

*На правах рукописи*



МЕХОВА  
Елена Сергеевна

МОРСКИЕ БЕССТЕБЕЛЬЧАТЫЕ ЛИЛИИ  
(CRINOIDEA: SOMATULIDA) ЗАЛИВА НЯЧАНГ (ЮЖНЫЙ ВЬЕТНАМ)  
И ФАУНА ИХ СИМБИОНТОВ.

Специальность 03.02.10 – Гидробиология.

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва 2011

Работа выполнена в лаборатории экологии и морфологии морских беспозвоночных Учреждения Российской Академии наук Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

**Научный руководитель:** доктор биологических наук,  
профессор Т.А. Бритаев

**Официальные оппоненты:** доктор биологических наук  
С.В. Рожнов  
доктор биологических наук  
А.Н. Миронов

**Ведущая организация:** Московский государственный  
университет им. М.В. Ломоносова.

Защита состоится 16 февраля 2011 г. в 11.00 на заседании совета по защите докторских и кандидатских диссертаций Д 002.213.02 при УРАН Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу: 119071 Москва, Ленинский проспект, 33. Тел. 954-75-53. Факс. 954-55-34, e-mail: [admin@sevin.ru](mailto:admin@sevin.ru), [www.sevin.ru](http://www.sevin.ru).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения Биологических Наук РАН по адресу: Москва, Ленинский проспект, 33.

Автореферат разослан 14 января 2011 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета  
кандидат биологических наук



Е.А. Кацман

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Специализированные симбиотические ассоциации между различными морскими животными и крупными сидячими беспозвоночными являются отличительной чертой тропических морских сообществ (Levontin, 1982). По некоторым данным (Наумов и др., 1980) симбионты могут составлять до 50% от общего числа видов в сообществах коралловых рифов. Вероятно, эта оценка сильно занижена, а разнообразие симбионтов превосходит разнообразие свободноживущих видов (Bouchet, 2006). В то же время, исследования биоразнообразия обычно сфокусированы на свободноживущих организмах. Богатая и разнообразная фауна симбионтов, обитающих в тех же биотопах, часто недоучитывается. Это связано как с необходимостью специальных методов сбора, так и с пробелами в систематике многих криптических таксонов и широким распространением среди симбионтов видов - двойников (Knowlton 1993; Martin et al. 2003; MacDonald et al. 2006).

Тем не менее, работы с оценкой разнообразия животных симбионтов тропических морских сообществ существуют. Они были выполнены на отдельных видах хозяев: склерактиниевых кораллах и губках и показали удивительное разнообразие фауны их симбионтов (Patton, 1966; Abele and Patton, 1976; MacDonald et al., 2006). Среди иглокожих самой разнообразной и многочисленной фауной симбионтов обладают тропические бесстебельчатые морские лилии (Deheyn et al., 2006). Её высокое разнообразие объясняется особенностями строения и состава тканей лилий (Rideout et al., 1979; Deheyn et al. 2006).

Фауна симбионтов морских лилий уже давно привлекает внимание исследователей. Первая работа в этом направлении появилась почти сто лет назад (Potts, 1915). За прошедший период были получены данные о фауне симбионтов лилий различных районов Мирового океана (Rao and Sowbhagyavathi, 1972; Fishelson, 1974; Zmarzly, 1984; Чесунов и др., 1989; Morton and Mladenov, 1992; Fabricius and Dale, 1993; Deheyn et al., 2006). Эти работы дают представление о симбионтофауне лилий и широком распространении специализированных сообществ ассоциированных с морскими лилиями в Мировом океане. Однако объем исследованного материала, число видов хозяев, исследованных таксонов симбионтов и точность их определения существенно варьируют, что затрудняет сравнение

данных. Кроме того, остаётся неисследованной фауна огромных акваторий, в том числе и в центре разнообразия фауны коралловых сообществ - в Южно-Китайском море.

Еще менее исследована экология симбионтов и характер их взаимоотношений с хозяевами. Есть данные, указывающие на существование трофических связей между симбионтами и лилиями, а также между видами симбионтов (Fishelson, 1974). В ряде работ рассматривается специфичность симбионтов (Gryger, 1990, Deheyn et al., 2006), даны характеристики заселения симбионтами морских лилий и анализ некоторых влияющих на них факторов (Fabricius and Dale, 1993; Deheyn et al., 2006). Эти работы служат хорошей базой для проведения сравнений, но не дают полного представления о симбиотических обществах, ассоциированных с морскими лилиями и факторах, определяющих их структуру.

**Цель настоящей работы:** исследовать фауну морских бесстебельчатых лилий и их симбионтов залива Нячанг южного Вьетнама, а также особенности заселения морских лилий симбионтами.

**Задачи:**

1. Установить видовой состав морских бесстебельчатых лилий и их симбионтов в заливе Нячанг.
2. Сравнить таксономическую структуру морских лилий и их симбионтов залива Нячанг с другими акваториями Мирового океана.
3. Оценить степень изученности фауны лилий и их симбионтов путем сравнения эмпирических данных с существующими моделями.
4. Изучить особенности обитания морских лилий в заливе: распространение, глубины обитания, положение на субстрате, время активности.
5. Определить параметры заселения морских лилий симбионтами: интенсивность и экстенсивность заселения, видовое богатство симбионтов, определить уровень специфичности симбионтов и проанализировать основные факторы, влияющие на заселение хозяина симбионтами.

**Научная новизна.** Впервые получены данные о составе фауны макросимбионтов морских лилий Вьетнама. Обнаружен 41 вид симбионтов,

новых для побережья Вьетнама. Установлено, что в составе фауны по числу видов доминируют мизостомиды и декаподы. Показано, что сходная таксономическая структура характерна и для других акваторий центральной части тропической Пацифики. Показано, что выявленная фауна симбионтов - наиболее богатая региональная фауна в Мировом океане. Существенно расширены представления о фауне бесстебельчатых морских лилий Вьетнама. Обнаружено 13 видов новых для побережья Вьетнама и 5 видов новых для Южно-Китайского моря. Выявлена высокая экстенсивность заселения лилий симбионтами (91%), при этом экстенсивность заселения представителями разных таксонов варьирует от 9% (креветка *Periclimenes affinis*) до 66% (полихета *Paradyte crinoidicola*). Установлено, что практически все виды симбионтов ассоциированы только с морскими лилиями, при этом, значительная часть видов обитает только на одном (38%) или 2 (23%) видах хозяев.

**Теоретическое и практическое значение работы.** Исследование вносит значительный вклад в изучение тропической фауны в центре биоразнообразия коралловой фауны - в «коралловом треугольнике» (Hoeksema, 2007). Использованные подходы позволили выявить «скрытое» разнообразие симбионтофауны, что существенно меняет представление о количественном соотношении свободноживущих и симбиотических видов в пользу последних и подтверждает гипотезу Буше (Bouchet, 2006). Наши данные существенно расширяют представление как о структуре и распространении симбиотических сообществ, ассоциированных с морскими лилиями, так и о структуре коралловых сообществ в целом. Полученные данные могут быть использованы для оценки регионального биоразнообразия, для оценки состояния коралловых сообществ на разных стадиях деградации и восстановления, при проведении работ по выделению охраняемых акваторий, а также при подготовке определителей по фауне Вьетнама.

**Апробация работы.** Основные положения диссертации были представлены на научных конференциях: молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН «Актуальные проблемы экологии и эволюции» (Москва, 2008); X Съезде Гидробиологического Общества при РАН (Владивосток, 2009); отчетных докладах в Приморском Отделении Тропического Центра (Нячанг,

2007-2009); а также на коллоквиумах лаборатории экологии и морфологии морских беспозвоночных ИПЭЭ РАН (Москва, 2006-2010). По теме диссертации опубликовано 3 работы, из которых 1 статья в журнале, рекомендованном ВАК, и 2 тезисы докладов. 2 статьи приняты в печать.

