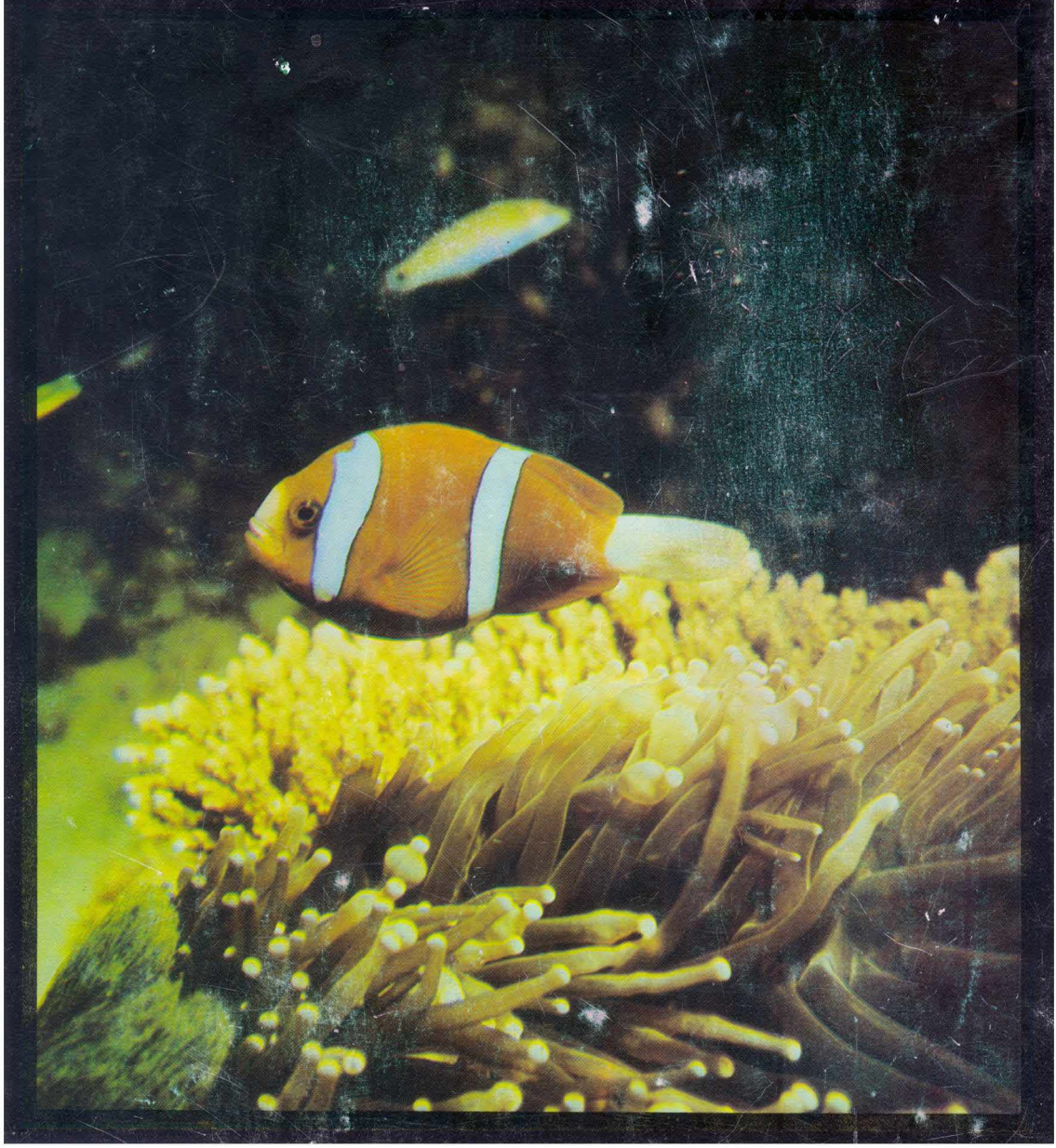
Ю. И. Сорокин

«Наука»

ЭКОСИСТЕМЫ коралловых рифов



Yu.I. Sorokin

Coral Reef ECOSYSTEMS

Edited by
academician B.S. SOKOLOV



MOSCOW "NAUKA"
1990

Ю. И. Сорокин

ЭКОСИСТЕМЫ коралловых рифов

Ответственный редактор
академик Б.С. СОКОЛОВ



МОСКВА "НАУКА"
1990

УДК 551.351.5 и 557.4

Экосистемы коралловых рифов / Ю.И. Сорокин. М.: Наука, 1990. – 503 с. – ISBN 5-02-003402-9

Книга содержит описание геологической истории ископаемых и геоморфологии современных коралловых рифов, гидрологии и гидрохимии омывающих их вод. Описаны динамика биогенов в экосистеме рифа, структура и продуктивность основных ее компонентов: микрофлоры, зоофитопланктона, фито- и зообентоса и рыб. Особое внимание уделено вопросам хорологии, экологии структуре и динамике сообществ кораллов и их зависимости от факторов среды, физиологии кораллов, их питанию, симбиозу и антибиотическим отношениям. В книге дан анализ биогеохимического метаболизма рифов, их продуктивности, трофодинамики и энергетики, экосистем рифов, их взаимосвязи с экосистемой открытого океана. Представлено описание ресурсов рифов, обсуждены условия их рациональной эксплуатации, проанализированы естественные и антропогенные факторы, вызывающие гибель коралловых рифов, дана оценка современной экологической обстановки в районах основных рифовых систем.

Табл. 130, ил. 121. Библиогр. 1823 назв.

Рецензенты: проф. *Т.С. Расс*, проф. *В.А. Свешников*

Редактор *Л.Г. Васютинская*

The Monograph contains the descriptions of the geological history of ancient reefs, of the origin and of geomorphology of modern coral reefs, of the hydrology and of the hydrochemistry of coral reef waters. The turnover and the nutrient cycling processes are analysed. The book contains the detale descriptions of the communities structure and of productivity of a main components of coral reef ecosystem: of bacteria, of phytoplankton, of zooplankton, of phytobenthos, zoobenthos and fishes, chorology, ecology, communities structure and dynamics of the corals, their feeding, symbiosis, biochemistry and physiology, the biogeochemical metabolism of coral reefs ecosystems, their trophodynamics, and energy ilows, and of their interconnections with the pelagic ecosystems of surrounding oceanic waters. The resources of coral reefs are evaluated, and the ways of its rational use are described as well as the factors of natural and of antropogenic stress, which causes the destabilisations and destruction of coral reef communities.

130 tables, 121 figures. Bibliogr. 1823 names

Reviewers: *T.S. Rass, V.A. Sveshnikov*

Editor *L.G. Wasjutinskaja*

С $\frac{1805040600\text{-}086}{042\,(02)\text{-}90}$ 437-90, 1 полугодие

© Издательство "Наука", 19

ISBN 5-02-003402-9

Посвящаю эту книгу памяти Томаса Горо – выдающегося американского исследователя коралловых рифов.

