

УДК 591.557+57.041

## СТРУКТУРА И ИЗМЕНЧИВОСТЬ СИМБИОТИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ АССОЦИИРОВАННЫХ С МОРСКИМИ ЛИЛИЯМИ *HIMEROMETRA ROBUSTIPINNA*

© 2016 г. Т. А. Бритаев, Л. Ф. Бекшенева, Ю. В. Деарт, Е. С. Мехова

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва

e-mail: britayev@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.10.2015 г.

После доработки 19.05.2016 г.

Рассмотрено влияние географического положения и локальных условий на состав и обилие симбиотических сообществ (СС), ассоциированных с морскими лилиями *Himerometra robustipinna*. Сравниваются 2 акватории у побережья Вьетнама (залив Нячанг и архипелаг Антхой), залив Ханса (Папуа Новая Гвинея) [13] и Большой Барьерный Риф (Австралия) [14]. Выявлено сходство по вкладу основных таксонов в состав СС между географически удаленными акваториями: заливом Нячанг, заливом Ханса и Большим Барьерным Рифом (ББР) и значительное различие между двумя акваториями Вьетнама. Предполагаемая причина различий в структуре СС этих акваторий, не их географическое положение, а условия среды обитания, более стабильные в мористой части залива Нячанг и менее стабильные у архипелага Антхой. По обилию симбионтов акватории побережья Вьетнама сходны между собой и резко отличаются от залива Ханса и ББР. Предполагается, что фактор, регулирующий численность симбионтов — их выедание хищными рыбами. Низкая в зоне активного прибрежного рыболовства численность рыб (побережье Вьетнама) позволяет существовать СС с высоким обилием. В заливе Ханса и ББР, где пресс рыболовства минимален, высокая численность хищников приводит к низкому обилию симбионтов.

DOI: 10.7868/S0030157416050038

### ВВЕДЕНИЕ

Симбиотические ассоциации между морскими беспозвоночными в качестве хозяев и специализированными беспозвоночными или рыбами широко распространены в морских экосистемах, особенно на коралловых рифах [16]. Большинство симбионтов хорошо приспособлены к обитанию на хозяине, взаимодействуют друг с другом и частично изолированы от внешних факторов, что позволяет рассматривать их, как небольшие сообщества [15, 17, 32]. Структура симбиотических сообществ (СС) зависит как от свойств организма-хозяина, так и от характеристик окружающей среды [17, 21, 30]. Также она может зависеть от географической удаленности популяций хозяина. Будут ли симбиотические сообщества из далеко расположенных друг от друга областей различаться в большей степени, чем сообщества в пределах одной области? Проверка этого предположения может быть выполнена на широко распространенном виде хозяев, с которым ассоциированы многочисленные и разнообразные симбионты.

По высокому разнообразию и численности симбионтов выделяются сообщества, ассоцииро-

ванные с губками и ветвистыми склерактиниевыми кораллами. На одном хозяине могут обитать несколько десятков и даже сотен особей [36, 29, 12] и десятки видов [4, 28, 22]. По разнообразию фауны им практически не уступают сообщества, ассоциированные с тропическими бесстебельчатыми морскими лилиями отряда Comatulida [14, 18, 8], которые и выбраны нами для проверки этого предположения.

Морские лилии — коматулиды, группа иглокожих животных, распространенная по всей акватории Мирового Океана, но достигающая наибольшего разнообразия в сублиторали Индо-Вест-Пацифики, где сосредоточено более половины всех известных видов [25]. Коматулиды заселены богатой фауной макросимбионтов, включающей мизостомид, полихет, моллюсков, крабов, креветок, офиур и рыб [34, 3, 13]. Особенностью фауны симбионтов коматулид является их облигатность и специфичность. Неспецифичные симбионты на лилиях, в отличие от кораллов и губок, либо отсутствуют, либо их роль в структуре СС незначительна [14, 13, 8]. Состав симбионтов отдельных видов морских лилий неплохо изучен для ряда районов Индо-Вест-Пацифики [15, 27, 14, 13, 18].

В настоящее время наиболее высокое разнообразие фауны, ассоциированной с морскими лилиями, отмечено в заливе Нячанг центрального Вьетнама, где зарегистрировано около 70 видов симбионтов [8].

Результаты исследований экологических и географических факторов, влияющих на структуру симбиотических сообществ, ассоциированных с лилиями, немногочисленны и весьма противоречивы [34, 14, 13]. Предполагается, что географическая удаленность популяций хозяев оказывает меньшее влияние на структуру сообществ симбионтов, чем другие факторы [13]. Однако специальных исследований изменчивости симбиотических сообществ в зависимости от расстояния между их местообитаниями и локальных экологических условий не проводили.

Целью данной работы является оценка влияния географического положения и локальных условий на состав и обилие симбиотических сообществ, ассоциированных с морскими лилиями.

В качестве объекта исследований нами выбран вид *Himerometra robustipinna* (Carpenter, 1881), который населяет тропические прибрежные воды Тихого и Индийского океанов. Это дневной, открыто располагающийся на валунах и скалах вид, активный в дневное время суток [23]. В состав фауны симбионтов *H. robustipinna* в заливе Нячанг входят 11 видов животных, более половины из которых – десятиногие ракообразные [23].

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Описание районов исследования.** Для ответа на поставленный вопрос были выбраны четыре акватории. Две из них расположены относительно недалеко друг от друга на побережье Вьетнама: залив Нячанг и архипелаг Антхой (рис. 1). Здесь материал был собран и обработан нами. Две другие акватории были удалены от побережья Вьетнама на значительное расстояние: это центральная часть Большого Барьерного Рифа (Австралия) и залив Ханса (Папуа Новая Гвинея). В этом случае, для сравнения были использованы данные опубликованные ранее [14, 13].