**Структура и объем работы.** Диссертация изложена на 135 страницах (включая 13 таблиц и 28 рисунков); состоит из введения 5 глав и выводов. Список литературы включает 85 названий, из них 84 на иностранных языках.

**Благодарности:** Автор выражает глубокую признательность научному руководителю, д.б.н. Бритаеву Т.А. за неоценимую помощь и поддержку на всех этапах выполнения работы. Автор благодарен Марину И.Н., Дгебуадзе П.Ю. и Мартынову А.Н. за помощь в определении материала. Также я весьма признательна всему коллективу лаборатории экологии и морфологии морских беспозвоночных ИПЭЭ РАН за помощь и советы во время выполнения работы. Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 08-04-92244-ГФЕН и 09-05-00736-а.

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### **Глава 1. Обзор литературы.**

Состоит из 3 разделов. В разделе 1 даны определения терминов, используемых в работе. В разделе 2 рассматривается морфология и биология морских лилий и особенности, благоприятствующие их заселению симбионтами. В разделе 3 приведены данные о разнообразии, специфичности по отношению к хозяину, особенностях биологии и распространении основных групп симбионтов: полихет, мизостомид, десятиногих ракообразных, брюхоногих моллюсков и офиур.

### **Глава 2. Характеристика района исследований.**

Приводятся гидрологическая характеристика залива Нячанг (южный Вьетнам) и описания акваторий, в которых проводился сбор материала на основе собственных наблюдений и литературных данных.

### **Глава 3. Материалы и методы исследования.**

3.1. Полевой сбор материала. Всего было собрано и обработано 245 проб (морских бесстебельчатых лилий), собранных и зафиксированных вместе с симбионтами. Кроме того, 20 проб представлены смывами симбионтов с морских лилий, фиксированными без хозяев. Эти данные использованы только для составления фаунистического списка симбионтов и не участвуют

в анализе специфичности, факторов, влияющих на заселение хозяина и оценке особенностей заселения хозяина симбионтами.

Материал был собран в ходе экспедиций 2004 – 2008 года в заливе Нячанг (южный Вьетнам) с помощью легкого водолазного снаряжения. Одна проба представляет собой одну морскую лилию с симбионтами. Морскую лилию под водой помещали в пластиковый зип-пакет, для предотвращения потери симбионтов, а также повреждения рук лилий. В таком виде животных доставляли на борт катера, где хозяина вместе с симбионтами фиксировали 80% раствором этанола.

3.2. Наблюдения в природе. Наблюдения проводились во время погружений при сборе материала. В ходе наблюдений было описано положение морских лилий на субстрате и время их активности и положение симбионтов на теле хозяина.

3.3. Лабораторная обработка материала. В лаборатории симбионтов собирали с морских лилий под биноклем. У морских лилий с помощью линейки измеряли длину самой длинной руки (от последней точки ветвления до конца руки) и длину цирр, с помощью окуляра микрометра был измерен диаметр центродорзали; подсчитано число рук и сегментов в трех наиболее длинных циррах. Затем фотографировали аборальную сторону чашечки, цирры и основание руки с пиннулами и на основе этих фотографий готовили рисунки. Морские лилии были определены до вида по ключам и морфологическим описаниям (Clark, 1921; Kogo, 1998; 2000; Rowe et al., 1986).

Симбионтов рассортировывали по крупным таксономическим группам, а затем определяли. Для определения мизостомид использовали работы Граффа (Graff, 1884), Гриера (Grygier, 1989; 1992; 1998; 2000), Ико и др. (Eekhaut et al., 1994); десятиногих ракообразных – Брюса (Bruce, 1982), Марина (Marin, 2006; Marin, Chan, 2006), полихет – Петтибон (Pettibone, 1964), и Бритаева и др. (Britayev et al., 1999), моллюсков – Варена (Waren, 1983). Офиура была определена А.В. Мартыновым. Определения десятиногих ракообразных, полихет и моллюсков были проверены специалистами по соответствующим группам. Для всех симбионтов отмечено количество особей на хозяине, а также совместная встречаемость.

3.4. Определение и анализ параметров заселения хозяев симбионтами. Для характеристики ассоциаций использовали показатели экстенсивности и интенсивности заселения в соответствии с работой Бритаева (1999), а также видовое богатство (для особи хозяина и для вида хозяина). При анализе количественных характеристик сообществ в качестве факторов, влияющих на них, были выбраны: местонахождение хозяина в заливе, глубина обитания хозяина, размер хозяина и положение хозяина на субстрате. Для выявления влияния факторов внешней среды в заливе были выбраны 4 точки, расположенные на разном расстоянии от устья реки Кай: мыс Муйнам, о. Мот, о. Мун, о. Нок. По мере продвижения от м. Муйнам к о. Нок влияние реки (источник опреснения, терригенных осадков и загрязнения) ослабевает, что позволяет предполагать наличие изменений параметров заселения симбионтами. Для анализа использовали широко распространенные виды морских лилий: *Himerometra robustipinna* (Carpenter, 1881), *Comanthus parvicirrus* (Muller, 1841), *Comaster nobilis* (Carpenter, 1884). При сравнительном анализе характеристик заселения разных видов хозяев были взяты средние арифметические значения интенсивности и видового богатства. Для анализа положения хозяина на субстрате использовали многочисленные виды лилий (не менее 10 особей сходного размера). Для описания положения симбионтов на хозяине тело морской лилии было условно разделено на зоны: аборальная поверхность чашечки (АПЧ), оральная поверхность чашечки (ОПЧ), руки (Р), пиннулы (П). Местонахождения симбионтов в каждой зоне учитывалось при наблюдениях под водой и в аквариуме.

3.5. Исследование специфичности симбионтов к хозяину. Для определения специфичности симбионтов были проанализированы все особи лилий и их симбионтов, собранные в заливе, и литературные данные. Для видов, встреченных в материале более 10 раз, был рассчитан адаптированный индекс элективности Ивлева (Ивлев, 1955), предложенный для оценки избирательности питания рыб. Вычисляется он по формуле:  $E = (r_i - p_i) / (r_i + p_i)$ , где  $E$  – значение индекса,  $r_i$  – доля  $i$ -того вида морских лилий среди всех заселенных симбионтом хозяев,  $p_i$  – доля того же вида морских лилий в сборах. Индекс Ивлева принимает значения от -1 (абсолютное избегание) до

1 (абсолютное предпочтение). Значения индекса близкие к 0 означают, что не проявляется ни избегания, ни предпочтения.

#### **Глава 4. Результаты.**

Глава состоит из 5 разделов.

##### **4.1. Морские лилии залива Нячанг.**

В разделе приведен аннотированный список видов морских бесстебельчатых лилий залива Нячанг. Для всех обнаруженных видов даны иллюстрированные морфологические описания и сведения об окраске, положении на субстрате, глубинах обитания, времени активности, распространении и симбионтах.

Всего отмечено 33 вида морских бесстебельчатых лилий из 5 семейств. Наиболее богатое видами семейство Comasteridae включает 19 видов фауны залива из 4 подсемейств, семейство Mariametridae - 6 видов, семейства Himerometridae и Zygometridae - по 3 вида, семейство Colobometridae - 2 вида (Табл. 1, Рис. 4А). По числу особей в наших сборах доминировали *Himerometra robustipinna* - 36 экземпляров и *Cenometra bella* (Hartlaub, 1890) - 29 экземпляров из семейств Himerometridae и Colobometridae соответственно.

Для оценки степени изученности фауны морских лилий были построены кумулятивные кривые насыщения. Число видов морских лилий увеличивается с увеличением числа проб линейно до 60-й пробы и к 90-й пробе приближается к асимптоте со значением 30 видов. Дальнейшее значительное увеличение числа проб до 203 приносит лишь 3 новых вида (Рис. 1), что свидетельствует о хорошем уровне изученности фауны. Исползованные модели оценки видового богатства дают значения от 39 (bootstrap) до 46 (jackknife 2) видов.