Автор

ВВЕДЕНИЕ

Сообщества коралловых рифов формируют одну из важнейших экосистем Мирового океана и планеты в целом. Характерная особенность коралловых рифов состоит в их необычайно высокой продуктивности. Автотрофная фотосинтетическая продукция в экосистеме рифа составляет 5–20 г органического углерода, или 50–300 г сырой биомассы на 1 $м^2$ в сутки. При этом уровень их продуктивности не зависит от концентрации биогенов в омывающих их водах. Высокая автотрофная продукция сохраняется в экосистеме рифа в течение всего года, тогда как в высокопродуктивных сообществах пелагиали океана в зонах апвеллинга высокий уровень первичной продукции (2–5 г С/$м^2$ в сутки) достигается лишь периодически. Высокая первичная продукция, которая обеспечивается в значительной мере трехмерной пространственной структурой донных биотопов рифов, служит энергетической основой существования чрезвычайно плотных сообществ эообентоса и рыб, биомасса которых на рифах оценивается величинами в сотни граммов на квадратный метр. Рыбные ресурсы рифов составляют заметную долю (около 9%) общих мировых запасов. Рыболовство в зоне рифов имеет первостепенное значение как источник питания населения прибрежных стран тропической зоны. Рифы оказывают существенное влияние и на продуктивность прилегающих вод океана путем экспорта с них детрита и взвеси. Они являются также местом нереста и вызревания молоди многих пелагических рыб – объектов промысла. В последние годы рифы рассматриваются как зона перспективного развития марикультуры и добычи медицинского сырья. Ценнейшим ресурсом рифов является их рекреационный потенциал, который следует рассматривать как достояние всего человечества.

Основу экосистемы рифа формируют организмы, интенсивно отлагающие известь: кораллы, фораминиферы, известковые водоросли Эта функция сопряжена у них с процессом фотосинтеза, что значительно ускоряет осаждение карбоната кальция в донных сообществах рифов. В результате в них осаждается более половины всего известкового материала, оседающего на дно из вод океана. Современные рифовые постройки – важный элемент геоморфологических структур и топографии дна океана. Древние рифогенные известняки начиная с раннего кембрия формируют одну из главных фаций осадочных пород и широко распространены на территории СССР, США, Канады, Саудовской Аравии, где они служат основными коллекторами нефти (Равикович, 1954; Соколов, 1955; Щуйский, Мухина, 1968; Краснов, 1968; Савицкий, Асташкин, 1978; Волкова и др., 1978; Асташкин, 1979; Преображенский, 1982; Соколов, 1986). С толщами рифогенных известняков связаны нефтяные месторождения Сибири, Башкирии, Волго-Урала, Узбекистана, Туркмении, Украины (Трофимук, 1950; Яруллин, Якунов, 1968; Королюк и др., 1975; Арифджанов, 1979; Preobrazhansky, 1981). В СССР существует одна из ведущих в мире школ специалистов в области ископаемых кораллов и рифов, возглавляемая академиком Б.С. Соколовым. Изучение строения и экологии современных рифов служит ключом к пониманию условий формирования древних рифовых построек, что облегчает их поиск и поиск связанных с ними нефтяных месторождений.

Общая площадь современных рифов составляет около 600 тыс.$км^2$. На Атлантику приходится около 14% их общей площади (рис. 0.1). В Индо-Тихоокеанском регионе основные массивы рифов расположены в пределах морей Юго-Восточной Азии (45% площади рифов) Индийского океана (17% площади), Тихого океана (18% площа-

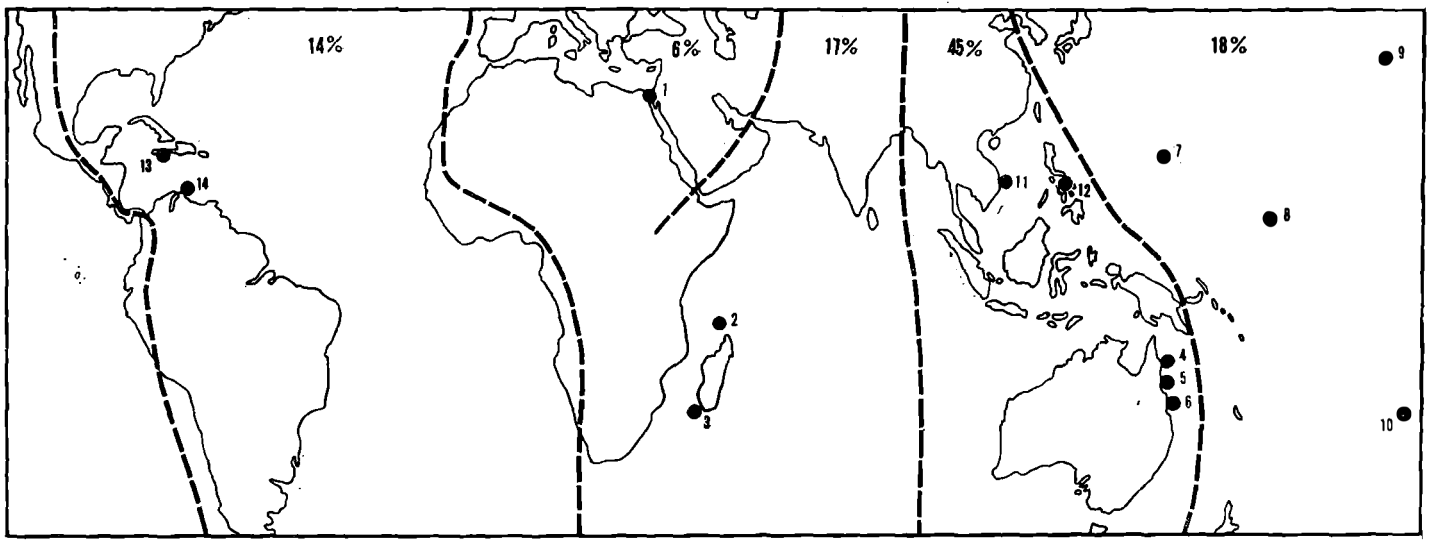


Рис. 0.1. Относительная площадь коралловых рифов в пределах основных биогеографических регионов и главные центры их изучения
1 — Эйлат, *2* — о-в Альдабра, *3* — Тулеар, *4* — о-в Лизард, *5* — Таунсвиль, *6* — острова Херон и Уантри, *7* — о-в Гуам, *8* — атолл Эниветок, *9* — Гавайи, *10* — Таити, *11* — Нячанг, *12* — Манила, *13* — Дискавери Бей, Ямайка, *14* — Кюрасао

ди) и Красного моря (6% площади). В Атлантике основные массивы рифов находятся в Карибском бассейне у южного побережья Флориды, у Багамских, Виргинских и Антильских островов, у берегов Мексики, Гондураса, Никарагуа и Венесуэлы. В Атлантике находятся 10 из общего числа 300 атоллов и 2 из более чем 30 крупных барьерных рифов мира. Более половины всей площади современных рифов занято береговыми барьерными и окаймляющими рифами, расположенными на шельфе материков и крупных островов. В числе крупнейших рифовых построек система барьерных рифов Белиза в Западной Атлантике, Тулеара о-ва Мадагаскар, барьерные рифы – у островов Фиджи и Новая Каледония, Большой барьерный риф Австралии. Протяженность некоторых из них превышает 1000 км, а Б. барьерного рифа – 2000 км. Площадь Б. барьерного рифа, считая от материка до края внешнего барьера, составляет 215 тыс. км^2. Главные рифовые системы Мирового океана описаны в монографиях (Jones, Endean, 1973; Преображенский, 1986) и специально здесь не рассматриваются.

