp and hydrorhiza of *Bougainvillia superciliaris*.

A–B — polyp and hydrorhiza, dark field, 8.07.11; C–D — polyp and hydrorhiza, fluorescence microscope, 8.07.11. Scale bar 200 μm .

Пищевое поведение медуз

Животные проводят много времени в парящем состоянии с расправленными щупальцами (рис. 9). Во время ловли добычи медуза неподвижна, а щупальца — дугообразно изогнуты вниз и образуют широкий купол (рис. 9А–В). При прикосновении жертвы к щупальцам она теряет подвижность и приклеивается. Если медуза не реагирует на пойманную добычу, то жертва оживает и получает шанс вырваться. Резкий рывок, который происходит при реакции избегания у большинства копепоид, увеличивает шансы их спасения. Поймав добычу, которая сама налетела на расправленные щупальца внешнего круга, медуза передаёт её на внутренний круг щупалец. Передача происходит при

подгибании края колокола (рис. 9D), при этом щупальце с жертвой проходит как через гребёнку сквозь щупальца внутреннего круга. Не всегда передача завершается успешно с первого раза. В других случаях медуза резким движением подгибает все щупальца внешнего круга разом, так что щупальца внешнего круга совмещаются со щупальцами внутреннего круга, и при этом также происходит передача жертвы. Внутренние щупальца передают добычу ко рту.

Неподвижное состояние медузы чередуется с сериями сокращений колокола. Во время движения щупальца наружного круга сокращаются и спирально закручиваются, они засасываются внутрь колокола при его расширении и выкидываются наружу при

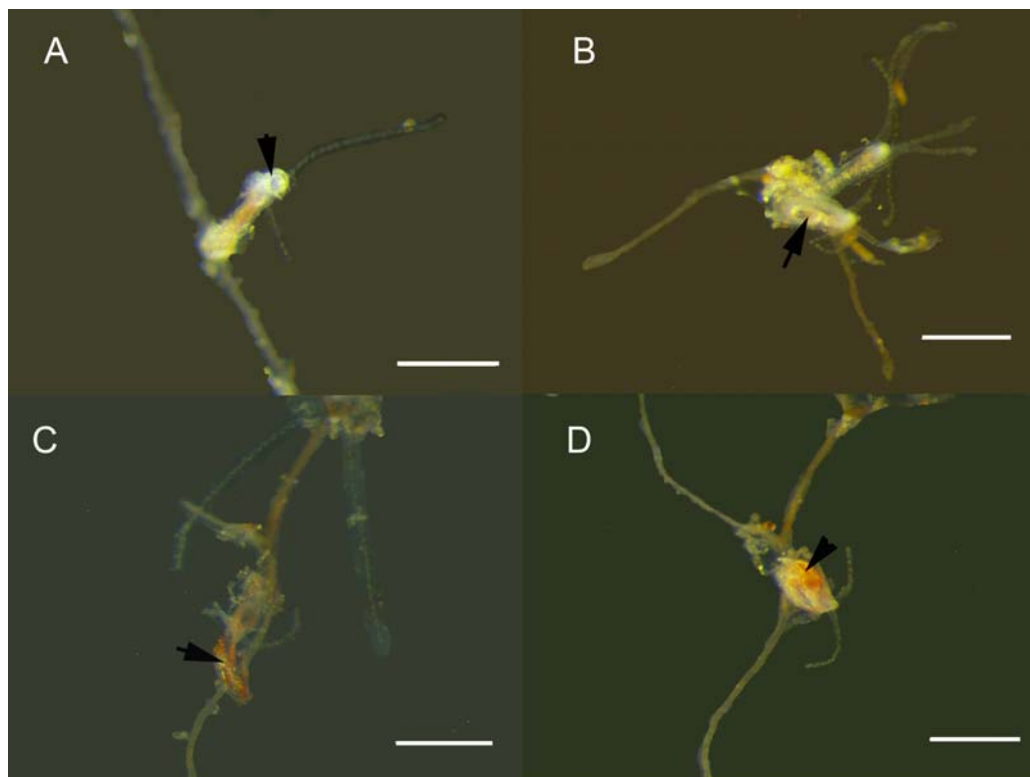


Рис. 7. Колонии *Bougainvillia superciliaris* в конце сентября 2011 г. на стекле в проточной системе. Стрелками указаны: А–В — нематода на щупальцах и в гастральной полости полипа; С–D — веслоногий рачок *Microsetella norvegica* на щупальцах и в гастральной полости полипа. Масштаб 500 мкм.

Fig. 7. Colonies of *Bougainvillia superciliaris* at the end of September 2011 in the running aquarium system. Arrows point to: А–В — nematoda at the tentacle and in the stomach of polyp; С–D — copepod *Microsetella norvegica* at the tentacle and in the stomach of polyp. Scale bar 500 μm .

сокращения (рис. 9С). Иногда, во время сокращений колокола, пойманная на щупальца добыча смывается потоком воды из-под колокола. С другой стороны серии неглубоких сокращений колокола могут оказать помощь в передаче жертвы с наружного круга щупалец на внутренний. Благодаря такому поведению, жертва, закоренная одновременно стрекательными капсулами наружного щупальца и внутреннего, отрывается от одного из них.

Питание медуз

В желудках медуз *Bougainvillia superciliaris* встречалось до 55 организмов. Сред-

няя наполненность желудков медуз в 2004 г. варьировала от 1–2 съеденных жертв на медузу при низкой численности организмов в море и до 10 жертв в редких скоплениях зоопланктона (табл. 1). В начале июня 2011 г. в желудках медуз было обнаружено в среднем $3,2 \pm 3,7$ жертв/медузу.