Большинство обнаруженных видов (22 вида, 67% всей фауны) являются дневными, и лишь 5 видов (15%) – ночными, которые в течение дня прячутся в убежищах, а ночью выбирают на более открытые участки для фильтрации. Для 4 видов время активности в заливе не установлено (Табл. 1).

Дневные виды в свою очередь делятся по положению на субстрате на три группы: 1) криптобионты - в течение всего времени суток находящиеся в убежищах; 2) виды, обитающие на открытых поверхностях: активны в дневное время суток и расположены на открытых участках скал, валунов и

Таблица 1. Список видов морских лилий залива Нячанг. Для каждого вида указан объем выборки (в скобках), положение на субстрате, суточная активность, число ассоциированных видов – симбионтов, интенсивность и экстенсивность заселения. Сокращения: П – вид обитает на горгонариях, О – вид располагается на открытой поверхности, С – вид располагается в трещинах и укрытиях, Д – дневная суточная активность, Но – ночная суточная активность, Н – нет данных.

вид лилий	Положение/ время активности	Число видов симбионтов	Интенсивность экз./хоз.	Экстенсивность заселения %
<i>Capillaster multiradiatus</i> (2)	С/Но	2	2	100
<i>Comanthus alternans</i> (7)	О/Д	9	10,1	100
<i>Comanthus briareus</i> (2)	О/Д	5	11	100
<i>Comanthus gisleni</i> ** (10)	С/Д	9	10,8	90
<i>Comanthus parvicirrus</i> (22)	С/Д	12	11,8	86
<i>Comanthus wahlbergii</i> * (2)	Н/Д	6	13,5	100
<i>Comaster multifidus</i> * (6)	С/Д	8	9	83
<i>Comaster nobilis</i> * (24)	О/Д	20	18,1	100
<i>Comaster schlegelii</i> (4)	О/Д	7	4,5	100
<i>Comatella nigra</i> (4)	С/Д	9	10	100
<i>Comatella stelligera</i> (8)	С/Д	13	12,1	88
<i>Comatula pectinata</i> (1)	Н/Н	1	1	100
<i>Oxycomanthus bennetti</i> (18)	О/Д	11	9	89
<i>Oxycomanthus cf. japonicus</i> *(2)	О/Д	5	4	50
<i>Oxycomanthus imbricatus</i> *(3)	О/Д	2	8,5	67
<i>Oxycomanthus pinguis</i> * (8)	О/Д	7	6,4	88
<i>Phanogenia gracilis</i> (6)	С/Д	13	6,4	100
<i>Phanogenia multibrachiatus</i> (1)	С/Д	5	9	83
<i>Dichrometra flagellata</i> (4)	О/Но	9	4,8	100
<i>Lamprometra palmata</i> (10)	О/Но	13	6,5	100
<i>Liparometra regalis</i> ** (6)	О/Но	6	6	60
<i>Stephanometra indica</i> (10)	С/Д	11	7,7	90
<i>Stephanometra tenuipinna</i> (4)	С/Д	8	15	100
<i>Oxymetra cf. finschii</i> ** (1)	О/Д	2	10	100
<i>Amphimetra ensifera</i> ** (2)	О/Д	4	8,5	100
<i>Amphimetra tessellata</i> (3)	О/Д	5	3,7	100
<i>Himerometra robustipinna</i> (36)	О/Д	15	8,5	92
<i>Zygometra comata</i> * (1)	Н/Н	6	12	100
<i>Zygometra elegans</i> (3)	Н/Н	2	2,5	67

<i>Zygotetra microdiscus</i> *(1)	Н/Н	2	3	100
<i>Cenometra bella</i> (29)	П/Д	11	5,2	86
<i>Colobometra perspinosa</i> ** (5)	П/Д	7	3,4	100
* - виды новые для фауны Вьетнама, ** - виды новые для фауны Южно-Китайского моря.				

массивов твердых кораллов, в ночное время руки сворачивают в неплотный шар, однако мест своих не покидают; 3) виды, ассоциированные с

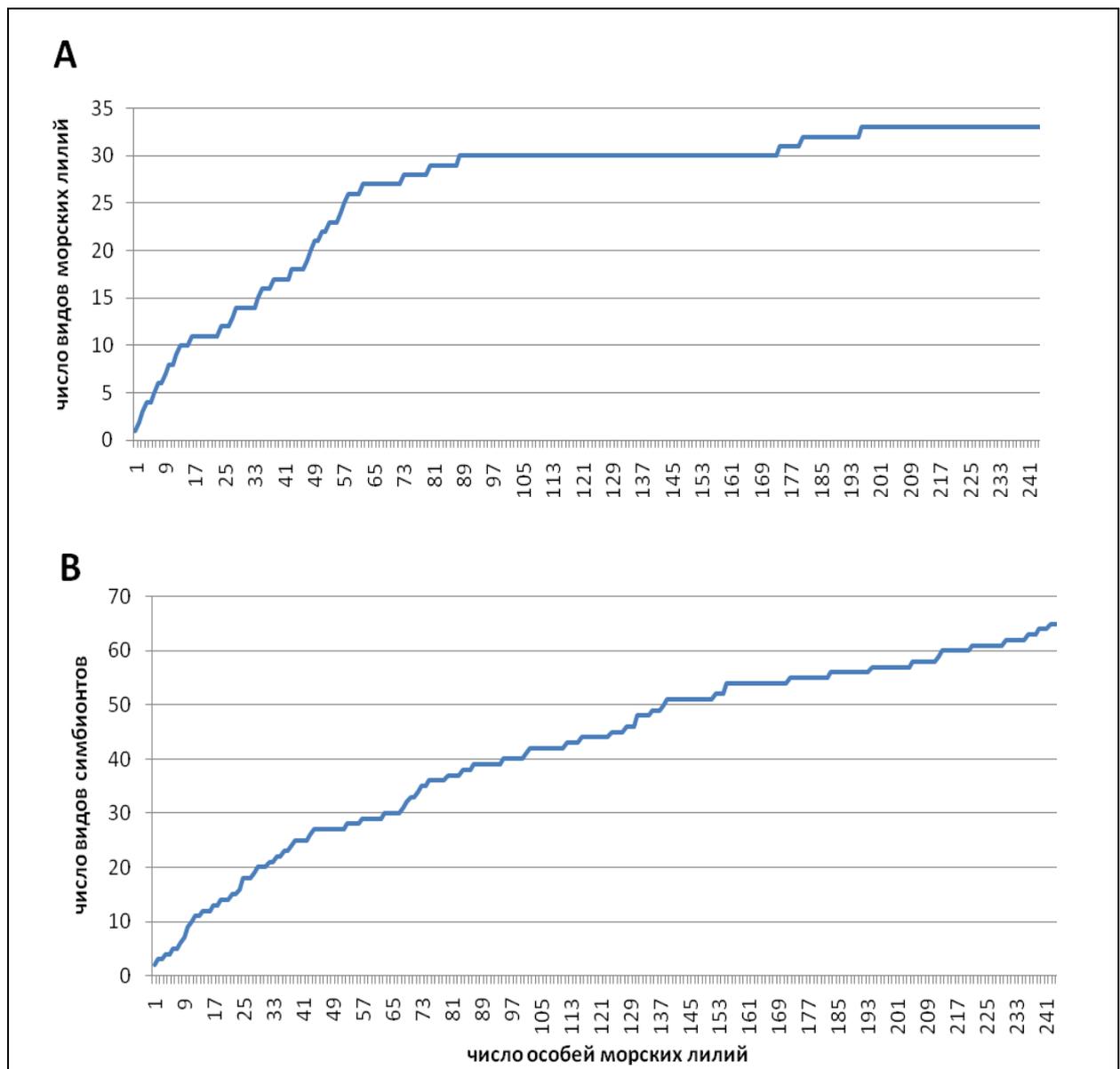


Рисунок 1. Кумулятивные кривые накопления: А – фауна морских лилий, В – фауна симбионтов

горгонариевыми кораллами: эта группа представлена только видами семейства Colobometridae, которые в течение всего времени располагаются поднявшись высоко над грунтом, днем руки расположены в фильтрационном

веере, ночью свернуты. В нашем материале преобладали обитающие на открытой поверхности дневные (О/Д) виды (12) и дневные криптобионты (9), а наиболее редкими оказались ночные криптобионты (1 вид).