Коралловые рифы давно привлекли внимание натуралистов. История их изучения представлена в работах Д. Стоддарта (Stoddart, 1969) и Б.В. Преображенского (1986) и здесь приводится в отдельных главах в отношении рассматриваемых в них аспектов исследований. Со времени появления первых работ о рифах в конце XVIII в. и до начала 20-х годов нашего столетия основными направлениями исследований были картографирование рифов, их геоморфология и генезис, таксономический состав флоры и фауны, включая сами кораллы С изучением рифов связаны имена выдающихся натуралистов прошлого – Шамиссо, Дарвина, Ляйеля. В 1923 г. Лондонское королевское общество направило большую экспедицию в район Б. барьерного рифа. На островах Лоу Айлс была организована постоянная база экспедиции, которую возглавил один из будущих классиков науки о коралловых рифах сэр Морис Янг. Материалы, полученные экспедицией Б. барьерного рифа, публиковались в ее Трудах в период 1930 по 1940 г. Полученные экспедицией данные о планктоне и бентосе рифов, о питании и метаболизме кораллов послужили фундаментом для развертывания работ по экологии рифов. В последние годы главными центрами по изучению коралловых рифов стали Австралийский институт морских наук в Таунсвиле, Институт морской биологии на Гавайских островах, австралийские биологические станции на островах Лизард и Херон, биологические станции на о-ве Гуам и в Эйлате на Красном море. Заметный толчок развитию исследований рифов на уровне экосистем в 50-х годах дали ядерные испытания на атоллах Эниветок и Бикини, где были выполнены классические работы по геологической истории рифов, их геоморфологии, гидродинамике, продукции и метаболизма (Devaney et al., 1987). Работы в области экологии рифов получили поддержку также в связи с наметившимся в начале 70-х годов признаков их деградации под влиянием деятельности человека.

В настоящее время изучение рифов является одним из важных направлений морской биологии, морской геологии, геоморфологии и палеонтологии. Начиная с 1969 г. каждые 4 года собираются представительные Международные симпозиумы, а с 1984 г. – Международные конгрессы по коралловым рифам. Первый из них состоялся в 1969 г. в Кочине (Индия) и был посвящен главным образом биологии рифов. Начиная со второго симпозиума, прошедшего в 1972 г. на борту австралийского корабля "Марко Поло", в этих симпозиумах начали участвовать геологи и специалисты по охране окружающей среды. Третий симпозиум организован в Майами в 1977 г., четвертый – в Маниле в 1981 г., пятый прошел на Таити в 1985 г. и шестой, прошедший в Таунсвиле в 1988 г., уже именовались Конгрессами по коралловым рифам.

Советские исследования коралловых рифов были начаты геологами и палеонтологами в 30-х годах. Существенным их результатом было обнаружение почти повсеместного распределения рифовых комплексов в толще осадочного чехла, покрывающего территорию СССР. Большой вклад в изучение строения и распределения древних рифовых систем, состава и таксономии ископаемых организмов-рифостроителей, палеоэкологии древних рифов внесли работы Н.Н. Яковлева, Б.С. Соколова, А.И. Равикович, Ф.Н. Чернышова, К.С. Яруллина, И.К. Королюка, В.А. Маслова, И.Т. Журавлевой, Б.В. Преобра-

женского, Е.Ф. Краснова, В.А. Асташкина, А.Б. Ивановского, Ю.И. Тесакова, Ю.Г. Баб ева и других геологов и палеонтологов. В 1963 г. в Новосибирске прошел первый Вс союзный симпозиум по коралловым рифам, а в 1971 г. там же был проведен Первы международный симпозиум по древним книдариям. На пятом Всесоюзном симпозиум по изучению ископаемых кораллов, прошедшем в 1983 г. в Душанбе, был основан Нац ональный комитет СССР по коралловым рифам, который возглавляет академи Б.С. Соколов.

Биологические исследования кораллов и рифов были начаты Д.В. Наумовым на о-е Хайнань в конце 50-х годов. В 1971 г. состоялась первая большая экспедиция Институт океанологии АН СССР по изучению коралловых рифов Тихого океана. Начиная с серед ны 70-х годов центром изучения коралловых рифов стал Институт биологии мор ДВНЦ АН СССР. Силами этого института и Института биоорганической химии Дальн восточного отделения АН СССР и географическим факультетом МГУ с привлечение специалистов из других учреждений регулярно проводятся экспедиционные исследов ния коралловых рифов. Существенный вклад в развитие биологии, экологии и хорол гии рифов был сделан участниками этих экспедиций Е.В. Красновым и Б.В. Преобр женским, О.К. Леонтьевым и В.Н. Космыниным (жизненные формы кораллов, кла сификация и геоморфология рифов, палеоэкология), Э.А. Титляновым, М.В. Проппс и В.И. Чабарджи (фотосинтез водорослей и кораллов, метаболизм и динамика биогенс в сообществах рифов), Ю.Я. Латыповым (зообентос, таксономия и распределение к раллов). Результаты этих работ изложены в серии монографий "Биология коралловь рифов", изданных во Владивостоке в 1980–1982 гг. и в издательстве "Наука" в 1980 Исследования планктона рифов, микрофлоры и химического состава донных осадкс производились в ряде экспедиций Института океанологии АН СССР (М.В. Гептне Л.И. Москалев).

Библиография по разным аспектам изучения коралловых рифов насчитывает, по н шим оценкам, более 15 тыс. названий статей и книг. Только по Б.барьерному рифу А стралии число публикаций насчитывает более 5 тыс. Начиная с 1982 г. издает международный журнал "Coral Reefs". Комитет по коралловым рифам Тихоокеанскс научной ассоциации постоянно издает бюллетень "Corral Reef Newsletter". В числе на более известных обобщающих работ по современным рифам: Wiens (1977); Yonj (1963); Stoddart (1969); Lewis (1977; 1981); Сорокин (1977), Kühlmann (1985 Изданы монографии, в которых рассмотрены отдельные рифовые системы или отдел ные рифы (Maxwell, 1968; Endean, 1982; Rutzler, Mac Intyre, 1982; Златарский, Эс лелла, 1982; Bennet, 1984; Mother, Bennet, 1984; Devaney, 1987). Изданы также 2 мон графии, написанные коллективами авторов, в которых обобщены основные достижен в изучении рифов (Jones, Endean, 1973; Barnes, 1983).

В нашей стране опубликованы, как мы уже говорили, монография Б.В. Преображен кого "Современные рифы", 1986, коллективная монография "Рифы и рифообразующ кораллы", 1987. В этих книгах рассматриваются преимущественно аспекты геоморф логии и геологии рифов, морфометрии и строения колоний кораллов. Вопросы биол гии рифов и самих кораллов имеют в них подчиненное значение.

Главная задача нашей книги состояла в разработке морфофункциональной конце ции экосистемы рифа как единого целого. Для ее решения были обобщены имеющие в настоящее время литературные материалы и использованы собственные данные структуре автотрофных и гетеротрофных сообществ биоты рифов, о биогеохимическс метаболизме рифа, экологической физиологии и трофодинамике ведущих ее компон тов. На этой основе был сделан анализ биологических механизмов, которые обеспе вают высокую первичную продукцию экосистемы рифа в условиях дефицита биогенн омывающих водах рифов. Рассмотрены современные тенденции развития экологич кой обстановки на рифах, перспективы их охраны от деградации под влиянием антр погенного стресса. Особое внимание в книге уделено рассмотрению проблем, не наш ших глубокого анализа в перечисленнных выше обзорах и монографиях. Среди так проблем, нуждающихся в обобщенном анализе, – генетическая классификация сов

менных рифов, гидрология рифов, динамика биогенов и органического вещества в воде и донных осадках, состав и экология донных сообществ, синэкология, физиология и питание кораллов, микрофлора и планктон рифа. Собственные исследования автора, результаты которых вошли в монографию, касались изучения первичной продукции, фитопланктона и микрофлоры рифов, питания кораллов, альционарий, зоантарий и других элементов донной фауны рифов, биогеохимического метаболизма в экосистеме рифа и динамики в ней биогенов. Исследования были выполнены автором в рейсах нис "Дмитрий Менделеев" в 1968–1971 гг., нис "Каллисто" в 1974, 1981 гг., нис "Александр Несмеянов" в 1985 г., а также на биологических станциях на о-ве Кокосовом (Гавайи), на островах Лизард, Херон и Уантри (Австралия).