Залив Нячанг располагается в южной части побережья Вьетнама. Максимальные глубины в мористой части залива до 200 м. Основные сезонные изменения связаны с количеством осадков, которые вместе с речными водами распресняют воду верхнего горизонта в сезон дождей в прибрежной части залива и выносят осадки [2]. Однако в мористой части воздействие этих факторов снижается. Значительное влияние на экосистему залива оказывает интенсивный вылов рыб всех трофических групп [35, 33].

Архипелаг Антхой расположен в восточной части Сиамского залива примерно в 630 км по пря-

мой к юго-западу от Нячанга и около 900 км вдоль береговой линии. Для акватории, в которой расположен архипелаг, характерны высокая концентрация взвеси (более 100 мг/л), растворенной органики (до 4.4 мг/л) и сезонное снижение солености до 30.06‰, что создает специфические условия для обитающих здесь организмов [20]. Важным антропогенным фактором, влияющим на сообщества архипелага, является рыболовство (наши наблюдения).

Исследованный участок Большого Барьерного Рифа (ББР) расположен между 15°10' и 18°50' ю.ш. на расстоянии 5200–5500 км к юго-востоку от Нячанга и Антхой соответственно. Данная акватория входит в состав национального парка Большой Барьерный Риф, на которой рыболовство запрещено. Для нее характерны слабое влияние речного стока, низкая концентрация взвеси, растворенной органики и низкий уровень антропогенного воздействия.

Залив Ханса расположен на северо-восточном побережье острова Новая Гвинея в 4400–4800 км к востоку от Нячанга и Антхой и 1200–1700 км к северу от ББР. Влияние речного стока на акваторию бухты незначительно, концентрация взвеси и уровень растворенной органики низкие. На берегу бухты находится одна небольшая деревня. Антропогенное воздействие практически отсутствует. Рыболовство ограничено выловом для собственного потребления местных жителей (Ю.И. Кантор, личное сообщение).

**Сбор и лабораторная обработка материала.** Морские лилии *H. robustipinna* были собраны в заливе Нячанг в 2009 г. с глубины 3–10 м (20 особей) и у архипелага Антхой в 2012 г. с глубин 10–15 м (18 особей). Сборы проводили с помощью легкого водолазного снаряжения. Одна проба представляет собой одну морскую лилию с симбионтами. Чтобы избежать потери симбионтов и повреждения рук морские лилии под водой помещались по одной в пластиковый зип-пакет. На борту судна их вместе с симбионтами фиксировали 70% раствором этанола.

В лаборатории подсчитывали число рук лилий и под биноклем собирали симбионтов. Симбионтов рассортировывали по крупным таксономическим группам, а затем определяли. Для определения десятиногих ракообразных использовали работы [9, 10, 5 и 11], полихет – [7]. Порцелланида была определена д-ром Вердингом (B. Werding, Institute für Tierökologie und Spezielle Zoologie der Justus-Liebig-Universität Giessen, Germany), офиура – А. Мартыновым (Зоологический музей МГУ). Симбиотические копеподы и гидроиды не были определены и не использовались при анализе материала.

**Сравнение сообществ, ассоциированных с лилиями.** Из опубликованных данных по структуре СС,



**Рис. 1.** Карта – схема расположения исследованных акваторий. Побережье Вьетнама (архипелаг Антхой и залив Нячанг), залив Ханса (Папуа Новая Гвинея), ББР – Большой Барьерный Риф (Австралия).

ассоциированных с лилиями ББР и залива Ханса мы могли извлечь два индекса: это индекс доминирования основных таксонов симбионтов (процентное отношение числа всех особей данной группы к числу особей всех групп) и интенсивность заселения (отношение общего числа симбионтов к количеству исследованных хозяев). Эти индексы использовали при сравнении структуры СС во всех четырех исследованных акваториях. При сравнении СС лилий Нячанга и Антхоя дополнительно использованы и другие индексы: экстенсивность заселения (отношение количества хозяев, заселенных симбионтами ко всем исследованным хозяевам), экологическая интенсивность заселения – среднее число особей симбионтов на одном заселенном хозяине, видовое

разнообразие – общее количество видов-симбионтов в ассоциации и, видовое богатство – среднее число видов симбионтов на одном хозяине.

Кроме того, для этих акваторий, мы рассматриваем соотношение размеров хозяев и глубины местообитания в качестве независимых переменных с видовым богатством и интенсивностью заселения. В качестве показателя размеров лилий мы использовали число рук. Для оценки связи между параметрами заселения использовали коэффициент линейной корреляции Пирсона и коэффициент ранговой корреляции Спирмена (т.к. число видов и число особей – дискретные величины). Для оценки нормальности использовали критерий Шапиро-Вилка. Для сравнения среднего числа видов и особей на хозяина использовали

**Таблица 1.** Симбионты лилий *H. robustipinna* из залива Нячанг и архипелага Антхой

Вид симбионта	Экстенсивность, 100%		Экологическая интенсивность	
	Нячанг	Антхой	Нячанг	Антхой
<i>Hololepidella laingensis</i>	0	28	0	1.4
<i>Paradyte crinoidicola</i>	100	0	4	0
<i>Нупомызостома</i> sp.	5	0	1	0
<i>Myzostoma fissum</i>	0	100	0	10.4
<i>Myzostomida</i> gen. sp.	10	0	1	0
<i>Allogalatea elegans</i>	25	0	1.6	0
<i>Allogalatea inermis</i>	90	0	3.0	0
<i>Amphipoda</i> gen. sp. 1	25	0	1.7	0
<i>Amphipoda</i> gen. sp. 2	10	0	1.5	0
<i>Galathea</i> sp.	0	11	0	1.0
<i>Lissoporcellana</i> sp.	0	50	0	1.9
<i>Palaemonella pottsi</i>	85	0	2.7	0
<i>Periclimenes commensalis</i>	0	72	0	3.7
<i>Pontoniopsis comanthi</i>	40	0	3.0	0
<i>Annulobalcis vinarius</i>	20	0	1.8	0
<i>Curveulima</i> sp.	5	0	4.0	0
<i>Gymnolophus obscura</i>	25	0	1.0	0
<i>Ophiactidae</i> gen. sp.	0	11	0	1.0
<i>Discotrema crinophilum</i>	5	0	1.0	0