В середине июня 2003 г. в желудках медуз *Bougainvillia superciliaris* были обнаружены копеподы, кладоцеры, личинки Cirripedia, единично встречались аппендикулярии *Fritillaria borealis*, а также личинки Polychaeta и Mollusca. Основными компонентами питания были копеподы *Microsetella norvegica* (75,3%) и науплии усонюгих ракооб-

Таблица 1. Среднее число жертв и доля (%±ст.откл.) разных видов зоопланктона в питании *Bougainvillia superciliaris* при сборах медуз в скоплениях и при низкой численности зоопланктона.
Table 1. Average number of prey and relative abundance (%) of zooplankton taxa in the medusa of *Bougainvillia superciliaris* guts in June 2004 in respect to zooplankton abundance in the sea.

Дата Date	4–21 июня 4–21 June	1–19 июня 1–19 June
Численность организмов зоопланктона в море Zooplankton abundance in the sea	Высокая High	Низкая Low
Средняя доля наполненных желудков (%) Average percent of full stomachs (%)	91±14	50±22
Средняя встречаемость жертв в желудках (жертв/медузу) Average number of preys in the stomachs (preys/medusae)	10,8±6,3	1,1±1,3
<i>Pseudocalanus minutus</i> nauplii	37,1±30,3	0,5±1,4
<i>Pseudocalanus minutus</i> copepodits	2,7±4,9	3,2±9,5
<i>Oithona similis</i> copepodits	43,1±32,8	4,8±3,6
<i>Microsetella norvegica</i> copepodits	10,9±18,1	61,6±40,9
Cirripedia nauplii	4,2±3,8	15,7±33,2
Число проб Number of replications	6	5

разных (11,9%). В 2004 г. медузы питались различными копеподами и науплиями Cirripedia, единично в желудках встречались личинки Polychaeta. На 95,4% пища состояла из копепод *Oithona similis*, *M. norvegica*, *Pseudocalanus minutus*, а также науплиев Cirripedia (рис. 10). Науплии Cirripedia составляли основу питания медуз до 1 июня, когда они были многочисленны в планктоне. К началу июня их численность в планктоне и роль в питании медуз снизилась. В скоплениях зоопланктона в июне в пище медуз преобладали науплии *P. minutus* и самки *O. similis*. В начале июня 2011 г. в желудках медуз преобладали взрослые рачки *M. norvegica* (96,4%), единично встречались науплии усоногих ракообразных (3,6%).

Избирательность питания

Индекс избирательности при питании медуз *B. superciliaris* различными группами зоопланктона имел достоверно положительное значение для науплиев Cirripedia и рач-

ков *M. norvegica* (рис. 10). Значение индекса было отрицательным для науплиев веслоногих ракообразных и взрослых рачков, за вычетом *M. norvegica*. Значение индекса Пирра было недостоверно для кладоцер, личинок полихет и моллюсков, а также планктонных яиц щетинкочелюстных *Parasagitta elegans*.

В эксперименте гидромедузы *B. superciliaris* захватывали при помощи нематоцист преимущественно небольших планктонных ракообразных. Личинки многощетинковых червей и моллюсков, а также коловратки проплывают между щупальцами медузы, прикасаются к ним, однако не вызывают реакцию выстреливания стрекательных капсул.

Обсуждение

Признаки строения беломорской медузы *B. superciliaris* в целом соответствуют диагнозу (Russel, 1953; Kramp, 1959, 1961; Vannucci, Rees, 1961; Arai, Brickmann-Voss, 1980;