В выполнении исследований рифов автору была оказана финансовая помощь правительством Австралии, Австралийским обществом по коралловым рифам и университетом Квинсленда, которым я выражаю свою признательность. Я благодарен М.Е. Виноградову, А.В. Жирмунскому, Б.С. Соколову, Э.А. Титлянову, Б.В. Преображенскому, М. Доти, Р. Эндину, А. Камерон, Ю. Киккаве, Д. Мак Хольму, Д. Мориарти, П. Полларду, М. и Л. Лоун, Д. Бейкеру за содействие в выполнении исследований и в подготовке этой книги.

Книга содержит четыре основных раздела: геология, геоморфология и факторы внешней среды в экосистеме рифов (главы 1–5); состав и экология основных компонентов биоты рифа: планктона, зообентоса (исключая кораллы, которым посвящен особый раздел) и рыб (главы 6–10); кораллы (главы 11–13). Книгу завершает раздел, в котором рассматриваются вопросы функционирования и продуктивности рифовых экосистем, их взаимодействие с другими экосистемами, с факторами среды и с человеком (главы 14, 15).

ГЛАВА 1

ГЕОЛОГИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ РИФОВЫХ ПОСТРОЕК, ПРОИСХОЖДЕНИЕ И КЛАССИФИКАЦИЯ СОВРЕМЕННЫХ РИФОВ

Известковая конструкция является материальной основой экосистемы кораллового рифа (см. 4.1.5). Она обеспечивает оптимальное расположение автотрофных организмов по отношению к потоку световой энергии и защищает сообщества донных организмов рифа от разрушительного действия волнобоя и приливных течений. Известковая конструкция рифа создается самими обитателями рифа – герматипными животными и растениями-рифостроителями, которые интенсивно выделяют углекислый кальций в виде кальцита и арагонита из морской воды для создания элементов своего скелета.

Сама конфигурация биогенных рифовых построек в значительной мере определяется взаимодействием сообществ герматипных организмов с гидродинамическими силами (Heckel, 1974). Несмотря на огромное многообразие морфологических форм известковых конструкций коралловых рифов, они содержат, как правило, много сходных элементов структуры, таких, как система опор, риф-флет, лагуна, патч-рифы и т.п., что указывает на существование единых закономерностей их происхождения в разных районах тропического шельфа и в островных системах тропической зоны океана. Первым естествоиспытателем, подметившим определенные закономерности в строении коралловых рифов, был Чарлз Дарвин. В своей известной книге "Структура и распределение коралловых рифов", вышедшей в Лондоне в 1842 г., среди всего многообразия рифовых конструкций Дарвин выделил три основных их типа: окаймляющие рифы, барьерные рифы и атоллы. В той же книге Дарвин сделал весьма плодотворную попытку объяснить сходство строения коралловых рифов внутри каждого из этих типов историческими причинами, общностью условий их генезиса. Его известная теория происхождения атоллов основана на положении о генетической связи упомянутых трех типов рифов. Он считал, что вблизи островов вначале образуется окаймляющий риф, который по мере тектонического опускания острова переходит в барьерный риф, а затем в атолл (см.2.2). Одним из главных условий, которые определяют именно такую направленность развития рифов в процессе тектонического опускания, он считал преимущественный рост кораллов на внешнем крае рифа и угнетение их развития в тыльных частях флета и в лагуне.

Теория Ч. Дарвина до сих пор не утратила своего значения, поскольку и в современных теориях роста и формирования известковой конструкции коралловых рифов оба указанных Дарвином фактора – изменение уровня океана относительно берега и активный рост кораллов по внешнему краю рифа – принимаются в числе главных их формообразующих агентов. В целом же из стройной теории Дарвина в настоящее время подтверждена новыми исследованиями главным образом та ее часть, которая предсказывала возможность существования толщ биогенного рифового известняка под атоллами, тело которых, как считал Дарвин, надстроено рифообразующими организмами над возвышенностями основных пород, испытавших тектоническое погружение (рис. 1.1). Как и считал Дарвин, эти толщи рифового известняка, достигающие по данным глубокого бурения на атоллах сотен, а иногда и тысяч метров, образовались преимущественно за счет тектонического погружения дна океана, вызванного движением литосферных плит (Ladd, 1969).

Теория происхождения атоллов Дарвина, по-видимому, справедлива и в отношении островных рифов третичного и четвертичного периодов, когда основной причиной изменения уровня океана относительно рифов было тектоническое опускание, связанное с дви-

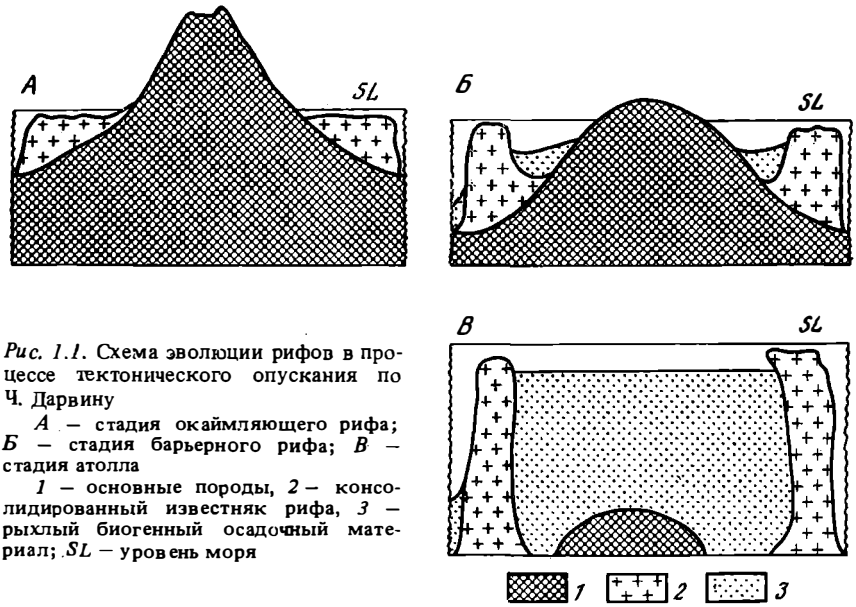


Рис. 1.1. Схема эволюции рифов в процессе тектонического опускания по Ч. Дарвину

А — стадия окаймляющего рифа; *Б* — стадия барьерного рифа; *В* — стадия атолла

1 — основные породы, *2* — консолидированный известняк рифа, *3* — рыхлый биогенный осадочный материал; *SL* — уровень моря

жением литосферных плит в сторону океанических впадин (Scoffin, Dixon, 1983). Что же касается дарвиновской теории происхождения основных типов современных рифовых построек и генетической их связи, то здесь теория Дарвина вошла в противоречие с результатами геологических исследований и подверглась пересмотру, хотя сама идея Ч.Дарвина об эволюционной связи разных типов рифов оказалась весьма плодотворной и присутствует в новейших теориях их морфогенеза (Maxwell, 1968; Hopley, 1983). Основанием для пересмотра дарвиновской теории происхождения основных типов современных рифов были неизвестные Дарвину доказательства колебаний уровня океана с амплитудой более 100 м, которые были следствием периодических оледенений (Daly, 1915).

Проблемы морфогенеза современных рифовых построек и факторов, определивших разнообразие их структуры, были в значительной степени решены в ходе исследований, выполненных за последние десятилетия на атоллах Тихого океана, на Б.барьерном рифе Австралии и на рифах Атлантики. Эти исследования производились с применением методов сейсмического профилирования, бурения и изотопных датировок возраста карбонатного материала полученных кернов. Особенно подробно весь перечисленный комплекс работ был выполнен на рифе (атолле) Уантри из группы Каприкорн на юге Б.барьерного рифа Австралии. Совокупность полученных в последнее время данных позволила Хопли (Hopley, 1983) создать новую эволюционную классификацию рифов, согласно которой отдельные их морфологические типы рассматриваются как разные стадии эволюции рифовых структур голоцена.