критерий Стьюдента (t-test). Статистические расчеты проводились при помощи программ Statistica 6.0 и PAST 2.17.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

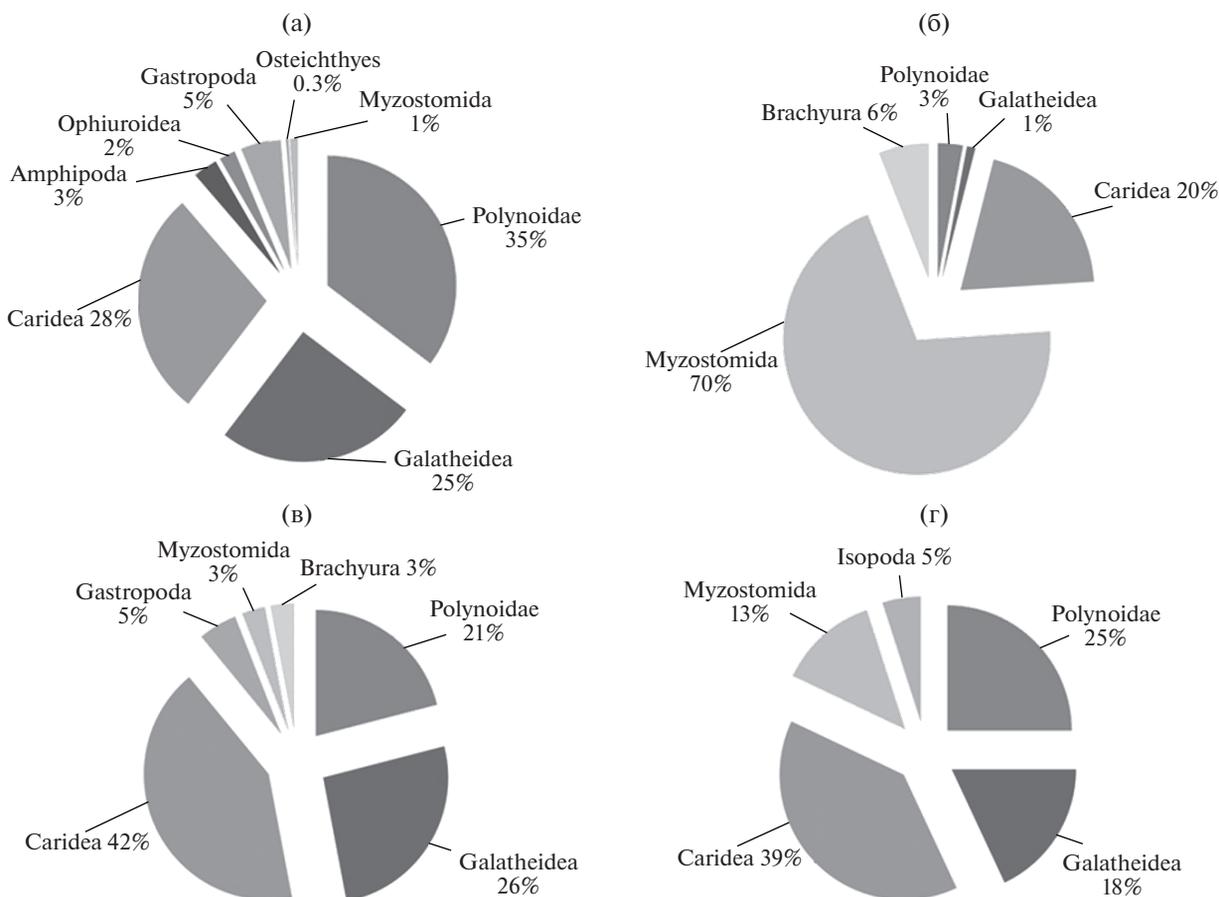
**Таксономический состав сообществ симбионтов лилий Нячанга и Антхой.** На морских лилиях *H. robustipinna* нами обнаружено 19 видов симбионтов, относящихся к 7 классам животного царства: Polychaeta – 5 видов, Gastropoda – 2 вида, Malacostraca – 9 видов, Ophiuroidea – 2 вида, Actinopterygii – 1 вид (табл. 1).

Более разнообразна фауна симбионтов лилий *H. robustipinna* в заливе Нячанг – 13 видов. У архипелага Антхой обнаружено всего 6 видов симбионтов. Видовой состав исследованных сообществ оказался различным, общие виды отсутствуют (табл. 1). Среди животных, обнаруженных в наших пробах, 1 вид, порцелланида *Lissoporcellana* sp., впервые отмечен в качестве симбионтов морских лилий. 6 видов: галлообразующая *Myzostoma* sp., моллюск *Curveulima* sp., галатеида *Allogalatea inermis* Cabezas, Macpherson, Machordom, 2011, галатеида *Allogalatea* sp., *Amphipoda* gen. sp. 1 и *Amphipoda* gen. sp. 2 – новые для симбионтов лилий Вьетнама и 3 вида, полихеты *Hololepidella laingensis* Britayev, Doignon, Eeckhaut, 1999, *Myzos-*

*toma fissum* Graff, 1884 и рыба *Discotrema crinophilum* Briggs, 1976 – на морских лилиях *H. robustipinna*.