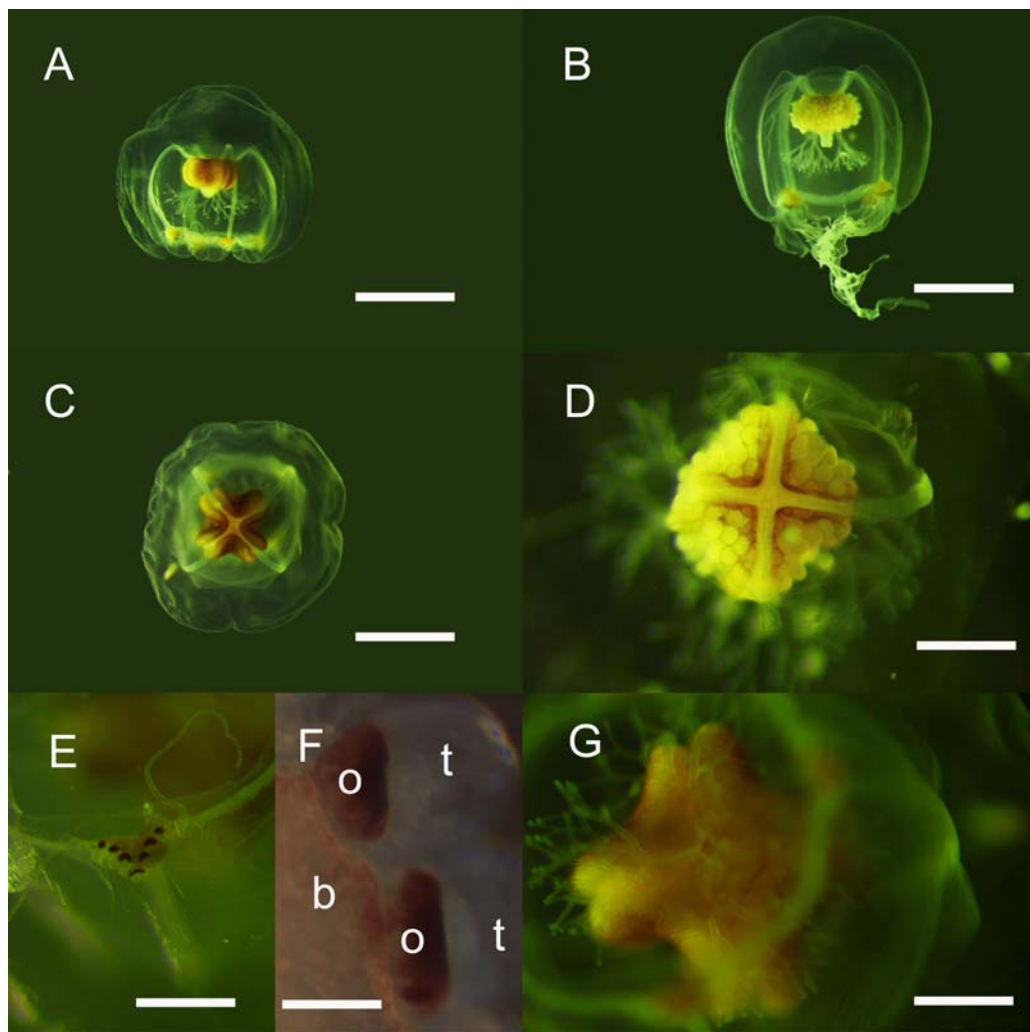


Рис. 8. Строение медузы *Bougainvillia superciliaris* (фиксированный материал).

A — самец, вид сбоку; B — самка с яйцами, вид сбоку; C — самец вид сверху; D — самка, вид сверху; E — щупальцевая бульба с семью глазками; F — глазки на основаниях щупалец; G — ротовое отверстие и околоротовые щупальца. Обозначения: b — щупальцевая бульба, o — глазки, t — основания щупалец. Масштаб: A–C — 2 мм; D — 1 мм; E, G — 500 мкм; F — 50 мкм.

Fig. 8. Medusae of *Bougainvillia superciliaris* (fixed animals).

A — male medusae in side view; B — female medusae with eggs in side view; C — male medusae in aboral view; D — female medusae in aboral view; E — tentacle bulb with seven crescent shaped ocelli; F — ocelli at the tentacle base; G — mouth and oral tentacles. Abbreviations: b — tentacle bulb, o — ocelli, t — tentacle base. Scale: A–C — 2 mm; D — 1 mm; E, G — 500 μ m; F — 50 μ m.

Schuchert, 2007). Число щупалец внешнего круга на бульбах у беломорских медуз, пойманных в июне 2011 г., составляло 7–11, хотя согласно литературным данным у взрослых медуз обычно бывает от 11 до 22 щупалец. Вариация в количестве щупалец от 9 до

17 у беломорских медуз была описана ранее (Маргулис, Карлсен, 1985 [Margulis, Karlson, 1985]). Возможно, что данный признак более изменчивый, чем предполагали ранее. Аномальное строение взрослой медузы может быть результатом определённого воз-

действия среды. Например, недостаток пищи в раннем развитии медуз *Stomatoca ocellata* приводит к недоразвитию колокола у взрослой формы (Werner, 1963). А непропорциональное соотношение размеров колокола и манубриума у медуз *Coryne tubulosa* можно индуцировать, если культивировать колонии гидроидов при неоптимальной температуре 6–8 °С.

Найденные в марте 2011 г. медузоидные почки *B. superciliaris*, по-видимому, были на завершающих стадиях развития, и медузки внутри почек были устроены так же, как и уже отпочковавшиеся особи (Маргулис, Карлсен, 1985 [Margulis, Karlsen, 1985]). Они имели 4–5 щупалец внешнего круга на бульбах и 2–3 ветвления щупалец внутреннего круга. Юные медузки, встречающиеся в прибрежье Великобритании, имеют только по 3 щупальца на краевых бульбах и 2 ветвления околоротовых щупалец (Hartlaub, 1911). В культуре отпочковывающиеся медузы имели 5–9 краевых щупалец и 2–3 ветвления околоротовых щупалец (Werner, 1961). Только что появившиеся медузки, относящиеся к япономорской популяции и выведенные в лабораторных условиях, имели 7–8 щупалец на краевых бульбах и 3–4 ветвления щупалец внутреннего круга (Nagao, 1964). Таким образом, число щупалец непостоянно уже на ранних стадиях развития.

Видовые признаки колоний *B. superciliaris* — это предмет оживлённой дискуссии. Давний спор между А. Agassiz (1865) и С. Hartlaub (1911) о типе строения колонии *B. superciliaris* породил сторонников, цитирующих того или иного автора (Schuchert, 2007). В частности, описания колоний с восходящими побегам приведены в нескольких классических работах (Mayer, 1910; Fraser, 1944; Vannucci & Rees, 1961). Ещё более усложняет вопрос тот факт, что в начале века под тем же именем был в действительности описан другой вид *B. principis* (Vannucci, Rees, 1961; Edwards, 1966). Д.В. Наумов (1960) [Naumov, 1960], описывая восходящие колонии *B. superciliaris*, приводит рисунок *B. fruticosa* из книги Allman (1869).

Позднее было выяснено, что *B. fruticosa* — одна из морфологических форм *B. muscus* (Schuchert, 2007). Таким образом, он лишь повторяет распространённое мнение по данному вопросу. Мнение Hartlaub (1911) редко принимали во внимание, и его возрождение произошло только после успешной культивации колоний *B. superciliaris* в лабораторных условиях (Werner, 1961; Schuchert, 2007). Проблема для Белого моря уже обсуждалась ранее (Маргулис, Карлсен, 1985 [Margulis, Karlsen, 1985]), однако краткого описания оказалось недостаточно, для того, чтобы исправить сформированные ранее представления о строении колоний этого вида. Наши подробные наблюдения, выполненные двумя независимыми методами, ещё раз доказывают справедливость уточнения Р.Я. Маргулис и А.Г. Карлсена. Таким образом, беломорский вид вполне соответствует современным описаниям *B. superciliaris* (Schuchert, 2007). Интересная особенность строения гастродермы полипов и столонов — наличие оранжевых (коричнево-красных) включений (наша работа; Uchida, Nagao, 1960). Интерпретация цвета может отличаться в зависимости от светового спектра осветителя.