1.1.ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ГЕОЛОГИЧЕСКОЙ ИСТОРИИ РИФОВ И ЭВОЛЮЦИЯ ОРГАНИЗМОВ-РИФОСТРОИТЕЛЕЙ

Древнейшие органогенные известковые постройки известны с докембрия (Равикович, 1954, 1960). В период с докембрия до девона эти постройки отличались от современных рифов. Они имели преимущественно форму бугров, описанных Андрусовым (1915) как "онкоиды" и "стратоиды", а позднее как "биогермы" и "биостромы" (Cuminga, 1932). В ископаемом виде в толще отложений они имеют вид линз и прослоев толщиною от 2 до 30 м. Биогермы состоят из консолидированного аморфного известняка, а биостромы — из того же материала с прослоями скелетных остатков беспозвоночных. В докембрии основную массу слагавшего эти постройки аморфного известняка производили развивав-

шиеся в массе на шельфе теплых морей синезеленые водоросли, способные выделять карбонат кальция из морской воды и откладывать его в своих слизистых капсулах. В результате консолидации этого материала образовались и известковые желваки-строматолиты, из которых в основном и состояли древнейшие рифоподобные постройки (Copper, 1974). Строматолитовые постройки известны с архея (2600 млн лет назад). Они получили широкое распространение на шельфе в рифее 1700–670 млн лет назад (Newell, 1972). Их толщина достигала нескольких десятков метров, длина – нескольких сот метров (Hoffman, 1971). Такие постройки известны в отложениях протерозоя в Северной Америке, Евразии и Африке (Cloud, Semikhatov, 1969; Кузнецов, 1986). В раннем кембрии появились более сложные рифоподобные постройки, основой которых была карбонатная скелетная "арматура". Среди этих построек можно было выделить три основных типа в зависимости от состава организмов, образовавших их скелетную основу: археоциатидные, сабелляридные и мшанковые (Королюк, Михайлова, 1986).

Большая часть сравнительно крупных рифовых биогенных построек строилась археоциатидами (Вологдин, 1931; Журавлева, Мягкова, 1979; Finks, Hill, 1967; Hill, 1972). Их описывают как животных, близких к известковым губкам (Журавлева, 1960), хотя, возможно, некоторые из них представляют собой остатки колоний древних известковых водорослей типа кораллин. Скорее же всего археоциатидные постройки создавались в разные периоды разными организмами со сходной формой скелета: в раннем палеозое – животными типа губок, а позже – известковыми водорослями. Археоциатиды образовывали прочные колонии высотой 10–30 см разной формы: в виде воронок, колпаков, столбиков, чем-то похожих на колонии известковых губок или древних кораллов ругоз. Заполняющий карбонатный материал этих построек формировали в основном строматолиты синезеленых водорослей, а также скелетные остатки губок, моллюсков, трилобитов, иглокожих, мшанок. Расцвет археоциатидных рифоподобных построек приходится на первую половину кембрия (540 млн лет назад). Они имели размеры до 30 м в диаметре (Stubblefield, 1960). Эти постойки напоминали современные патч-рифы. Гряды таких построек формировали на обширных мелководьях теплых морей целые системы типа атоллов или барьерных рифов толщиною до 10 м (Яковлев, Рябинин, 1915; Журавлева, 1960; Краснов, 1968; Goldring, 1938; Balzam, 1971; Copper, 1974).

Другой тип рифовых построек раннего и среднего кембрия создавали древнейшие полихеты Scolithos, сходные с современными полихетами сабелляридами и жившими в известняковых трубках, а также губки, сходные с современными губками Demospongia. Кстати, такие рифоподобные постройки эти трубчатые полихеты строят и в наше время (Kirtly, Tanner, 1968). Их размеры могут достигать сотен метров. Автор видел такой полихетный "риф" на побережье Адриатического моря у г. Комаккио близ Венеции. Наконец, в раннем палеозое были распространены рифоподобные постройки, слагавшиеся из биогерм, скелетную основу которых создавали мшанки Trepostoma и Cystoporata, имевшие известковый скелет (Cuffey, 1977a).

Описанные типы древнейших биостромов и рифоподобных построек существовали до раннего ордовика – 470 млн лет назад (Stubblefield, 1960). В раннем ордовике сравнительно небольшие постройки типа патч-рифов формировали известковые губки Archaeoscyphia (сходные с археоциатидами) и Stromatoporaidea, а также зеленые известковые водоросли Celathum (Copper, 1974). Для среднего ордовика характерны рифоподобные постройки мшанок, а для позднего ордовика – постройки процветавших в то время Stromatoporoidea, животных с прочным известковым скелетом (Lecompte, 1956). Они, по-видимому, относились к известковым губкам и были близки к ныне живущим Sclerospongia (Finks, 1970; Hartman, Coreau, 1970; Hartman, 1977). В ордовике появились также первые древнейшие кораллы с прочным скелетом – сначала табуляты, а потом и ругозы (Сошкина, 1947; Соколов, 1955; Ивановский, 1975; Тесаков, 1978). Табуляты характеризовались колониальным ростом и отсутствием выраженных септ (Hill, Stumn, 1956). Эти кораллы вначале имели небольшие размеры колоний – до 30 см высотой. Вместе со строматопоридными губками они формировали арматурную основу рифовых построек. Она заполнялась известковым материалом, который

продуцировали синезеленые и зеленые водоросли, а также разнообразные беспозвоночные: мшанки, губки, иглокожие (Manten, 1971; Королюк, Михайлова, 1986). Строматопоридно-табулятные постройки были очень широко распространены в силуре и особенно в девоне (430–340 млн лет назад), когда они достигали внушительных размеров. Их толщина достигала 50–100 м, а диаметр 1–2 км (Lecompte, 1956; Nalivkin, 1967; Brezhnev et al., 1967). В СССР они встречаются в отложениях Урала, Тянь-Шаня (Фанерозойские рифы..., 1986).

В конце силура и в девоне наряду с продолжавшимся развитием строматопорид и табулят появились кораллы ругозы. Они имеют прочные колонии, способные противостоять волнобою (Соколов, 1955). В этот период начался настоящий расцвет процессов рифообразования, в результате чего образовались рифовые постройки площадью в сотни квадратных километров. В зонах тектонического опускания постоянный рост коралловых рифов такого типа в девоне привел к образованию толщ рифовых известняков мощностью до 1600 м, например, на Урале (Наливкин, 1967). Крупные рифовые комплексы сформировались в этот период в Европе (Krebs, 1974), в Австралии (Playford, 1967) и Канаде (Jamisond, 1971). В конце среднего девона и в верхнем девоне в виду наступившего похолодания и понижения уровня океана произошло катастрофическое вымирание кораллов и другой тепловодной фауны (Copper, 1974). В перми и триасе рост рифов возобновился главным образом за счет развития известковых губок Sphinctoidae и Pharetronia (Wilkinson, 1983). Важным, а иногда и преобладающим компонентом многих рифов этого периода были филлоидные красные и зеленые водоросли, близкие к кораллинам и халимеда. Они продуцировали в большом количестве карбонатный материал в виде чешуек и гранул (Wray, 1971). Многие крупные рифоподобные постройки позднего девона – ранней перми толщиною до 50 м состояли почти целиком из этого водорослевого известняка (Peterson, Ohlen, 1963; Heckel, 1974). В процессах рифообразования, протекавших в триасе, основную роль играли наряду с кораллами гидроиды, мшанки, плеченогие моллюски и красные известковые водоросли – кораллины.