**Сравнение структуры СС лилий залива Нячанг, архипелага Антхой, залива Ханса и ББР.** Сравнение вклада основных таксонов в общую численность симбионтов показывает, что СС географически удаленные друг от друга: залива Нячанга, залива Ханса и ББР близки другу к другу (рис. 2). В них доминируют каридные креветки, галатеиды и полихеты-полиноиды (82–89% от общей численности). Тогда как СС архипелага Антхой резко отличаются от прочих акваторий преобладанием полихет–мизостомид (79% от численности всех симбионтов). Напротив, показатели интенсивности заселения лилий Антхой и Нячанга оказались близки (различия недостоверны, t-test,  $p = 0.4$ , табл. 2) и примерно в два раза превышали таковые в заливе Ханса и ББР (табл. 2).

Полученные нами данные позволяют провести сравнение структуры СС Нячанга и Антхой с использованием дополнительных индексов. Среднее число видов симбионтов на одного хозяина (видовое богатство) значимо выше в заливе Нячанг, чем у архипелага Антхой (4.35 и 2.70 соответственно, t-test,  $p = 0.001$ , рис. 3), что соответствует различиям в разнообразии фауны симбионтов этих районов (табл. 1).



**Рис. 2.** Вклад основных таксонов симбионтов, ассоциированных с морскими лилиями *H. robustipinna* (%): (а) – залив Нячанг, (б) – архипелаг Антхой (Южно-Китайское море), (в) – залив Ханса (Папуа Новая Гвинея), (г) – Большой Барьерный риф.

В заливе Нячанг максимальная экологическая интенсивность заселения отмечена у полихет *Paradyte crinoidicola* (Potts, 1910) (4.0 экз/хоз.), за ней следуют галатеиды *A. inermis* (3.0 экз/хоз.), креветки *Pontoniopsis comanthi* (Borradaile, 1915) – (3.0 экз/хоз.) и *Palaemonella pottsii* (Borradaile, 1915) (2.7 экз/хоз.). Высокая интенсивность заселения лилий Антхой обусловлена высокой численностью мизостомид *M. fissum* (средняя – 10.3 экз/хоз.). Значение этого индекса для следующего по численности вида симбионтов, креветки *Periclimenes commensalis* (Borradaile, 1915) существенно ниже –

3.7 экз/хоз. Интенсивность заселения лилий другими симбионтами в обеих акваториях не превышала 2 экз/хоз. (табл. 1).

Экстенсивность заселения и в заливе Нячанг и у архипелага Антхой составляла 100%. Для представителей разных таксонов этот показатель в заливе Нячанг варьировал от 5 до 100% (табл. 1). Максимальные значения экстенсивности отмечены для полихеты *P. crinoidicola* (100%), галатеиды *A. inermis* (90%) и креветки *P. pottsii* (85%). Экстенсивность заселения лилий Антхой разными видами симбионтов варьирует от 11 до 100%.

**Таблица 2.** Сравнение интенсивности заселения лилий симбионтами в четырех акваториях тропической Пацифики

Акватория	Среднее число симбионтов на одном заселенном хозяине, экз	Источник
Залив Нячанг (Вьетнам)	11.7	Наши данные
Архипелаг Антхой, Вьетнам	14.9	Наши данные
Залив Ханса ПНГ	6.30	Deheyn et al., 2006
ББР, Австралия	7.36	Fabricius, Dale, 1993

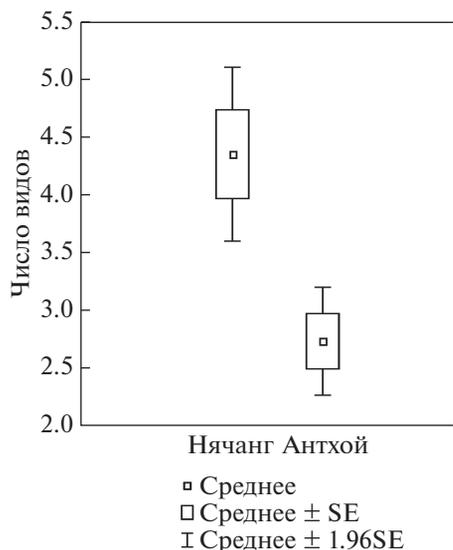


Рис. 3. Видовое богатство симбионтов (среднее число видов на одного хозяина) лилий *Himerometra robustipinna* в заливе Нячанг и у архипелага Антхой.

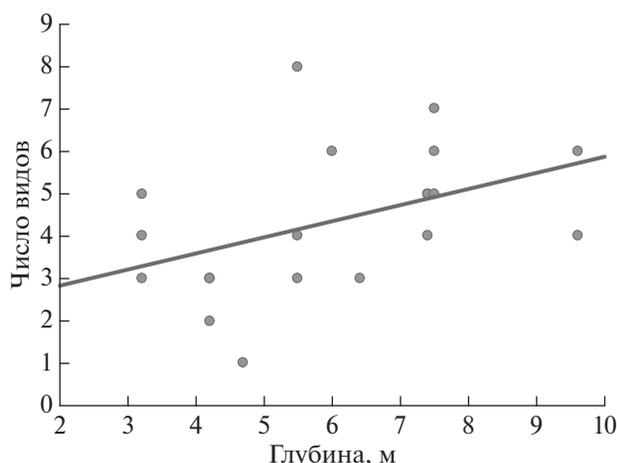


Рис. 4. Глубина обитания и видовое богатство симбиотических сообществ *H. robustipinna* ( $r = 0.4364$ ;  $p = 0.0544$ ).