4.2 Симбионты морских лилий залива Нячанг. В разделе приведен аннотированный список симбионтов морских лилий. Для каждого вида дана синонимия, сведения о распространении и хозяевах. Всего в заливе отмечено 65 видов симбионтов: наиболее богатыми группами оказались мизостомиды (37 видов, 52,9% от общего числа видов) и декаподы (23 вида, 32,9%). Остальные таксоны были существенно беднее: гастроподы (5 видов), полихеты (2 вида), офиуры и рыбы (по 1 виду) (Табл. 2, Рис. 4С). Наиболее многочисленными в пробах были полихета *Paradyte crinoidicola* (Potts, 1910), примерно 850 экз., и галатеида *Allogalathea elegans* (Adams & White, 1848), 180 экз.

Кривая насыщения показывает, что число видов симбионтов плавно возрастает с увеличением объема выборки и не выходит на плато, что указывает на возможное увеличение числа видов с увеличением числа проб. Используемые модели оценки видового богатства дают значения от 71 (bootstrap) до 93 (jackknife 2) видов.

Таблица 2 Список видов симбионтов морских лилий залива Нячанг. Для каждого вида указан объем выборки, локализация, число видов хозяев, для многочисленных видов - уровень специфичности. Сокращения: абсорбальная поверхность чашечки (АПЧ), оральная поверхность чашечки (ОПЧ), рыбы (Р), пиннулы (П); симбионты В – видоспецифичный, С – селективный О – оппортунист.

Вид симбионтов.	Число особей	Локализация	Число видов хозяев.	специфичность
<b>Decapoda: Anomura</b>				
<i>Allogalathea elegans</i>	180	АПЧ	23	С
<i>Galathea amboinensis</i>	2	АПЧ	1	В
<i>Galathea</i> sp.	3	АПЧ	2	С
<b>Decapoda: Brachyura</b>				
<i>Harrovia</i> sp.	32	ОПЧ	14	С
<b>Decapoda: Caridea</b>				
<i>Atanas anaitidactilus</i>	1	ОПЧ	1	В
<i>Brucecaris tenuis</i>	24	Р	4	С
<i>Crinotonia anastasiae</i>	1	Р	1	В
<i>Crinotonia attenuatus</i>	2	Р	1	В

<i>Araipontonia odontorhynchus</i>	2	P	1	B
<i>Palaemonella pottsii</i>	41	P	6	C
<i>Laomenes amboinensis</i>	10	P	1	C
<i>Laomenes nudirostris</i>	8	P	2	C
<i>Parapontonia nudirostris</i>	3	P	2	C
<i>Periclimenes afinis</i>	23	P	2	C
<i>Periclimenes commensalis</i>	72	P	16	C
<i>Pontoniopsis comanthi</i>	83	P	16	O
<i>Synalpheus stimpsoni</i>	4	ОПЧ	3	C
<i>Synalpheus tropidodactylus</i>	8	ОПЧ	3	C
<i>Synalpheus</i> sp.	15	ОПЧ	4	O
<b>Myzostomida</b>				
<i>Myzostoma abundans</i>	1	P	1	B
<i>Myzostoma agassizii</i>	5	ОПЧ	1	B
<i>Myzostoma alatum</i>	1	ОПЧ	1	B
<i>Myzostoma ambigum</i>	7	P	1	B
<i>Myzostoma antennatum</i>	143	ОПЧ	5	C
<i>Myzostoma areolatum</i>	9	P	1	C
<i>Myzostoma attenuatum</i>	6	ОПЧ	2	C
<i>Myzostoma brevicirrum</i>	1	P	1	B
<i>Myzostoma capitocutis</i>	8	ОПЧ	2	C
<i>Myzostoma carinatum</i>	3	P	2	C
<i>Myzostoma coronatum</i>	12	P	2	C
<i>Myzostoma fissum</i>	27	P	7	C
<i>Myzostoma polycyclus</i>	80	ОПЧ	6	C
<i>Myzostoma labatum</i>	1	P	1	B
<i>Myzostoma marginatum</i>	15	ОПЧ	2	C
<i>Myzostoma radiatum</i>	6	ОПЧ	2	C
<i>Myzostoma rubrofasciatum</i>	1	ОПЧ	1	B
<i>Myzostoma vastum</i>	2	P	2	C
<i>Myzostoma echinus</i>	27	ОПЧ	4	C
<i>Myzostoma</i> sp. 1	7	P	3	C
<i>Myzostoma</i> sp. 2	10	P	2	C
<i>Myzostoma</i> sp. 3	1	ОПЧ	2	C
<i>Myzostoma</i> sp. 4	4	ОПЧ	1	B
<i>Myzostoma</i> sp. 5	5	P	1	B
<i>Myzostoma</i> sp. 6	1	П	1	B
<i>Myzostoma</i> sp. 7	9	P	1	B
<i>Myzostoma</i> sp. 8	10	P	1	B

<i>Myzostoma</i> sp . 9	36	Р	2	С
<i>Myzostoma</i> sp . 10	2	Р	2	С
<i>Myzostoma</i> sp 11	14	П	4	С
<i>Myzostoma</i> sp . 12	11	П	1	В
<i>Myzostoma</i> sp . 13	18	ОПЧ	1	В
<i>Myzostoma</i> sp . 14	2	ОПЧ	2	С
<i>Myzostoma</i> sp . 15	5	Р	2	С
<i>Hypomyzostoma</i> sp. 1	6	ОПЧ	1	В
<i>Hypomyzostoma</i> . sp. 2	11	Р	1	В
<i>Notopharingoides</i> sp.	2	Р	1	В
Цистообразующие мизостомиды	200		3	С
<b>Polychaeta</b>				
<i>Paradite crinoidicola</i>	850	Все зоны	32	О
<i>Hololepidella laingensis</i>	5	ОПЧ	1	В
<b>Ophiuroidea</b>				
<i>Gymnolophus obscura</i>	47	ОПЧ	16	С
<b>Gastropoda: Eulimidae</b>				
<i>Annulobalcis</i> sp1	45	АПЧ	3	С
<i>Annulobalcis</i> sp2	60	ОПЧ	6	С
<i>Fusceulima jacksonensis</i>	5		5	О
<i>Goodingia varicose</i>	2	Р	1	В
<i>Curveulima cornuta</i>	4		2	С
<b>Osteichthyes</b>				
<i>Discotrema crinophilum</i>	20	Р	7	С

4.2.1. Особенности биологии симбионтов. В разделе рассматриваются особенности локализации симбионтов на хозяине, интенсивность и экстенсивность заселения хозяев разными группами и видами симбионтов, а также фауна симбионтов различных видов морских лилий.

4.2.1.1. *Локализация.* Поверхность тела хозяина не равнозначна для симбионтов с точки зрения доступности пищи и степени защищенности от хищников. Соответственно, разные виды симбионтов обычно имеют предпочитаемые зоны на теле хозяина (Табл. 2). Наибольшее число видов (33) обитает на руках хозяина (преимущественно мизостомиды и каридные креветки), а также на оральной поверхности чашечки (23 вида – креветки альфеиды, мизостомиды, крабы). На пиннулах (3 вида мизостомид) и на

аборальной поверхности чашечки (3 вида галатеид и 1 моллюсков) число видов не велико.