В середине триаса появились первые герматипные склерактинии, содержавшие симбиотические зооксантеллы, ареал обитания которых был ограничен теплыми водами. В зонах умеренных и холодных вод в то же время появились агерматипные семейства склерактиний. В числе склерактиниевых кораллов, появившихся в эту эпоху, были как одиночные, так и колониальные формы (Соколов, 1955, 1982; Краснов, 1976; Wells, 1956; Фанерозойские рифы..., 1986). Древнейшими среди них были Thamnasteriidae, Astrocoeniidae, Montlivaltiidae, Conophylliidae, Actinacididae. Согласно Е.В. Краснову (1976), разные семейства ископаемых склерактиниевых кораллов произошли от разных групп ругоз. Однако, по-видимому, более обоснованны представления о том, что древние герматипные и агерматипные кораллы, равно как табуляты и ругозы, являются самостоятельными ветвями развития древних полипоидных актиний (Wells, 1956).

Склерактинии впервые получили широкое распространение в составе прибрежной фауны бассейна Тетиса, после чего они довольно быстро становятся важным компонентом фауны всего тропического шельфа (Potts, 1983). В середине юрского периода происходила интенсивная эволюция как герматипных, так и агерматипных склерактиний, в результате чего появилось много новых их семейств. К концу юрского периода много семейств древнейших склерактиний среднего триаса вымирают, дав начало новым, более современным и совершенным семействам склерактиний. У большинства вымерших склерактиний триаса и юры септы кораллитов были не пластинчатыми, как у современных кораллов, а бугорчатыми или шиповатыми (Краснов, 1978). В конце третичного периода произошла дифференциация фауны склерактиний на видовом уровне на индотихоокеанскую и атлантическую (Frost, 1977).

В середине юры в тропической зоне процветали герматипные кораллы, а в умеренных и холодных водах – агерматипные их виды. Эти кораллы в верхней юре создавали мощные рифовые постройки на обширных пространствах тропического шельфа, равно как и на шельфе умеренных бассейнов. В юрский период в некоторых регионах круп-

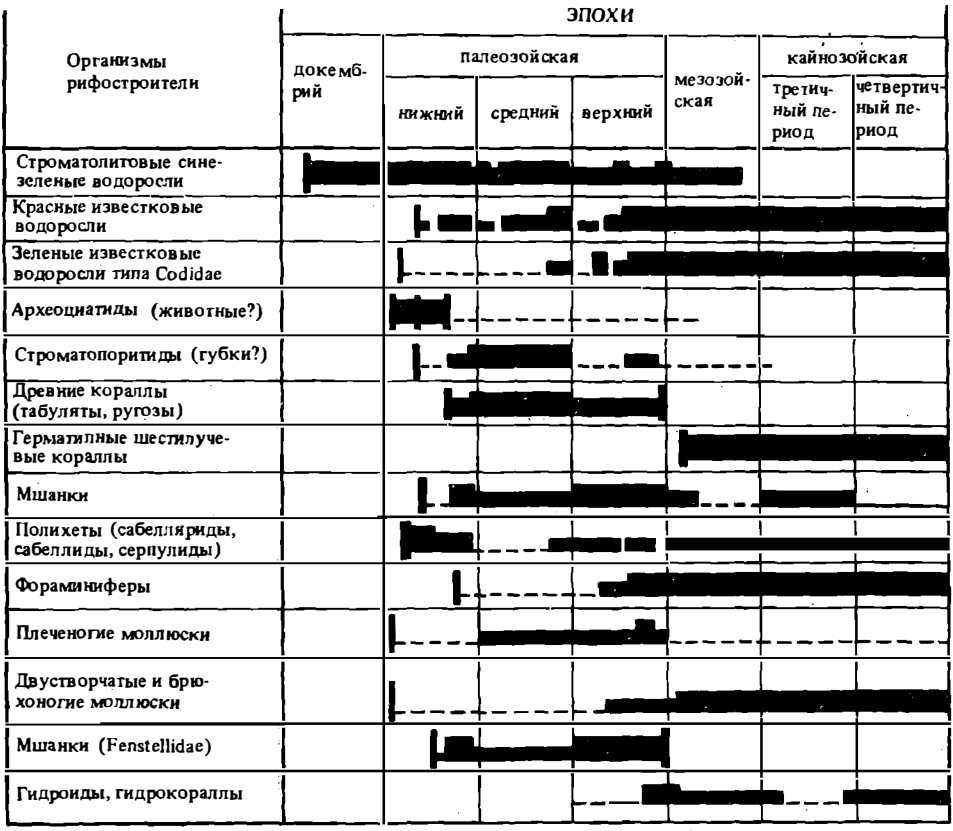


Рис. 1.2. Схема геологической истории основных групп рифостроящих организмов (ширина полоски соответствует относительному значению группы в процессе рифогенеза), вертикальная черта — время появления и время вымирания группы (данные: Hickel, 1974, и другие авторы)

ные рифовые постройки (до 50 м толщиной) были созданы полихетами сабелляридами и плеченогими моллюсками. Следующий период интенсивного видообразования кораллов и роста рифов имел место в карбоне (Обручев, 1926; Beauvais, Beauvais, 1974). В верхнем карбоне появляются представители семейства современных герматипных склерактиний (Pocilloporidae, Faviidae, Poritidae) и вымирают такие семейства массовых ископаемых кораллов, как Microsolenidae и Amphiasteridae. Значительную роль в формировании рифов начиная с юры приобретают гидроиды: гидроактиноиды (Ellipsactinia), гидрокораллы миллепориды и стиластериды. Расцвет развития последних приходился на поздний карбон (Boshma, 1956).

В палеоцене и эоцене (третичный период) рост коралловых рифов опять замедлился. Продолжалось вымирание ряда семейств древних склерактиниевых кораллов. Вместо них появились семейства современных кораллов Mussidae, Acroporidae, Agaricidae, Siderasteridae, Fungiidae, Dendrophylliidae. В олигоцене и миоцене интенсивный рост кораллов вновь возобновился с участием представителей семейств склерактиний, родственных современным. Коралловые рифы, сформировавшиеся в этот период, приобретают вид и строение, близкое к современным рифовым постройкам. Их толщина в некоторых районах достигает 600 м. Наряду с кораллами большую роль в их формировании играли кораллины и фораминиферы. Многие крупные рифовые структуры плиоцена в Северной Америке и в Европе состоят практически из материалов этих компонентов (Howe, 1934). Интенсивный рост толщ рифовых построек на морских мелко-

водьях тропической зоны продолжался и в плейстоцене с некоторыми перерывами в периоды резких понижений уровня океана, связанных главным образом с периодическими оледенениями.

Сведения о геологической истории основных групп организмов-рифостроителей обобщены на схеме (рис. 1.2).

1.2. УСЛОВИЯ ФОРМИРОВАНИЯ РИФОВЫХ ПОСТРОЕК ПЛЕЙСТОЦЕНА И ГОЛОЦЕНА

Современные данные геологии в значительной мере подтвердили положение Ч. Дарвина о первостепенном значении вертикальных тектонических движений дна как фактора, который обусловил формирование массивных коралловых построек третичного и первой половины четвертичного периода. Для объяснения тектонических движений дна океана и связанного с ними формирования новых мелководных зон рифогенеза важное значение имела разработка теории литосферных плит. Эта теория дала возможность выявить закономерности географического распределения разнотипных современных и древних рифовых построек (Scoffin, Dixon, 1983). Она позволила объяснить механизм и определить время образования в зонах столкновения континентов с литосферными плитами приконтинентальных платформ, которые послужили фундаментом для возникновения крупных рифовых систем континентального шельфа, таких, как Б. барьерный риф Австралии. Эта теория объяснила происхождение, меридиональную ориентацию и время появления островных дуг в Тихом океане, послуживших основой для роста архипелагов тихоокеанских атоллов (Лау, Туамоту, Гилберта, Маршалловых) и гайотов Императорского хребта. В настоящее время теория литосферных плит служит в качестве одной из базовых геологических теорий, привлекаемых для разработки проблем морфогенеза коралловых рифов кайнозоя (Grigg, 1982; Scott, Rotondo, 1983).