Максимальные значения этого индекса отмечены для мизостомиды *M. fissum* (100%), креветки *P. commensalis* (72%) и крабоида *Lissoporcellana* sp. (50%) (табл. 1).

**Влияние размера хозяина и глубины на видовое богатство и обилие симбионтов.** Средние размеры (число рук) морских лилий *H. robustipinna* из залива Нячанг и архипелага Антхой достоверно не отличались ( $47 \pm 6$  и  $40 \pm 7$  соответственно t-test).

Связь между размерами и видовым богатством, а также между размерами хозяев и обилием симбионтов ( $r = 0.01$ ,  $p = 0.95$ , и  $r = 0.3$ ,  $p = 0.17$  соответственно) отсутствует. В то же время в заливе

Нячанг установлена достоверная положительная корреляция средней силы между разнообразием симбионтов и глубиной ( $r = 0.4364$ ;  $p = 0.05$ ) (рис. 4), при этом, достоверная корреляция между глубиной и обилием отсутствовала ( $r = 0.2623$ ;  $p = 0.2639$ ).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

**Причины различий в структуре симбиотических сообществ лилий из разных акваторий Тропической Пацифики.** Полученные нами результаты подтверждают предположение о том, что географическая удаленность популяций хозяев оказывает незначительное влияние на структуру СС. Действительно, такие удаленные друг от друга акватории, как залив Нячанг (Вьетнам), залив Ханса (ПНГ) и ББР (Австралия) оказались сходными по вкладу основных таксонов в состав СС (рис. 2). Напротив, лилии Антхой (Вьетнам) значительно отличаются по этому показателю, как от близко расположенной акватории Нячанга, так и от удаленных акваторий, залива Ханса и ББР.

Нячанг и Антхой резко расходятся и по другому показателю – видовому разнообразию (табл. 1). У нас нет точных данных по видовому составу симбионтов *H. robustipinna* из залива Ханса и ББР, но на уровне семейств [14, 13] они существенно ближе друг к другу и к Нячангу, чем к Антхою.

Вероятно, причина такой ситуации кроется не в географическом положении, а в условиях среды обитания. Для мелководного Сиамского залива, в котором расположен архипелаг Антхой, характерны нестабильные условия: значительное сезонное воздействие пресноводного стока, высокий уровень эвтрофикации и седиментации. Известно, что изменчивые условия среды являются мощным фактором, снижающим видовое разнообразие и приводящим к формированию монодоминантных сообществ [31, 19]. Действительно в стабильных условиях залива Нячанг видовое богатство (рис. 4) и разнообразие симбионтов значимо выше (табл. 1), чем у архипелага Антхой. Высокое разнообразие СС Нячанга сопровождается отсутствием выраженных видов доминантов, тогда как в Антхое резко доминирует один вид – мизостомиды *M. fissum* (табл. 1).

Нестабильные условия среды могут препятствовать формированию специализированной и высоко конкурентной фауны облигатных симбионтов, в отсутствие которой освободившиеся микробиотопы будут осваиваться симбионтами-оппортунистами и неспециализированными видами симбионтов. Действительно, большинство симбионтов лилий Нячанга (85%) – специализированные симбионты [23], тогда как, в Антхое, на фоне сокращения разнообразия фауны, доля специализированных симбионтов в ее составе снижается (50%).

Высокая численность мизостомид в СС Антхоя возможно связана с выпадением из их состава полихеты — полиноиды *P. crinoidicola*. Вспомним, что этот вид имеет в заливе Нячанг самый высокий показатель обилия (4.0 экз/хоз.). На других видах лилий отмечена достоверная отрицательная связь между присутствием полихет *P. crinoidicola* и мизостомид в заливе Нячанг (Ю.В. Деарт, Е.С. Мехова, неопубликованные наблюдения), что вероятно связано с питанием полиноид мизостомидами. Поэтому можно предположить, что высокая численность и 100% заселенность мизостомидами лилий Антхоя связана с отсутствием хищников — полихет, которые контролируют их численность.

Интересно, что по другому важному показателю структуры СС, обилию симбионтов (средняя интенсивность заселения), акватории побережья Вьетнама (Нячанг и Антхой) сходны между собой и резко отличаются от лилий залива Ханса (ПНГ) и ББР (Австралия, табл. 2), что позволяет предполагать существование общего фактора, влияющего на обилие симбионтов. На наш взгляд, таким фактором является численность рыб — бентофагов. Прямые наблюдения за питанием рыб симбионтами отсутствуют. В то же время есть наблюдения о нападении рыб на лилий [15, 26], в результате которых руки лилии травмируются. Лилии с признаками регенерации травмированных рук часто встречаются, как в современных морях, так и в палеонтологических отложениях [26, 6]. Однако, известно, что морские лилии либо малопривлекательны, как пищевые объекты для рыб, либо обладают отталкивающими вкусовыми свойствами (детеррентны), тогда как большинство симбионтов съедобны и высоко привлекательны [1]. Вероятно, травмы являются не результатом питания рыб лилиями, а побочным эффектом нападения рыб на симбионтов, а их высокая частота — свидетельствует об интенсивном прессе хищных рыб на симбионтов. Поэтому, там, где рыб много, численность симбионтов должна быть низкой и наоборот.