4.2.1.2. *Экстенсивность и интенсивность заселения.* Экстенсивность заселения морских лилий симбионтами составляла 91%. Из 19 видов многочисленных в наших сборах, для 9 видов отмечена 100% экстенсивность заселения, а для оставшихся 10 она варьировала от 60 до 92% (Табл. 1). Минимальная экстенсивность заселения (60%) отмечена для *Liparometra regalis* (Carpenter, 1888). Частота встречаемости разных групп симбионтов также варьировала. Чаще других встречались многощетинковые черви (67% хозяев), десятиногие ракообразные (56%) и мизостомиды (39%), тогда как экстенсивность заселения лилий моллюсками составила 9%, а рыбами - 10%.

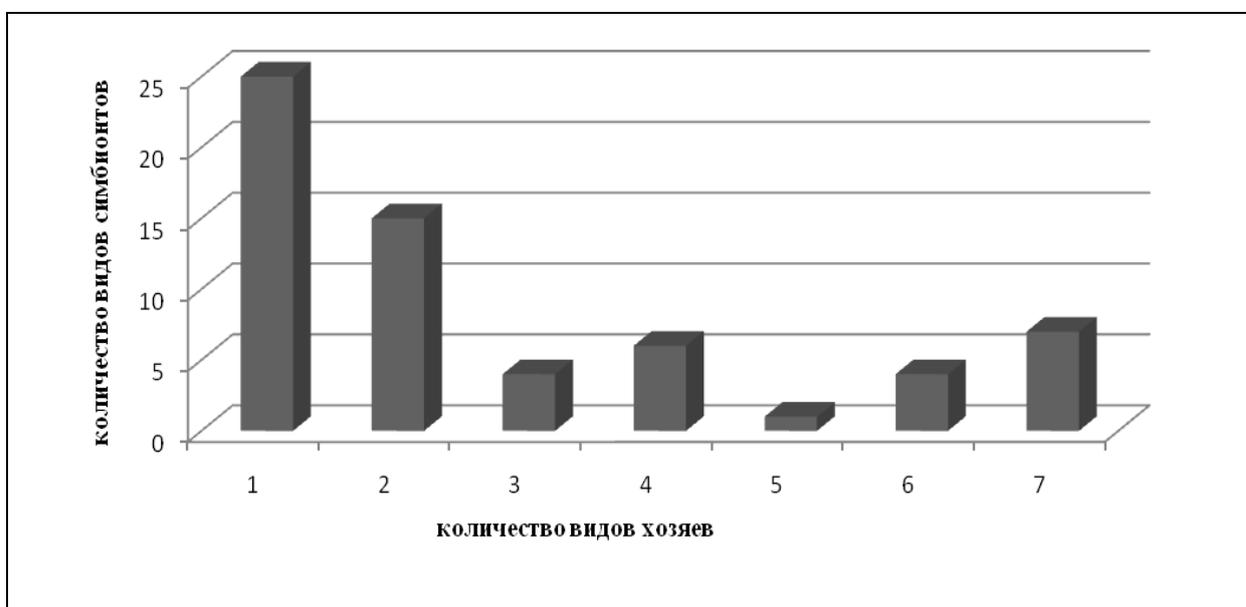


Рисунок 2. Уровень специфичности симбионтов.

Средняя интенсивность заселения составила 9 экз./хоз. Она варьировала от 3,4 для *Colobometra perspinosa* (Carpenter, 1884) до 18,1 у *Comaster nobilis* (Carpenter, 1884) и была максимальной для Comasteridae и минимальной для Colobometridae. Средняя интенсивность заселения была выше у мизостомид и многощетинковых червей - 7 и 5 особей на одного хозяина соответственно. В тоже время, интенсивность заселения офиурами была близка к 1, а многих декапод (*Allogalatea elegans*, *Harrovia* sp., *Palaemonella pottsii*) - около 2, что отражает их территориальное поведение. Максимальное количество симбионтов было отмечено на *C. nobilis* и *Comanthus parvicirrus* (Muller, 1841) – 105 и 48 симбионтов на одном экземпляре хозяина соответственно.

4.2.1.3. *Специфичность симбионтов морских лилий.* Подавляющее большинство симбионтов встречается только на морских лилиях. Единственное исключение – полихета *Hololepidella laingensis* Britayev et al, 1999, найденная также на морских звездах. Однако среди симбионтов встречаются виды с разной степенью специфичности. Установлено, что из 66 видов симбионтов морских лилий, 25 видов были обнаружены только на одном виде хозяев, еще 15 видов - на 2 видах. При этом в общей сложности всего 12 видов симбионтов обнаружены на 5 и более видах хозяев (Рис.2). По уровню специфичности условно можно выделить 3 группы симбионтов (Deheyn, et al., 2006): видоспецифичные симбионты – заселяют 1 вид хозяев; селективные симбионты – несколько видов хозяев, но распределены по ним неравномерно; симбионты – оппортунисты обитают на многих видах хозяев. Однако, из 25 видов попавших в первую группу, большинство – редкие виды, представленные только одной пробой и, поэтому они могут считаться видоспецифичными только условно. Среди селективных видов есть как заселяющие много видов хозяев и часто встречающиеся симбионты (*Allogalatea elegans*, *Harrovia* sp., *Periclimenes commensalis*), так и виды, встречающиеся на небольшом числе хозяев и относительно редкие (*Periclimenes affinis*). Из оппортунистов можно отметить полихету *Paradyte crinoidicola*, офиуру *Gymnolophus obscura* и креветку *Pontoniopsis comanthi*.

4.3 Анализ факторов, влияющих на заселение хозяина симбионтами. Местонахождение в заливе хозяина (опреснение и загрязнение): для трех исследованных видов лилий получены разнонаправленные тренды. Так, у *Himerometra robustipinna* существенных различий в интенсивности и видовом богатстве симбионтов по мере удаления от устья реки не было, экстенсивность заселения несколько возрастала. Для *Comanthus parvicirrus* отмечено уменьшение интенсивности заселения (с 24,2 до 2,3 экз./хоз.) и видового богатства симбионтов (с 5,6 до 1,3 вида) при неизменной экстенсивности заселения. Для *Comaster nobilis* отмечено увеличение интенсивности заселения (с 8,8 до 18,7 экз./хоз.) при неизменных экстенсивности заселения и видовом богатстве симбионтов.

Глубина. Для анализа влияния глубины был использован вид *Cenometra bella*, обитающий в диапазоне глубин 4 - 24 м. С увеличением глубины интенсивности и экстенсивности заселения увеличивались, тогда, как

видовое богатство симбионтов не изменялось. Однако, для другого массового вида *C. nobilis* (глубины 4 - 15 м), средняя интенсивность заселения с увеличением глубины уменьшается. Таким образом, влияние местонахождения и глубины по всей вероятности не одинаково для разных видов.

Размер хозяина. При анализе всей выборки лилий установлено, что интенсивность заселений увеличивается с размерами хозяина, тогда как число видов симбионтов на хозяине возрастает только в первых размерных классах, а затем практически не меняется (рис.3).

Положение хозяина на субстрате. Для этого анализа были отобраны виды сходного размера из разных экологических групп: ассоциированные с горгонариями – *C. bella*, дневные открытообитающие – *H. robustipinna*, дневные скрытообитающие – *Comanthus parvicirrus*, ночные открытообитающие – *Lamprometra palmata*. Наиболее низкие значения интенсивности заселения отмечены для *C. bella* (9,8 экз./хоз.), а наиболее высокие для *C. parvicirrus* (21,1 экз./хоз.). Для остальных двух видов значения интенсивности были сходными.