Особенности биологии *B. superciliaris* исследованы недостаточно. Полипоидные колонии могут расти на различном субстрате: на ризоидах ламинарии и домиках бокоплавов вблизи уреза воды (Маргулис, Карлсен, 1985 [Margulis, Karlsen, 1985]); на камнях, створках мидии и домиках бокоплавов на глубинах от 0 до 55 м (Пантелеева, 2010 [Panteleeva, 2010]); на колониях различных гидроидов (Orlov, 1997; вид в статье, вероятно, ошибочно был назван *B. principis*); на раковинах моллюсков рода *Neptunea* (Nagao, 1964). Планулы в эксперименте могут оседать на раковины двустворчатых моллюсков, усоногих ракообразных и камни (Орлов, 1995 [Orlov, 1995]). В своей работе я обнаружил колонии *B. superciliaris* в толще губки поверх колоний *Tubularia indivisa*, а также в составе различных обрастаний на водоросли *Ascophyllum nodosum*. Планулы охотно оседали на стекло, покрытое бакте-

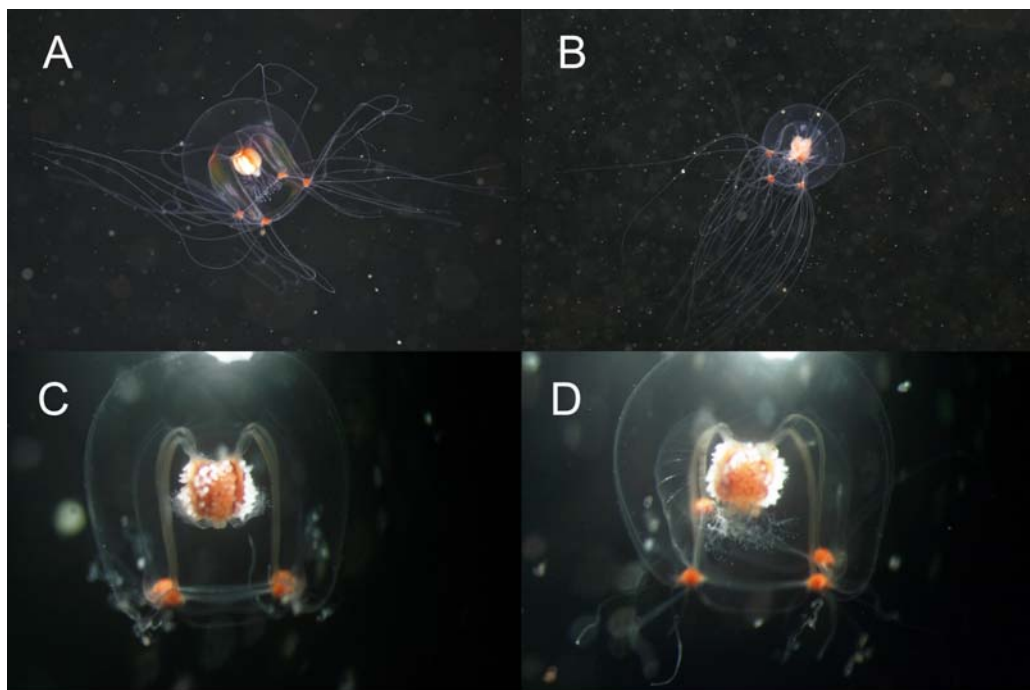


Рис. 9. Характерное положение живых медуз *Bougainvillia superciliaris* в толще воды.

А–В — медузы в море (фотографии Александр Семёнова); С–Д — медузы в лаборатории: во время движения (С) и во время питания (D).

Fig. 9. Position of ambush feeding medusae *Bougainvillia superciliaris* in the sea (after living medusae). А–В — underwater photographs during the dive (courtesy of Alexander Semenov); С–Д — photographs in aquarium: moving medusae (С) and feeding medusae (D).

риальной плёнкой, однако погибали на чистой поверхности. Таким образом, очевидной специализации при выборе субстрата не установлено, хотя, по-видимому, также как и для многих личиночных форм (Pawlik, 1992; Müller, Leitz, 2002), для оседания планулам *B. superciliaris* нужна бактериальная плёнка. Медузы *B. superciliaris*, распределение которых зависит от обилия полипоидных колоний на донных субстратах, встречаются по всей акватории Кандалакшского залива, хотя наиболее многочисленны в небольших губах (Бурькин, 1995 [Burykin, 1995]). По-видимому, в Белом море колонии *B. superciliaris* обитают на различных субстратах в сублиторальной зоне.

Фактор температуры играет важную роль в жизненном цикле *B. superciliaris* (Werner, 1961). Ранними авторами вид считался циркумполярным арктическим (Russel, 1953;

Vannucci, Rees, 1961), но чуть позднее был признан аркто-бореальным (Werner, 1961; Zelickman, 1972). Южная граница распространения — южная часть Северного моря и северо-восточная часть США в Атлантическом океане, а также юг Японии и северо-западная часть США в Тихом океане (Kramp, 1968). Медузы в южной части ареала встречаются с января–марта по май–июнь (Uchida, Nagao, 1960; Werner, 1961; Arai, Brickmann-Voss, 1980). На основании периода встречаемости медуз вдоль западного побережья Гренландии и в результате экспериментов, Вернер предположил, что верхняя критическая температура для существования медуз 7–11 °С, а почкование медуз возможно только при температурах менее 5–7 °С. В Белом море *B. superciliaris* — преимущественно весенний вид. Медузы встречаются в планктоне с марта–апреля по