Формирование крупных рифовых платформ, которые послужили впоследствии древним фундаментом современных рифов, началось в конце мезозоя – начале кайнозоя примерно 60–80 млн лет назад. Тогда происходили активные подвижки литосферных плит, которые сопровождались вертикальными тектоническими движениями земной коры. Эти движения вызвали перемещения существовавших прибрежных рифовых платформ относительно уровня моря. В результате этих подвижек одни из них оказались на суше, а другие погрузились в глубины океана. В зонах опускания скорость погружения древних шельфовых платформ и вершин подводных гор, на которых шел рост рифов, варьирована в среднем от 20 см до 2 м за 1000 лет. В этих условиях вертикальный рост рифов вполне компенсировал погружение фундамента. Таким путем образовались огромные толщи кораллового известняка, мощность которых, по данным бурения на атоллах и на Б. барьерном рифе, составляет от 400 до 2000 м (табл. 1.1). Формирование наиболее древних их этих атоллов по датировкам кернов началось в третичное время и с перерывами продолжалось на протяжении плиоцена и плейстоцена (Ladd, 1969). В течение последних 2–10 млн лет, после того как береговая линия Мирового океана установилась близкой к современной, имели место значительные колебания его уровня, вызванные периодическими похолоданиями, а также и тектоноэвстатическими колебаниями ложа Мирового океана, одной из первопричин которых была неравномерная скорость вращения нашей планеты в тот период (Зубаков, 1975; Shackleton, Opdyke, 1973). Уже в плейстоцене за последние 350 тыс. лет уровень океана менялся несколько раз (Clark et al., 1978; Chappel, Veen, 1978; Chappel, 1981) (рис. 1.3). Примерно 140 тыс. лет назад средний уровень был на 50 м ниже современного. Огромные пространства континентального шельфа, такие, как, например, весь Б. барьерный риф Австралии, а также крупные системы океанических рифов и атоллов, таких, как Сейшельские или Мальдивские острова, периодически превращались в участки суши (Hopley, 1982; Potts, 1983). Осушавшиеся при понижении уровня коралловые рифы подвергались в наземных условиях воздушной эрозии. После повышения уровня и стабилизации химического и биологического режима прибрежных вод рост корралло-

Таблица 1.1

Толщина некоторых рифовых построек по данным бурения (по: Ladd, 1969; Purdy, 1981)

Бассейн	Атолл	Толщина рифового известняка, м	Возраст древнейших карбонатных пород у основания рифа
Тихий океан	Фунафути	Более 400	Четвертичный
	Бикини	Более 780	Третичный
	Эниветок	1400	Третичный
	Мурурoа	Более 400	Четвертичный
	Мидуэй	385	То же
Карибский	Тенерифе	1300	"
	Риф Глоуэр	1000	–
Индийский окан	Мальдивские атоллы	2200	Эоцен

вых рифов начинался вновь, причем возобновлялся он большей частью на скальных основаниях древнейших рифовых платформ, которые возвышались над общим уровнем дна (см. рис. 1.6). В результате, несмотря на то что рост коралловых рифов на поверхности платформ шел со значительными перерывами ввиду периодической их осушки вплоть до среднего плейстоцена (120–200 тыс. лет назад), происходило формирование мощных платформ древних плейстоценовых рифов. Их толщина достигала сотен метров. В периоды низкого стояния уровня рост кораллов в тропической зоне океана продолжался на внешних склонах рифовых платформ, способствуя их латеральному росту и вызывая образование подводных террас (Bloom, 1974).

Примерно 115–120 тыс. лет назад ввиду очередного ледникового периода в позднем плейстоцене имело место значительное понижение уровня океана, которое происходило с перерывами и некоторыми колебаниями до начала голоцена. Последнее сильное понижение уровня океана происходило в период сильного предголоценового Вюрмского (или Валдайского) оледенения 25–16 тыс. лет назад (Каплин, 1973). Примерно 16 тыс. лет назад началось быстрое повышение уровня Мирового океана (см. рис. 1.3). Оно было вызвано таянием плейстоценовых ледников в высокоширотных районах планеты. Это повышение уровня океана происходило в течение всей первой половины периода голоцена и именуется голоценовой трансгрессией (Thom et al., 1978; Chappeell, 1983). Скорость трансгрессии и высота подъема уровня океана относительно береговой линии были несколько отличными в разных зонах рифообразования ввиду проходивших одновременно с трансгрессией локальных тектонических движений дна. В среднем она составляла 10 м за 1000 лет (рис. 1.4). Трансгрессия шла наиболее интенсивно в период с 10–12 тыс. до 7 тыс. лет назад. Подъем уровня океана сравнялся с современным около 6 тыс. лет назад, после чего, по данным некоторых авторов (Thom et al., 1978), он превысил его примерно на 1 м и достиг максимума около 4–5 тыс. лет назад, а затем опять медленно понизился на 1–2 м.

Сейсмические исследования, бурение и датировка возраста карбонатного материала из колонок, проведенные за последние десятилетия на рифах Большого барьерного рифа Австралии, а также на некоторых островных и шельфовых рифах Индо-Пацифики и Атлантики, свидетельствуют в пользу того, что практически все современные крупные рифовые постройки сформировались в период голоценовой трансгрессии на древних рифовых платформах плейстоцена, поверхность которых обнажалась в периоды падений уровня океана и имела возраст 130–150 тыс. лет по изотопным датировкам по торию-урану (T^{230}/U^{234}). Определение возраста известняка в кернах изотопными мето-

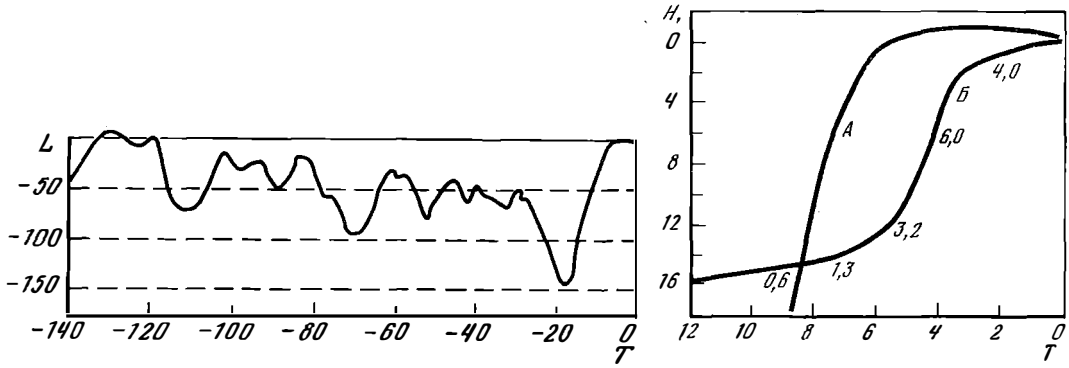


Рис. 1.3. Эвстатические колебания уровня моря (L, м) за последние 140 тыс. лет; T – время, тыс. лет (данные: Chappel, 1981; Potts, 1983)

Рис. 1.4. Изменения уровня моря ($А$) и скорость роста рифа ($Б$) в период голоценовой трансгрессии по усредненным данным; цифры у кривой $В$ – скорость роста рифа в разные периоды, м/10^3 лет; T – возраст рифа, тыс. лет; H – толщина рифа от современного уровня поверхности его флета, м (данные: Thom et al., 1978; McLean et al., 1978)