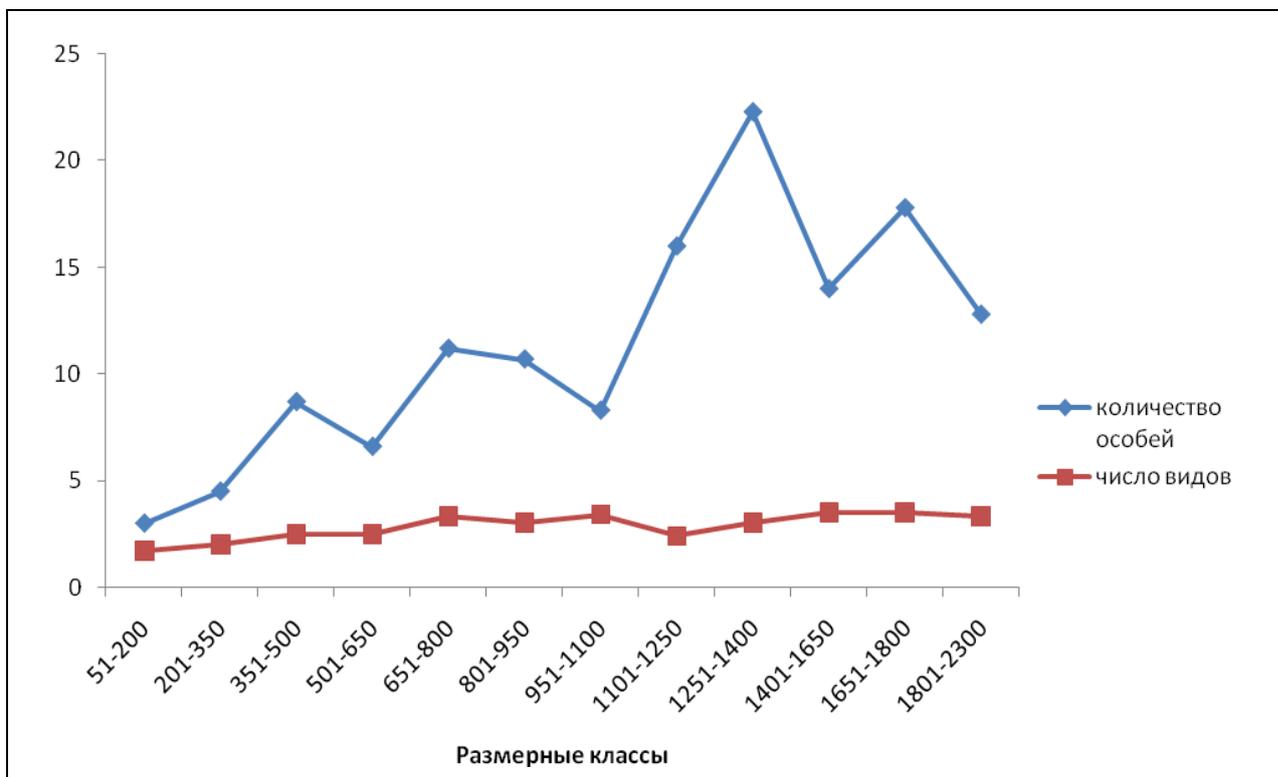


Рисунок 3. Влияние размера хозяина на интенсивность заселения и видовое богатство симбионтов.

## Глава 5. Обсуждение результатов.

### 5.1. Сравнительный анализ фауны морских лилий залива Нячанг.

Фауна морских бесстебельчатых лилий южного Вьетнама оказалась гораздо богаче в видовом отношении, чем это было до сих пор описано в литературе. Так, из 33 видов отмеченных для залива, 13 оказались новыми для Вьетнама, а – 5 видов впервые найдены в Южно-Китайском море. Она оказалась очень богатой даже при сравнении с большими акваториями. Так, в Красном море найдено всего 15 видов (Fishelson, 1974), у о. Гуам и Северных Марианских о-вов - 21 вид (Kirkendale and Messing, 2003), у Маршалловых островов - 14 видов (Zmarzly, 1984;1985), у о. Керама (Окинава) - 14 видов (Pilcher and, Messing, 2001), в заливе Ханса (Новая Гвинея) - 25 видов (Deheyn et al., 2006). Однако, есть районы и с более высоким видовым богатством, такие как побережье Таиланда (39 видов), море Сулу (38 видов), архипелаг Джоло (58 видов), центральная часть Большого Барьерного Рифа (ББР) (43 вида) (Putchakarn and Sonchaeng, 2004; Messing, 1998; Fabricius and Dale, 1993).

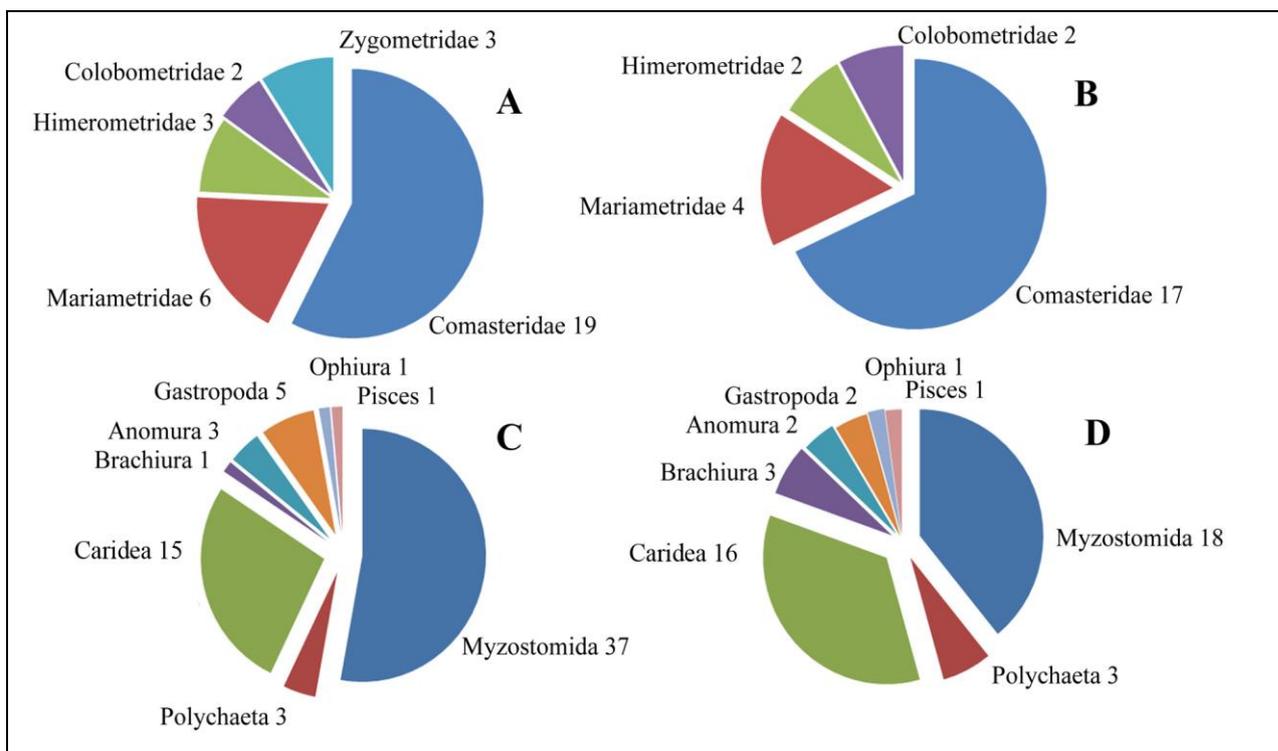


Рисунок 4. Сравнение состава фауны морских лилий (А, В) и их симбионтов (С, D) залива Нячанг (Вьетнам) (А, С) и залива Ханса (Папуа Новая Гвинея) (В, D).

Таксономическая структура фауны лилий южного Вьетнама сходна с другими районами западной и центральной тропической Пацифики по

преобладанию Comasteridae (44-71% от общего числа видов), и существенно отличается от фауны Красного моря, где преобладают Colobometridae (29%).