В прибрежных водах Вьетнама ведется интенсивное рыболовство, приведшее к перелову основных экологических групп прибрежных рыб [35, 33]. В то же время в заливе Ханса и ББР пресс рыболовства незначителен. Эти данные, позволяют предполагать, что высокая численность симбионтов лилий у побережья Вьетнама связана с низкой численностью питающихся ими рыб, а их низкая численность в заливе Ханса и ББР — с высокой численностью рыб, то есть, с интенсивным прессом хищников.

На видовой состав и структуру сообществ, ассоциированных с лилиями, помимо рассмотренных выше, могут влиять и другие факторы, например, плотность поселения хозяев [14], разме-

ры хозяина [14, 13], глубина обитания [34, 3]. На нашем материале не выявлено влияния размеров хозяина ни на видовой состав, ни на численность симбионтов, в пределах исследованного размерного диапазона хозяев. Отсутствует связь между глубиной обитания лилий и обилием симбионтов. В то же время установлено, что в Нячанге с глубиной увеличивается видовое богатство (число видов на одного хозяина). Однако лилии в Антхое обитали на большей глубине, чем в Нячанге, а видовое богатство их симбионтов было не выше, как можно было бы ожидать исходя из этих данных, а ниже. Поэтому в рамках данного сравнения эти факторы можно игнорировать, а в качестве основных считать стабильность условий внешней среды (сезонное воздействие пресноводного стока, высокий уровень эвтрофикации и седиментации) и антропогенное воздействие (пресс рыболовства).

**Разнообразие и таксономический состав симбионтов.** Вопреки ожиданиям, состав сообществ, ассоциированных с лилиями *H. robustipinna* из относительно близко расположенных залива Нячанга и архипелага Антхой оказался различным, общие виды не встречены. Фауна симбионтов Антхоя обеднена (всего 6 видов). Кроме того, в ее составе всего 50% видов (*H. laingensis*, *M. fissum* и *P. commensalis*) — известных, как специализированные симбионты морских лилий [8]. Учитывая, что в других акваториях, подавляющее большинство симбионтов — специализированы и облигатны, такая ситуация представляется необычной.

Наши данные увеличивают число симбионтов, ассоциированных с *H. robustipinna* в заливе Нячанг до 17 видов, а с учетом симбионтов, найденных в районе архипелага Антхой, до 22. Эти данные позволяют рассматривать симбиотическое сообщество *H. robustipinna*, как одно из самых богатых видами симбиотических сообществ. Для сравнения отметим, что в заливе Нячанг наиболее богатым симбионтами является сообщество, ассоциированное с комастеридой *Comaster nobilis* (Carpenter, 1884) — 20 видов [8]. Однако выявленное высокое разнообразие симбионтов *H. robustipinna* связано, на наш взгляд, не столько с особенностями этого хозяина, сколько со значительным объемом выборки и включением в ее состав сборов из различных районов Вьетнама.

На лилиях *H. robustipinna* Вьетнама нами отмечено 7 видов симбионтов, новых для фауны Вьетнама. Из них, только один — *A. inermis* определен до уровня вида. Его появление связано с изменениями структуры широко распространенного, поликсенного симбионта морских лилий *Allogalatea elegans*. Недавно в составе этого вида было обнаружено 4 вида — двойника [11], два из которых, *A. elegans* и *A. inermis* есть в наших пробах. *Allogalatea* sp. отличается от других видов рода, отме-

ченных на морских лилиях и, его таксономический статус требует уточнения. Остальные виды, порцелланида *Lissoporcecellana* sp., галлообразующая *Myzostoma* sp., моллюск *Curveulima* sp., *Amphipoda* gen. sp. 1 и *Amphipoda* gen. sp. 2 определены до уровня рода и выше. *Lissoporcecellana* sp. и галлообразующая мизостома, вероятно являются новыми видами. Моллюски *Curveulima* ssp. были ранее отмечены на морских лилиях Большого Барьерного Рифа [14]. Их биология не известна, а таксономическая принадлежность требует специального исследования. Этот вид относится к сем. Eulimidae, которое объединяет специализированных симбионтов иглокожих, что позволяет предполагать его специфичность по отношению к хозяевам. В предыдущих исследованиях амфиподы не были встречены ни на одном из 33 видов бесстельчатых лилий залива Нячанг. Однако, известны их единичные находки с лилий залива Халонг и восточного побережья Австралии [24, 14]. Можно предположить, что они — факультативные симбионты, способные вести свободный образ жизни.

Кроме того, 3 вида, полихеты *H. laingensis*, *M. fissum* и рыба *D. crinophilum* впервые отмечены в качестве симбионтов *H. robustipinna*. Полихета *H. laingensis* в заливе Нячанг была ранее отмечена только на одном виде лилий, *Lamprometra palmata* (Müller, 1841), но многочисленна на лилиях залива Халонг [24]. *M. fissum* обычна в заливе на разных видах лилий сем. Mariametridae [23]. Специализированный симбионт лилий, рыба *D. crinophilum*, ранее также была отмечена в заливе на лилиях *Phanogenia gracilis* (Hartlaub, 1890) [8].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ранее, было показано, что разнообразие симбионтов мало изменяется в зависимости от географического положения в пределах одного залива [13]. Вопреки ожиданиям, нами установлено, что относительно близко расположенные друг от друга акватории Нячанг и Антхой отличаются по вкладу основных таксонов в состав симбиотических сообществ и видовому составу значительно сильнее, чем такие удаленные друг от друга акватории, как Нячанг, залив Ханса (ПНГ) и ББР (Австралия). Вероятная причина этого кроется не в географическом положении, а в условиях среды обитания. Если для стабильных условий залива Нячанг характерны богатые видами СС, без выраженного доминирования и состоящие из специализированных облигатных видов, то в нестабильных условиях среды у архипелага Антхой (сезонное воздействие пресноводного стока, высокий уровень эвтрофикации и седиментации) разнообразие СС низкое, есть выраженное доминирование, высок вклад в их состав не специализированных видов. Другой важный фактор, регулирующий структуру СС морских лилий — пресс

хищников, контролирующих численность симбионтов лилий. Вероятно, этот фактор объясняет высокую численность симбионтов у побережья Вьетнама, в зоне активного прибрежного рыболовства, снижающего численность потенциальных хищников, и низкую в заливе Ханса (ПНГ) и ББР (Австралия), где пресс рыболовства минимален.