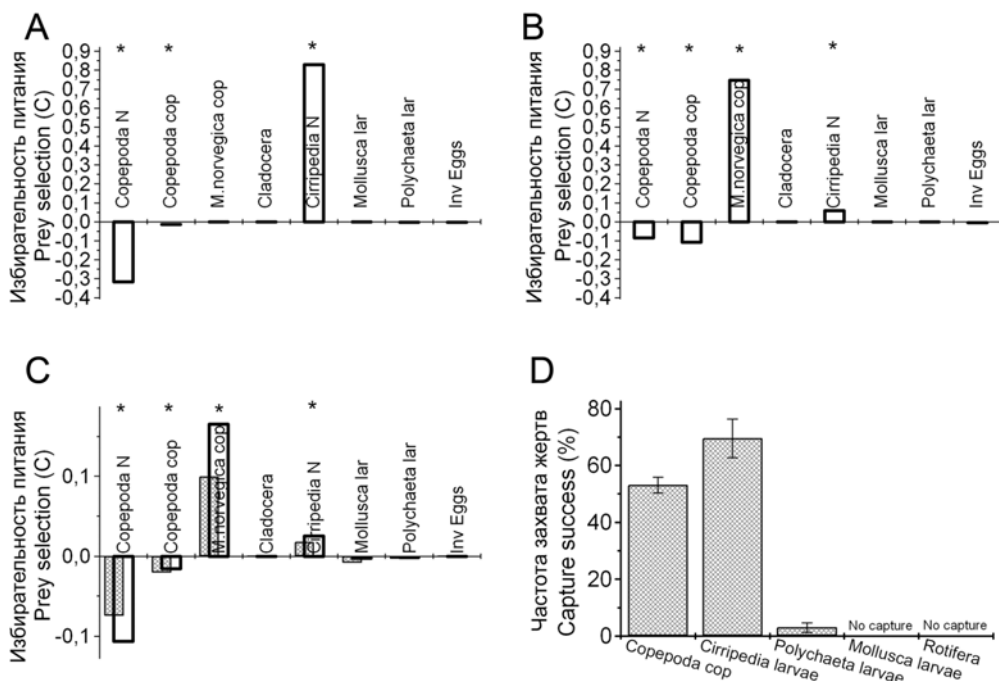


Рис. 10. Избирательность питания медуз *Bougainvillia superciliaris*.

А — 1.06.04; В — 16–19.06.04; С — 8.06.11, показана избирательность при сборе проб зоопланктона в поверхностном слое (пустые блоки) и в слое 0–10 м (заштрихованные блоки); D — избирательность захвата жертв нематоцистами в эксперименте.

Fig. 10. Prey selectivity *Bougainvillia superciliaris* (index Pearre “C”).

А — 1.06.04; В — 16–19.06.04; С — 8.06.11; D — capture success of medusae predated on different types of prey (% ± SD). The selectivity estimates (C) for surface zooplankton tows (hollow chart) and vertical tows (shading chart), and significance value (*) are indicated.

июнь и погибают на фоне повышения температуры до 10–11 °С в конце июня (данная работа; Перцова, 1979 [Pertzova, 1979]). Согласно предшествующим экспериментальным данным, продолжительность развития медуз до половозрелого состояния — четыре недели (Werner, 1961). В северных частях ареала период почкования медуз растянутый и смещён на тёплое время года. Так, в восточной части Баренцева моря медузы встречаются с мая до октября (Zelickman, 1972). Зависимость репродукции от температуры известна и для других антомедуз. Так, появление медузоидных почек *Corynephora tubulosa* возможно только при температурах 2–6 °С (Werner, 1963). Медузы *Rathkea octopunctata* формируют на манубриуме медузо-

идные почки при температуре 5–7 °С, но гонады с половыми клетками — только при более высокой температуре. Оптимальная температура — необходимое условие для формирования медузоидных почек, однако этого недостаточно. В Белом море температура снижается во второй половины осени и нулевая температура сохраняется до конца весны. Тем не менее, появление медуз зарегистрировано именно во вторую половину весны. По-видимому, колониям необходим длительный период подготовки к почкованию медуз. Или же существует также другой ключевой фактор, который регулирует процесс образования медузоидных почек.

Питание медуз *Bougainvillia* до сих пор было мало исследовано. Известно, что близ-

кий вид *B. principis* питается небольшими рачками, в особенности, науплиями *Cirripedia* (Mills, 1983). Результаты В.А. Свешникова (Sveshnikov, 1963) явно противоречат нашим данным. Согласно его результатам, медузы *B. superciliaris* с большей активностью поглощают личинок сельди, науплиев эвфаузиид и трохофор многощетинковых червей, чем веслоногих ракообразных и науплиев усоногих. Мы не имели возможности исследовать питание медуз личинками сельди и науплиями эвфаузиид, так как эти группы организмов встречались слишком редко в исследуемый период. Однако, согласно нашим данным, медузы захватывают личинок многощетинковых червей с помощью стрекательных капсул только в исключительных случаях. Напротив, в большинстве случаев рацион медуз состоял из веслоногих ракообразных, причём рачки *M. norvegica*, а также науплии усоногих были предпочтительной добычей. Такая избирательность питания связана в первую очередь с составом книдома (Purcell, Mills, 1988). Например, антормедузы *B. superciliaris* и *Sarsia tubulosa* выборочно потребляют ракообразных (наша работа; Costello, Colin, 2002). В составе книдома они имеют нематоцисты-десмонемы, которые опутывают щетинки ракообразных. Избирательное потребление медузами *B. superciliaris* науплиев усоногих ракообразных и копепод *M. norvegica* может быть связано с тем, что эти жертвы имеют специфическую защитную реакцию, — в случае опасности они перестают двигаться. Такая защитная реакция отличается от «реакции избегания», которая характерна для большинства планктонных копепод. Нематоцисты десмонемы на щупальцах у антормедуз имеют низкий порог выстреливания (Scappaticci et al., 2010) и обвивают щетинки рачков даже в случае лёгкого прикосновения. Таким образом, неподвижность жертв не только не спасает их от выстреливания нематоцист десмонем, но даже помогает медузе передать малоподвижную жертву на внутренний круг щупалец и в рот. А те рачки, которые имеют реакцию избегания, по-

лучают шанс вырваться. Впрочем, это только одно из возможных объяснений и полученные данные требуют дальнейших исследований.