## 5.2. Сравнительный анализ фауны симбионтов морских лилий залива Нячанг.

Сравнение разнообразия фауны симбионтов залива Нячанг с другими акваториями Индо-Вост. Пацифики позволяет оценивать его как самое высокое из известных в настоящее время. С нашими данными сравнимы данные по заливу Лаинг, Новая Гвинея (Deheyn et al., 2006) и центральной части ББР (Fabricius and Dale, 1993) (Табл. 3, Рис 4), где отмечено 47 и 46 видов симбионтов соответственно. Структура фаун заливов Нячанг и Лаинг сходна преобладанием мизостомид и декапод и относительно небольшим числом видов из других групп. Однако во Вьетнаме выше абсолютная и относительная численность мизостомид и моллюсков и, ниже – крабов. Фауна ББР сходна с фауной Нячанга высоким разнообразием декапод (22 вида), однако в Нячанге не встречены специализированные виды амфипод и изопод. Сходная структура фауны с преобладанием декапод и мизостомид характерна для Красного моря (Fishelson, 1974), Гонконга (Morton and Mladenov, 1992) и, вероятно, и для других акваторий Индо-Вост. Пацифики.

Регион	Число видов морских лилий	Объем выборки	Число видов симбионтов	Ссылки
Большой Барьерный Риф (центральная часть)	43	1114	46	Fabricius and Dale, 1993
Вьетнам (залив Нячанг)	33	203	70	Наши данные
Папуа Новая Гвинея (залив Ханса)	25	141	47	Deheyn et al., 2004
Красное море (северная часть, залив Акаба)	14	no data	27	Fishelson, 1974
Маршаловы острова (атолл Эневетак)	9	97	18	Zmarzly, 1984
Мальдивские острова (острова Генего и Фиарту, атолл Северный Нинланду)	2	25	14	Чесунов и др., 1989
Остров Мюрей	2	нет данных	13	Potts, 1915
Гонконг	2	23	5	Morton and Mladenov, 1992
Тайвань (залив Наньвань)	1	42	11	Huang et al., 2005

### 5.3 Оценка степени изученности фауны морских лилий и их симбионтов залива Нячанг.

Фауна морских лилий в целом изучена не плохо, и существует значительное количество работ, посвященных описанию региональных фаун. Однако, фаунистические данные не всегда сравнимы по степени изученности (Табл. 3). Так, хорошо исследованы фауны северной части Новой Гвинеи (более 600 проб), архипелага Джоло (380 проб с 44 станций). С другой стороны, фауна моря Сулу, скорее всего, пополнится в ходе дальнейших исследований, т.к. на большой по площади регион приходится около 100 проб с 12 станций (Messing, 1998).

Поскольку кривая насыщения видами для лилий выходит на плато при выборке значительно меньшей, чем общая выборка, список из 33 видов следует считать довольно полным для дневных видов. Расширение списка видов возможно за счет ночных криптобионтов, слабо охваченных нашими сборами.

Фауна симбионтов морских лилий изучена хуже. Региональные сводки по многим группам отражают степень изученности региона, а не действительное разнообразие. Фауна залива Нячанг в этом отношении является на настоящий момент наиболее изученной. В тоже время, соотношение между числом видов симбионтов и числом собранных лилий (проб) выходит на плато только при достижении выборки близкой к общему объему выборки (190 и 203 особи соответственно). Поэтому можно предполагать, что полученный список из 65 видов симбионтов нельзя считать окончательным.

Увеличение числа симбионтов следует ожидать за счёт мизостомид, так как для этой группы характерно неравномерное распределения по хозяевам и высокая степень специфичности (Deheyn et al. 2006). Кроме того, среди мизостомид, есть эндосимбионты, которые не были учтены в работе. Увеличение числа симбионтов возможно за счет находок новых высокоспецифичных к хозяину видов-двойников. И, наконец, не менее 10-15 видов, вероятно, добавит к списку исследование симбиотических копепод. Таким образом, ожидаемое региональное разнообразие симбионтов морских лилий залива Нячанг составляет более 93 видов.

#### 5.4. Анализ биологии симбионтов.

5.4.1 *Локализация.* Разные участки поверхности лилии не равноценны для симбионтов в качестве микробиотопов, как в плане их защищенности от хищников, так и в плане доступности для симбионтов пищевых ресурсов. Наиболее защищенной представляется оральная поверхность чашечки, кроме того, это наибольшая по площади нерасчлененная зона поверхности тела. Мы предположили, что она наиболее привлекательна для большинства симбионтов, и здесь будет наиболее высокая внутри- и межвидовая конкуренция. Косвенно это подтверждается тем, что именно здесь поселяются наиболее крупные виды симбионтов (креветки семейства Alpheidae, офиуры) и наиболее крупные особи некоторых видов (например, мизостомид *Muzostoma echinus* и полихет *P. crinoidicola*), тогда как более мелкие особи вынуждены занимать руки. Однако, наибольшее количество видов и особей симбионтов встречено на руках. Связано это с большой площадью данной зоны, а также видимо с тем, что это наиболее расчлененная зона, что позволяет обитателям соседних рук не контактировать друг с другом. В тоже время, руки – более открытая для внешних хищников, т.е. наиболее опасная зона, что накладывает отпечаток на внешнюю морфологию симбионтов. Именно здесь обитают виды, точно копирующие окраску хозяина, а зачастую и рельеф поверхности, тогда как среди обитающих на чашечке видов покровительственная окраска и мимикрия встречаются реже. Зона обитания накладывает свои ограничения на максимальное количество симбионтов на хозяине и, вероятно размер симбионтов.

#### 5.4.2. *Интенсивность и экстенсивность заселения.*

Полученные нами общие индексы заселенности лилий залива Нячанг (91% и 9 экз./хоз.) и залива Ханса (Новая Гвинея – 92,2% и 8,2 экз./хоз.) оказались близки, но существенно отличались от таковых в центральной части Большого Барьерного Рифа (56% и 2,7 экз./хоз.). Это вероятно объясняется географической близостью первых двух акваторий и удаленностью последней. Наши данные подтвердили высокую интенсивность заселения Comasteridae и низкую – Colobometridae (Deheyn et al., 2006), что вероятно связано с небольшими размерами колобометрид и их размещением на вершинах октокораллов. Интенсивность заселения зависит от вида и размера

хозяина, а также от размера симбионтов и особенностей их поведения. Так, для мелких мизостомид и полихет интенсивность заселения выше, чем для относительно крупных креветок, а крупные офиуры, занимающие полностью оральную поверхность чашечки, встречаются по одной особи на хозяине. Кроме того, практически все креветки территориальны и поселяются на хозяине парами (Deheyn et al., 2006; наши данные).

#### 5.4.3 Специфичность симбионтов.

Представления о специфичности симбионтов лилий весьма противоречивы. Так, некоторые авторы считают мизостомид широко специфичными симбионтами (Grygier, 1990), тогда как другие – напротив, узко специфичными (Deheyn et al, 2006). Для некоторых видов отмечена картина, когда в локальной точке вид проявляет высокий уровень специфичности, а данные для всего ареала обитания демонстрируют широкий круг хозяев (Grygier, 1990).

Все рассмотренные нами виды являются облигатными симбионтами морских лилий, однако уровень их специфичности различен. Большинство симбионтов предпочитает строго ограниченное число видов хозяев, а число видов-оппортунистов не велико. Широкий круг хозяев, при ограниченном числе предпочитаемых видов может объясняться миграцией симбионтов от одной особи хозяина к другой. Для некоторых видов это, по-видимому, норма (Eekhaut, 2006). При высокой конкуренции за хозяина более слабые и мелкие особи выселяются на другие менее удобные виды лилий.