Полученные нами результаты ставят вопросы о разной уязвимости к нестабильным условиям среды, с одной стороны хозяев и симбионтов, с другой — специализированных и неспециализированных симбионтов, а также о том, какая фаза жизненного цикла, пелагическая или симбиотическая более чувствительна к воздействию неблагоприятных факторов? Ответы на эти вопросы, которые позволили бы понять основные механизмы формирования СС является задачей будущих исследований.

Авторы благодарят Чан Тхань Лан и О.В. Савинкина за помощь при сборе материала у архипелага Антхой и В.Н. Михеева за обсуждение и конструктивные советы при подготовке публикации. Сбор материала выполнен при организационной поддержке Российско-Вьетнамского тропического центра.

Первичная обработка материала поддержана РФФИ, грант № 14-04-32153 (Е.С. Мехова и Л.Ф. Бекшенева), анализ материалов и подготовка публикации — РНФ, грант № 14-14-01179 (Т.А. Бритаев и Ю.В. Деарт).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Касумян А.О., Тинькова Т.В., Исаева О.М. и др. Вкусная детергентность у морских тропических гидробионтов для химической защиты от рыб // Поведение рыб. Материалы докладов V Всероссийской конференции. 8–9 ноября 2014 г., Борок, Россия. Кострома: Костромской печатный дом, 2014. С. 101–106.
2. Особенности структуры и функционирования прибрежных планктонных сообществ Южно-Китайского моря (на примере планктонных сообществ залива Нячанг) / Под ред. Павлова Д.С. и др. М.: ГЕОС, 2006. 280 с.
3. Чесунов А.В., Бритаев Т.А., Ларионов В.В. и др. О комменсалах некоторых морских лилий Мальдивских островов // Симбиоз у морских животных. Москва: ИПЭЭ АН СССР, 1989. С. 165–191.
4. Abele L.G., Patton W.K. The size of coral heads and the community biology of associated decapod crustaceans // J. of Biogeography. 1976. № 3. P. 35–47.
5. Baba K. Chirostyliid and galatheid crustaceans (Decapoda: Anomura) of the "Albatross" Philippine Expedition, 1907–1910 // Researches on Crustacea Special Number. 1988. № 2. P. 1–203.
6. Baumiller T.K., Salamon M., Gorzelak P. et al. Benthic predation drove early Mesozoic crinoid radiation //