Появление новых колоний происходит в конце июня. Полипы, образующиеся на молодых колониях, обычно имеют небольшой размер (данная работа; Werner, 1961; Орлов, 1995 [Orlov, 1995]). Они не в состоянии проглотить крупную добычу и для выращивания колоний необходимо скормить им кусочки науплиев артемии или гранулы желтка. Только в этом случае можно наблюдать интенсивный рост колонии и отдельных полипов. В ином случае колония способна некоторое время поддерживать жизнедеятельность, однако образования крупных полипов не происходит, а рост колонии сопровождается рассасыванием старых столонов. Возможно, маленькие полипы способны питаться частями уже умерших организмов или детритом. В естественной среде обитания, по-видимому, выживание молодых колоний также зависит от наличия подходящей пищи. Мы не исследовали содержимое гастральной полости полипов в июне–июле, однако можно предположить, что подходящей пищей могут быть массовые науплиальные стадии веслоногих ракообразных. Именно во второй половине июня начинается массовое размножение двух наиболее плодовитых и притом самых маленьких планктонных копепод Белого моря — рачков *Oithona similis* и *Microsetella norvegica*. Размер науплиальных стадий у этих видов — всего 100–200 мкм. Позднее полипы расширяют спектр своего питания и в меньшей степени зависят от какого-то конкретного типа жертв.

В отличие от медуз, колонии полипов более эвритермны. Нормальный рост полипов возможен вплоть до температуры 15 °С (Werner, 1961). Колонии погибают только при длительном повышении температуры до 17 °С. В Белом море такой температурный максимум возможен только в самых мелководных, наиболее прогретых и частично изолированных акваториях небольших губ. В мористой части Ругозерской губы

температура у дна в летний период обычно не поднимается выше 15 °С. Колонии полипов на прибрежных субстратах в Белом море можно найти как в марте–апреле, так и в июле–сентябре (данная работа; Маргулис, Карлсен, 1985 [Margulis, Karlsen, 1985]; Orlov, 1997).

В качестве заключения попробуем охарактеризовать основные факторы среды, которые детерминируют жизненный цикл *B. superciliaris* в Белом море: 1) температурные предпочтения. Медузоидные почки появляются только весной при низкой температуре воды; медузы – стенотермные и продолжительность жизни медуз ограничена увеличением температуры воды в июне; температурный максимум в августе–сентябре, возможно, ограничивает интенсивность роста колоний. 2) Особенности питания. Недостаток пищи в апреле – первой половине мая, возможно, замедляет формирование медузоидных почек, рост молодых медуз или вызывает пластичные изменения строения медуз. Недостаток подходящей пищи в конце июня – начале июля может быть причиной гибели молодых колоний, которые сформировались после оседания планул.

Благодарности

Автор выражает огромную благодарность Татьяне Антохиной за сбор материала при водолазных погружениях в марте 2011 г., Ю.Б. Бурькину за ценные советы по поиску полипоидных колоний на прибрежных субстратах, а также Александру Семёнову за предоставленные фотографии медуз. Также автор признателен биостанции ББС МГУ за предоставленные возможности и сотрудникам биостанции за помощь в работе. Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 11-04-00994, 12-04-32296), министерства образования и науки РФ (контракты № 02.740.11.0875, проект 8334, 14.740.11.1049), и гранта Ведущей Научной Школы (НШ-5704.2012.4).

Список литературы

- Agassiz A. 1865. North American Aclephae // Illustrated Catalogue of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. Vol.2. P.1–234.
- Agassiz L. 1849. On the Naked eyed Medusae of the Shores of Massachusetts in their perfect state of development // Contributions to the Natural History of the Aclephae of North America. Part 1. Memoirs of the American Academy of Arts and Sciences. N.s.4. P.221–312.
- Allman G.J. 1869. A monograph of the Gymnoblasic or Tubularian Hydroids. London: Ray Society. 155 p.
- Allwein J. 1967. North American hydromedusae from Beaufort, North Carolina // Videnskabelige meddelelser fra Dansk naturhistorisk Forening. Vol.130. P.117–136.
- Arai M.N., Brinkmann-Voss A. 1980. Hydromedusae of British Columbia and Puget Sound // The Canadian Bulletins of Fisheries and Aquatic Sciences. Vol.204. P.1–192.
- Ballard L., Myers A. 1996. Seasonal changes in the vertical distribution of five species of the family Bougainvilliidae (Cnidaria: Anthomedusae) at Lough Hyne, south-west Ireland // Scientia Marina. Vol.60. P.69–74.
- Batistić M., Jasprica N., Carić M., Lučić D. 2007. Annual cycle of the gelatinous invertebrate zooplankton of the eastern South Adriatic coast (NE Mediterranean) // Journal of Plankton Research. Vol.29. No.8. P.671–686.
- Benović A., Lučić D., Onofri V., Peharda M., Carić M., Jasprica N., Bobanović-Čolić N. 2000. Ecological characteristics of the Mljet Island seawater lakes (South Adriatic Sea) with special reference to their resident populations of medusae // Scientia Marina. Vol.64. (Supl.1). P.197–206.
- Boero F., Bouillon J. 1987. Inconsistent evolution and paedomorphosis among the hydroids and medusae of the Athecatae/Anthomedusae and the Thecatae/Leptomedusae (Cnidaria, Hydrozoa) // J. Bouillon, F. Boero, F. Cicogna & P. Cornelius (eds.). Modern trends in systematics, ecology and evolution of hydroids and hydromedusae. Oxford: Clarendon Press. P.229–250.
- Boero F., Bouillon J., Piraino S., Schmid V. 1997. Diversity of hydroidomedusan life cycles: ecological implications and evolutionary patterns // Proceedings of the 6-th international conference on coelenterate biology. 1995. National Natuurhistorisch Museum. Leiden. P.53–62.
- Bouillon J. 1995. Hydromedusae of the New Zealand Oceanographic Institute (Hydrozoa, Cnidaria) // New Zealand Journal of Zoology. Vol.22. P.223–238.
- Boero F., Bouillon J., Gravili C., Miglietta M.P., Parsons T., Piraino S. 2008. Gelatinous plankton: irregularities rule the world (sometimes) // Marine Ecology Progress Series. Vol.356. P.299–310.
- Bouillon J., Boero F. 2000. Synopsis of the families and genera of the Hydromedusae of the world, with a list