#### 5.5. Факторы, влияющие на заселение морских лилий симбионтами.

Вопрос о влиянии различных факторов на заселение морских лилий симбионтами несколько раз поднимался в литературе (Zmarzly, 1984; Fabricius and Dale, 1993; Deheyn et al., 2006). Было показано, что географическая локализация в пределах исследованной акватории оказывает слабое влияние на заселение хозяев (Deheyn et al., 2006). В тоже время, с увеличением глубины интенсивность заселения падала (Zmarzly, 1984), а с увеличением плотности поселения хозяев – увеличивалась (Fabricius and Dale, 1993). Вероятно, на характер заселения влияет межвидовая конкуренция за пространство (Fishelson, 1974). Влияние размера хозяина на его заселение симбионтами интуитивно понятно и легко поддается измерению и анализу. Однако, существующие данные противоречивы. У ББР

размер хозяина положительно связан с численностью симбионтов (Fabricius and Dale, 1993), однако Дейен и др. (Deheyn, 2006), считают, что эту закономерность нельзя распространять на все таксоны симбионтов: она справедлива для креветок, но не для мизостомид. Наши данные для всей выборки согласуются с результатами Фабрициус и Дейла (Fabricius и Dale, 1993). Однако наблюдаемая зависимость не является линейной. Влияние поведения хозяина на заселение симбионтами менее очевидно, но можно предположить, что из-за влияния хищников у скрыто живущих видов фауна симбионтов будет богаче, а значение интенсивности заселения выше, чем у открыто обитающих видов хозяев. В целом это подтверждается нашими данными. Еще одним фактором, влияющим на заселенность, является вид хозяина. Об этом свидетельствует узкая специфичность ряда симбионтов и, в случае селективных симбионтов, – избирательность хозяина. Однако понятие «хозяин, как фактор» является комплексным. На параметры заселения может влиять морфология хозяина, его метаболиты, местообитание, тип активности, размеры и т.д. Это вопрос, требующий специального изучения.

Таким образом, заселенность хозяина симбионтами, определяется многими факторами, наиболее значимыми из которых являются размеры хозяина, вид хозяина, глубина местообитания, плотность поселения, его поведение, и, возможно, внутривидовые и межвидовые взаимодействия симбионтов. Влияние того или иного фактора может меняться: в зависимости от акватории и вида хозяина вес каждого фактора может увеличиваться или уменьшаться.

5.6. Комплекс симбионтов морских бесстебельчатых лилий залива Нячанг. Анализ характеристик заселения морских лилий и факторов, оказывающих влияние на эти характеристики, дает возможность говорить о формировании на лилиях сообщества, зависящего больше от параметров хозяина, чем от абиотических параметров среды.

Все виды симбионтов прошли более или менее длительную совместную эволюцию. Это подчеркивается сходством окраски симбионта и хозяина в большинстве случаев, наличием реакции поиска и распознавания хозяина, а также палеонтологическими данными. Вероятно эволюция многих видов симбионтов шла по пути специализации к узкому кругу хозяев, что может

объяснить высокое число видоспецифичных (моноксенных) симбионтов. Однако их количество несколько завышено за счет редких видов.

Совместное существование большого числа особей различных видов сопровождается топической конкуренцией, как межвидовой (ракообразные, офиуры и др.), так и внутривидовой (полихеты, мизостомиды, некоторые креветки). С одной стороны это приводит к более полному использованию поверхности тела хозяина. Разные виды симбионтов в силу особенностей биологии и размеров способны занимать различные зоны тела хозяина. При этом поверхность чашечки наиболее привлекательна для всех видов, и вероятно, именно в этой зоне проявляется самая жесткая конкуренция. Такие зоны как руки и пиннулы доступны ограниченному числу видов при большей площади, поэтому могут заселяться большим числом особей одного или немногих видов. В этих зонах находят временное убежище молодые особи различных видов (полихеты, мизостомиды, креветки), которые по мере роста вытесняются с хозяина более крупными конспецифичными особями и мигрируют в поисках свободных хозяев (полихеты, креветки). Именно этим можно объяснить тот факт, что число видов симбионтов использующих руки хозяина превышает число видов, занимающих чашечку.

С другой стороны, топическая конкуренция, возможно, приводит к хищничеству и каннибализму. Так взрослые полихеты охотятся на более мелких полихет и мизостомид, что косвенно подтверждается наличием прижизненных травм у молоди.

Взаимоотношения с хозяином у разных видов симбионтов различны. Паразитический образ жизни ведут брюхоногие моллюски, питающиеся за счет тканей хозяина. Гастропода *Goodingia varicosa* деформирует руки хозяина в такой степени, что зараженные руки не участвуют в фильтрации. Повреждения тканей хозяина, наносят цистообразующие мизостомиды. Отдельную большую группу образуют клептопаразиты, питающиеся из пищевых желобков хозяина. В нее входят все эктокомменсальные мизостомиды, мелкие полихеты, офиуры, и вероятно молодые особи креветок. Практически все они за исключением офиур занимают руки хозяина.

В целом на всех видах морских лилий формируется сходное по структуре сообщество симбионтов. Однако, параметры заселения симбионтами

различных видов хозяев варьируют. Они определяются целым спектром факторов, вес каждого из которых зависит от конкретных условий.

## ВЫВОДЫ

1. В фауне залива Нячанг выявлено 33 вида морских лилий, из которых 13 видов впервые отмечены у побережья Вьетнама и 5 видов в Южно-Китайском море. В фауне залива преобладают виды сем. Comasteridae, что характерно для фауны западной и центральной Пацифики.

2. Фауна симбионтов представлена 66 видами полихет, мизостомид, моллюсков, десятиногих ракообразных, офиур и рыб, из которых 40 видов впервые отмечены у побережья Вьетнама, 15 видов в Южно-Китайском море. Один вид полихет и 3 вида мизостомид – новые для науки. Среди симбионтов по числу видов преобладают мизостомиды и декаподы. Установлено, что это самая богатая региональная фауна кринобионтов в Мировом Океане.

3. Установлено, что среди морских лилий в заливе преобладают дневные открыто располагающиеся виды. Максимальное число видов морских лилий залива встречается в мористой части у островов Нок, Мун и Дунг на глубинах от 5 до 15 метров.

4. Общая экстенсивность заселения морских лилий симбионтами высока и составляет 91%. Она незначительно варьирует между видами лилий (от 86 до 100%), однако весьма значительно для разных таксонов симбионтов (от 9% для брюхоногих моллюсков до 67% для полихет). Интенсивность заселения морских лилий составила для всей выборки 9 особей на хозяина. Она варьировала между видами лилий (от 3 до 18), и для различных групп симбионтов (от 1 до 7).

5. По уровню специфичности наиболее многочисленными оказались селективные симбионты - 38 видов, видоспецифичных симбионтов выявлено 25 видов, и оппортунистов – 3 вида.

6. Выявлено влияние размера хозяина и его положения на субстрате на интенсивность заселения симбионтами: с увеличением размера хозяина возрастает интенсивность заселения его симбионтами, при сходных размерах интенсивность заселения выше у дневных скрытообитающих видов.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Мехова Е.С., Бритаев Т.А. Фауна морских бесстебельчатых лилий южного Вьетнама и их симбионты. // Бюллетень МОИП, отдел геологический, Т. 82, №2, 2007. – С. 85.
2. Мехова Е.С. Фауна симбионтов морских бесстебельчатых лилий южного Вьетнама // Материалы конференции молодых сотрудников и аспирантов Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова. Москва. 10-11 апреля . 2008. – С. 121-128.
3. Мехова Е.С. Реакция распознавания хозяина у галатеиды *Allogalatea elegans* (Decapoda: Galatheidae) // Тезисы докладов X съезда гидробиологического общества при РАН. Владивосток, 28 сентября – 2 октября 2009. – С. 115.
4. Т.А. Britayev, E.S. Mehova. Diversity assessment of crinoids and their symbionts in the Bay of Nhatrang, Vietnam. // *Organisms Diversity and Evolution*, Vol. 11, 2011. (в печати)
5. Е.С. Мехова, Т.А. Бритаев. Фауна морских бесстебельчатых лилий (Crinoidea: Comatulida) залива Нячанг (южный Вьетнам). // Палеонтологический журнал, 2011. (в печати)