- Proceedings of the National Academy of Sciences USA. 2010. V. 107. P. 5893–5896.
7. *Britayev T.A., Doignon G., Eeckhaut I.* Symbiotic polychaetes from Papua New Guinea associated with echinoderms, with descriptions of three new species // *Cahiers de Biologie Marine*. 1999. V. 40. P. 359–374.
  8. *Britayev T.A., Mekhova E.S.* Assessment of hidden diversity of crinoids and their symbionts in the Bay of Nhatrang, Vietnam // *Organisms Diversity and Evolution*. 2011. V. 11. № 4. P. 275–285.
  9. *Bruce A.J.* Decapod Crustacea: Pontoniinae // *Results of the Musorstom Expedition*. 1976. P. 189–215.
  10. *Bruce A.J.* The shrimps associated with Indo-West Pacific echinoderms, with the description of a new species in the genus *Periclimenes* Costa, 1844 (Crustacea: Pontoniinae) // *Australian Museum Memoirs*. 1982. V. 16. P. 191–216.
  11. *Cabezas P., Macpherson E., Machordom A.* *Allogalathea* (Decapoda: Galatheidae): a monospecific genus of squat lobster? // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2011. V. 162. P. 245–270.
  12. *Coles S.L.* Species diversity of decapods associated with living and dead reef coral *Pocillopora meandrina* // *Marine Ecology Progress Series*. 1980. Ser. 2. P. 281–291.
  13. *Deheyn D., Lyskin S.A., Eeckhaut I.* Assemblages of symbionts in tropical shallow-water crinoids and assessment of symbionts' host-specificity // *Symbiosis*. 2006. V. 42. P. 161–168.
  14. *Fabricius K.E., Dale M.B.* Multispecies associations of symbionts on shallow water crinoids of the central Great Barrier Reef // *Coenoses*. 1993. Vol. 8. P. 41–52.
  15. *Fishelson L.* Ecology of the northern Red Sea crinoids and their Epi- and Endozoic fauna // *Marine Biology*. 1974. V. 26. P. 183–192.
  16. *Goldberg W.M.* *The Biology of Reefs and Reef Organisms*. Chicago: The University of Chicago Press, 2013. 401 p.
  17. *Gotelli N.J., Abele L.G.* Community patterns of coral-associated decapods // *Marine Ecology Progress Series*. 1983. Ser. 13. P. 131–139.
  18. *Huang H.D., Rittschof D., Jeng M.S.* Multispecies associations of macrosymbionts on the comatulid crinoid *Comanthina schlegeli* (Carpenter) in southern Taiwan // *Symbiosis*. 2005. V. 39. P. 47–51.
  19. *Kolasa J., Hewitt C.L., Drake J.A.* Rapoport's rule: an explanation or a byproduct of the latitudinal gradient in species richness? // *Biodiversity and Conservation*. 1998. V. 7. P. 1447–1455.
  20. *Latypov Yu.Ya.* Macrobenthos Communities on Reefs of the An Thoi Archipelago of the South China Sea // *Russian Journal of Marine Biology*. 2000. V. 26. № 1. P. 18–21.
  21. *Lewis J.B., Snelgrove P.V.R.* Corallum morphology and composition of crustacean cryptofauna of the hermatypic coral *Madracis mirabilis* // *Marine Biology*. 1990. V. 106. P. 267–272.
  22. *MacDonald K.S., Rios R., Daffy J.E.* Biodiversity, host specificity, and dominance by eusocial species among sponge-dwelling alpheid shrimp on the Belize Barrier Reef // *Diversity and Distributions*. 2006. V. 12. P. 165–178.
  23. *Mekhova E.S., Britayev T.A.* Feather star (Crinoidea, Comatulida) of Nhatrang Bay, Vietnam: fauna, habitat and symbionts // *Benthic fauna of the Bay of Nhatrang, Southern Vietnam*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd, 2012. V. 2. P. 447–474.
  24. *Mekhova E.S., Britayev T.A.* Soft substrate crinoids (Crinoidea: Comatulida) and their macrosymbionts in Halong Bay (North Vietnam) // *Raffles Bulletin of Zoology*. 2015. V. 63. P. 438–445.
  25. *Messing C.G.* An initial re-assessment of the distribution and diversity of the East Indian shallow-water crinoid fauna // *Eds. Mooi R. & Telford M. Echinoderms*. San Francisco: Balkema, 1998. P. 187–192.
  26. *Meyer D.L.* Evolutionary implications of predation on recent comatulid crinoids from the Great Barrier Reef // *Paleobiology*. 1985. V. 11. P. 154–164.
  27. *Morton B., Mladenov H.V.* The associates of *Tropiometra afro-macrodiscus* (Echinodermata: Crinoidea) in Hong Kong // *The marine flora and fauna of Hong Kong and southern China III* / Ed. Morton B. Hong Kong: Hong Kong University Press, 1992. P. 431–438.
  28. *Patton W.K.* Decapod crustacea commensal with Queensland branching corals // *Crustaceana*. 1966. V. 10. P. 271–295.
  29. *Patton W.K.* Community structure among the animals inhabiting the coral *Pocillopora damicornis* at Heron Island, Australia // *Symbiosis in the sea* / Ed. Vernberg W. University of South Carolina Press, Columbia, 1974. P. 219–243.
  30. *Preston N.P., Doherty P.J.* Cross-shelf patterns in the community structure of coral-dwelling Crustacea in the central region of the Great Barrier Reef. I. Agile shrimps // *Marine Ecology Progress Series*. 1990. V. 66. P. 47–61.
  31. *Slobodkin L.B., Sanders H.L.* On the contribution of the environmental predictability to species diversity // *Diversity and stability in ecological systems*. Brookhaven Symposia in Biology. 1969. V. 22. P. 82–95.
  32. *Stella J.S., Jones G.P., Pratchett M.S.* Variation in the structure of epifaunal invertebrate assemblages among coral hosts // *Coral Reefs*. 2010. V. 29. P. 957–973.
  33. *Tkachenko K.S., Britayev T.A., Huan N.H. et al.* Influence of anthropogenic pressure and seasonal upwelling on coral reefs in Nha Trang Bay (Central Vietnam) // *Marine Ecology*. 2016. V. 37, in print.
  34. *Zmarzly D.L.* Distribution and Ecology of Shallow-Water Crinoids at Enewetak Atoll, Marshall Islands, with an Annotated Checklist of Their Symbionts // *Pacific Science*. 1984. V. 38 (2). P. 105–122.
  35. *Vo S.T., Nguyen V.L., Hoang X.B. et al.* Monitoring of coral reefs in coastal waters of Viet Nam: 1994–2007. Ho Chi Minh: Agricultural Publish House, 2008.
  36. *Westinga E., Hoetjes P.* The intrasponge fauna of *Spherospongia vesparia* (Porifera, Demospongiae) at Curaçao and Bonaire // *Marine Biology*. 1981. V. 62. P. 139–150.

## **The Structure and Variability of Symbiotic Assemblages Associated with Feather Stars (Crinoidea: Comatulida) *Himerometra robustipinna***

**T. A. Britayev, L. F. Beksheneva, Yu. V. Deart, E. S. Mekhova**

The influence of a geographical position and local conditions on structure and abundance of the symbiotic communities (SC) associated with crinoid *Himerometra robustipinna* is considered. Two basins at the coast of Vietnam (the Nhatrang Bay and the archipelago Anthoy, our data), Hansa Bay (Papua New Guinea, Deyen et al., 2006) and Great Barrier Reef (Australia, Fabricius, Dale, 1993). We found similarity in the contribution of the main taxa to the structure of the SC between geographically distant basins: Nhatrang Bay, Hansa Bay and the Great Barrier Reef (GBR) and strong difference between the two Vietnamese basins. A possible cause of the differences in the structure of the SC in these basins is not their geographical location, but the environmental conditions, which are more stable in the seaward part of the Nhatrang Bay and less stable in the Anthoy archipelago. The abundances of symbionts in the basins of the coast of Vietnam are similar to each other and strongly different from the Hansa Bay and the GBR. We suppose that the factor regulating the abundance of symbionts is their consumption by predatory fishes. A low abundance of fishes in the area of active coastal fishery (the coast of Vietnam) makes possible the existence of the SC with high abundance. In Hansa Bay and GBR where the fishery pressure is low, a high number of predators leads to low abundance of symbionts.