- of the worldwide species // *Thalassia Salentina*. Vol.24. P.47–296.
- Burykin Yu.B. 1995. [Diffusion of hydromedusae with different life cycle in the Kandalaksha Bay of the White sea] // *Vestnik Moskovskogo Universiteta*. Ser.16. Biologia. No.3. P.59–63 [in Russian].
- Cartwright P., Evans N.M., Dunn C.W., Marques A.C., Miglietta M.P., Schuchert P., Collins A.G. 2008. Phylogenetics of Hydrozoa (Hydrozoa: Cnidaria) // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. Vol.88. P.1663–1672.
- Collins A.G. 2000. Towards understanding the phylogenetic history of Hydrozoa: hypothesis testing with 18S gene sequence data // *Scientia Marina*. Vol.64 (suppl.1). P.5–22.
- Costello J.H., Colin S.P. 2002. Prey resource use by coexistent hydromedusae from Friday Harbor, Washington // *Limnology and Oceanography*. Vol.47. No 4. P.934–942.
- Edwards C. 1966. The hydroid and the medusa *Bougainvillia principis*, and a review of the British species of *Bougainvillia* // *J. of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. Vol.46. P.129–152.
- Fraser C.M. 1944. Hydroids of the Atlantic coast of North America. Toronto: The University of Toronto Press. 451 p.
- Graham W.M., Kroutil R.M. 2001. Size-based Prey Selectivity and Dietary Shifts in the Jellyfish, *Aurelia aurita* // *Journal of Plankton Research*. Vol.23. No.1. P.67–74.
- Hartlaub C. 1911. Craspedote Medusen. Teil 1. Lief. 2, Margelidae // *Nordisches Plankton*. Bd.6. P.137–235.
- Henry L.-A., Kenchington E.L.R. 2004. Ecological and genetic evidence for impaired sexual reproduction and induced clonality in the hydroid *Sertularia cupressina* (Cnidaria: Hydrozoa) on commercial scallop grounds in Atlantic Canada // *Marine Biology*. Vol.145. P.1107–1118.
- Hosia A., Båmstedt U. 2007. Seasonal changes in the gelatinous zooplankton community and hydromedusa abundances in Korsfjord and Fanafjord, western Norway // *Marine Ecology Progress Series*. Vol.351. P.113–127.
- Kramp P.L. 1959. The Hydromedusae of the Atlantic Ocean and adjacent waters // *Dana Report*. Vol.46. P.1–283.
- Kramp P.L. 1961. Synopsis of the medusae of the world // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. Vol.40. P.1–469.
- Kramp P.L. 1965. The hydromedusae of the Pacific and Indian Oceans // *Dana Report*. Vol.63. P.1–162.
- Kramp P.L. 1968. The Hydromedusae of the Pacific and Indian Oceans. Sections II and III // *Dana Report*. Vol.72. P.1–200.
- Krohling W., Zalmon I.R. 2008. Epibenthic colonization on an artificial reef in a stressed environment off the north coast of the Rio de Janeiro State, Brazil // *Brazilian Archives of Biology and Technology*. Vol.51. No.1. P.213–221.
- Larson R.J. 1986. Seasonal changes in the standing stocks, growth rates, and production rates of gelatinous predators in Saanich Inlet, British Columbia // *Marine Ecology Progress Series*. Vol.33. P. 89–98.
- Licandro P., Conway D.V.P., Daly M.N., Yahia M.L., de Puelles F., Gasparini S., Hecq J. H., Tranter P., Kirby R.R. 2010. A blooming jellyfish in the northeast Atlantic and Mediterranean // *Biological Letters*. Vol.6. P.688–691.
- Margulis R.Ya., Karlsen A.G. 1985. [About the colony of *Bougainvillia superciliaris* (L. Agassiz, 1849) (Coelenterata, Hydrozoa) in the White Sea] // *Vestnik Moskovskogo Universiteta*. Ser.16. Biologia. No.3. P.54–56 [in Russian].
- Miglietta M.P., Rossi M., Collin R. 2008. Hydromedusa blooms and upwelling events in the Bay of Panama, Tropical East Pacific // *Journal of Plankton Research*. Vol.30. No.7. P.783–793.
- Mayer A.G. 1910. Medusae of the world. Hydromedusae, Vols. I & II. Scyphomedusae; Vol. III. Washington: Carnegie Institution. 735 p.
- Millard N.A.H. 1975. Monograph of the Hydroida of Southern Africa // *Annals of the South African Museum*. Vol.68. P.1–513.
- Mills C.E. 1983. Vertical migration and diel activity patterns of Hydromedusae: studies in a large tank // *J. of Plankton Research*. Vol.5. No.5. P.619–635.
- Mills C.E. 2001. Jellyfish blooms: are populations increasing globally in response to changing ocean conditions? // *Hydrobiologia*. Vol.451. P.55–68.
- Morri C., Boero F. 1986. Hydroids // *Catalogue of main marine fouling organisms*. Vol.7. Office d'Etudes Marines et Atmospheriques ODEMA. Belgium. P.1–86.
- Müller W.A., Leitz T. 2002. Metamorphosis in the Cnidaria // *Canadian Journal of Zoology*. Vol.80. P.1755–1771.
- Nagao Z. 1964. The life cycle of the Hydromedusa, *Nemopsis dofeleini* Maas, with a supplementary note on the life-history of *Bougainvillia superciliaris* (L. Agassiz) // *Annotationes zoologicae Japonenses*. (The Zoological Society of Japan). Vol.37. No.3. P.153–162.
- Naumov D.V. 1960. [Hydroids and hydromedusae of the USSR] // *Opredeliteli po faune SSSR*. M.-L.: AN SSSR Publ. Vol.70. 626 p [in Russian].
- Nicholas K.R., Frid C.L.J. 1999. Occurrence of hydromedusae in the plankton off Northumberland (western central North Sea) and the role of planktonic predators // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. Vol.79. P.979–992.
- Occhipinti-Ambrogi A., Savini D. 2003. Biological invasions as a component of global change in stressed marine ecosystems // *Marine Pollution Bulletin*. Vol.46. P.542–551.
- Orlov D.V. 1995. [Formation of aggregated colonies in *Bougainvillia superciliaris* (Hydroidea, Athecata)] // *Zoologicheskii Zhurnal*. Vol.74. No.10. P.18–24 [in Russian].
- Orlov D.V. 1997. Epizoic associations among the White Sea Hydroids // *Scientia Marina*. Vol.61. No.1. P.17–26.
- Palma S., Apablaza P., Soto D. 2007. Diversity and aggregation areas of planktonic cnidarians of the southern channels of Chile (Boca del Guafo to Pulluche Chan-

- nel) // Investigaciones Marinas. Vol.35. No.2. P.71–82.
- Panteleeva N.N. 2010. [New and rare species of hydroids in the Barents Sea] // Priroda morskoy Arktiki: sovremennyye vyzovy i rol' nauki. Tezisy mezhdunarodnoi nauchnoi konferencii (Murmansk. 10–12 marta 2010). P.189–191 [in Russian].
- Pawlik J.R. 1992. Chemical ecology of the settlement of benthic marine invertebrates // Oceanography and Marine Biology // Annual review. Vol.30. P.273–335.
- Pearre S.J. 1982. Estimating prey preference by predators: uses of various indices, and a proposal of another based on χ^2 // Canadian Journal of Fishery and Aquatic Science. Vol.39. P.914–923.
- Pertzova N.M. 1979. [On the ecology of hydromedusae of the White Sea] // Kompleksnye issledovaniya prirody okeana. Vol.6. P.231–242 [in Russian].
- Prudkovsky A.A. 2006. [Prey selection of Aglantha digitale (Hydrozoa, Trachymedusae) in the White Sea] // Zoologicheskyy Zhurnal. Vol.85. P.1294–1302 [in Russian].
- Purcell J.E., Mills C.E. 1988. The correlation between nematocyst types and diets in pelagic hydrozoa // Hessinger D.A., Lenhoff H.M. (ed.). The biology of nematocysts. Academic Press Inc. P.463–486.
- Purcell J. E., Uye S., Lo W. 2007. Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review // Marine Ecology Progress Series. Vol.350. P.153–174.
- Russell F.S. 1953. The medusae of the British Isles. London: Cambridge University Press. 530 p.
- Scappaticci Jr.A.A., Kahn F., Kass-Simon G. 2010. Nematocyst discharge in *Hydra vulgaris*: Differential responses of desmonemes and stenoteles to mechanical and chemical stimulation // Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology. Vol.157. P.184–191.
- Schuchert P. 1996. The marine fauna of New Zealand: athecate hydroids and their medusae (Cnidaria: Hydrozoa) // New Zealand Oceanographic Institute Memoir. Vol.106. P.1–159.
- Schuchert P. 2007. The European athecate hydroids and their medusae (Hydrozoa, Cnidaria): Filifera Part 2 // Revue suisse de Zoologie. T.114. Fasc.2. P.195–396.
- Streftaris N., Zenetos A., Papathanassiou E. 2005. Globalization in marine ecosystems: the story of non-indigenous marine species across European Seas // Oceanography and Marine Biology. Vol.43. P.419–453.
- Sveshnikov V.A. 1963. [The feeding habits of jelly-fish as possible rivals of the White sea herring] // Trudy Kandalakshskogo gosudarstvennogo zapovednika. Vol.4. P.246–249 [in Russian].
- Uchida T., Nagao Z. 1960. The Life-history of the Hydromedusa, *Bougainvillia superciliaris* (L. Agassiz) // Annotationes zoologicae Japonenses. (The Zoological Society of Japan). Vol.33. No.4. P.249–253.
- Vannucci M., Rees W.J. 1961. A revision of the genus *Bougainvillia* (anthomedusae) // Boletim do Instituto Oceanografico. Universidade de Sro Paulo. Vol.11. P.57–100.
- Werner B. 1961. Morphologie und Lebensgeschichte, sowie Temperaturabhangigkeit der Verbreitung und des jahreszeitlichen Auftretens von *Bougainvillia superciliaris* (L. Agassiz) (Athecatae-Anthomedusae) // Helgolander wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. Bd.7. P.206–237.
- Werner B. 1963. Effect of some environmental factors on differentiation and determination in marine Hydrozoa, with a note on their evolutionary significance // Annals of the New York Academy of Sciences. Vol.105. P.463–488.
- Zelickman E.A. 1972. Distribution and ecology of the pelagic hydromedusae, siphonophores and ctenophores of the Barents Sea, based on perennial plankton collections // Marine Biology. Vol.17. P.256–264.

Ответственный редактор Е.Н. Темерева