дами, включая указанные выше ториевый метод, а также метод C^{14}, были выполнены на материале, полученном при бурении на атолле Эниветок, на Багамских островах, на рифах атолла Моруроа (Туамоту). Они дали сходную картину. Оказалось, что в пределах верхнего слоя толщиной 10–15 м известняки рифа имеют возраст 3–6 тыс. лет, а глубже происходит резкий перепад возраста сразу до 130–180 тыс. лет (Turber et al., 1965). Этот период возраста пород рифов на глубинах 10–15 м был назван "перепадом Турбера", в честь открывшего его исследователя. В качестве примера определения возраста пород в толще рифов можно привести данные Турбера и соавторов (Turber et al., 1965) по Эниветоку: слой 0–10 м – возраст менее 6000 тыс. лет, слой 50–80 м – 100–130 тыс. лет, слой 180–190 м – 160–170 тыс. лет. На Туамоту на глубине 6 м возраст известняка составлял 8600 лет, а ниже – 180 тыс. лет. Эти исследования доказали, что глубина залегания поверхности древних плейстоценовых коралловых рифов под современными голоценовыми рифами с возрастом от 3 до 10 тыс. лет по датировкам C^{14} в среднем составляет всего 10–20 м. Толщина современных рифовых построек над плейстоценовым основанием различна на разных рифах и в разных зонах одного и того же рифа. Она колеблется от 3 до 33 м (Adey, 1978; Thom et el., 1978; Harvey et al., 1979; Marshall, Davies, 1982; Orme, 1982; Marshall, Jackobson, 1985). На Б. барьерном рифе Австралии наибольшая зарегистрированная толщина голоценовых рифов составляет 23 м (Hopley, 1983), в то время как толщина платформ плейстоценовых рифов под ними достигает нескольких сот метров. Рекордная толщина голоценового рифа (33 м) зафиксирована в Карибском бассейне на рифе Алькаран (Macintyre et al., 1977). Таким образом, современные рифы, выросшие за время голоценовой трансгрессии, представляют собой лишь тонкий слой над мощной толщей древних коралловых платформ плейстоцена. При этом оказалось, что в плане очертания современные рифы повторяют очертания древних рифовых платформ, послуживших их фундаментом (рис. 1.5).

Верхние слои плейстоценовых рифов выросли в период последнего большого повышения уровня океана, предшествовавшего последнему оледенению в период 120–130 тыс. лет назад. Вслед за последующим понижением уровня в течение около 100 тыс. лет они подвергались подземной эрозии – в основном, по-видимому, карстовой. Ее следы отчетливо видны при исследовании кернов и по данным сейсмического профилирования рифов голоцена (Harvey, 1977; Davies et al., 1977). Доказательством широкого развития карстового процесса поверхности плейстоценовых рифовых платформ во время их осушки служат также многочисленные исследования обнажений плейстоценовых рифов.

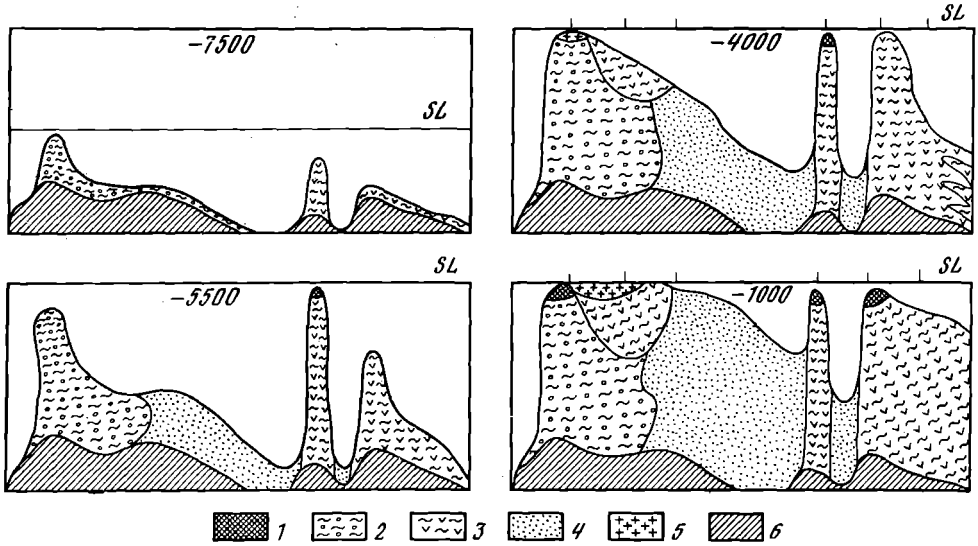


Рис. 1.5. Реконструкция отдельных этапов роста голоценового рифа Уантри по данным бурения, проведенного в точках, обозначенных на разрезе через риф черточками; *SL* – уровень моря, соответствующий данному периоду; фации известкового материала: *1* – "водорослевый вал" – приподнятый участок флета, покрытый кораллинами, *2* – колонии массивных кораллов, *3* – колонии ветвистых кораллов, *4* – песок, *5* – обломочный материал, *6* – скальное основание древней плейстоценовой платформы (по: Marshall, Davies, 1982)

Эти исследования выявили на них карстовые провалы, пещеры, останцы (Purdy, 1974). При этом карстовый процесс шел более интенсивно в топографических центрах рифовых построек, поскольку они сложены более рыхлым осадочным известковым материалом, чем их окраины, сложенные консолидированным скальным известняком кораллов и известковых водорослей.

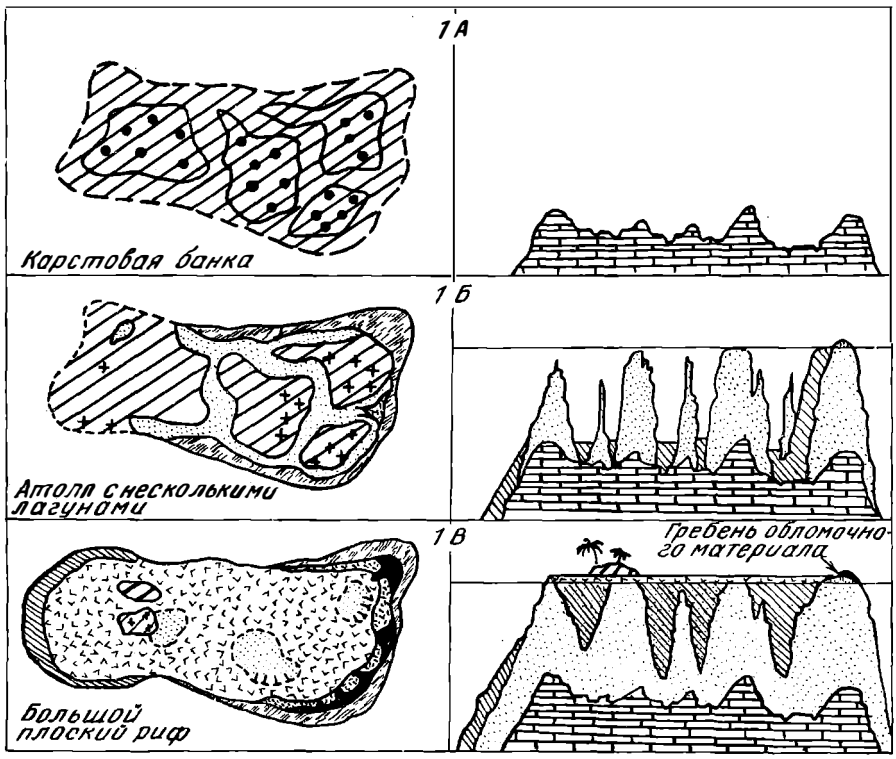
Ввиду того что самые верхние слои рифов плейстоцена были разрушены эрозией, на их поверхности к началу голоцена выступили наиболее древние слои рифовых построек, которые выросли в период подъема уровня около 200 тыс. лет назад. Соответственно возраст поверхности плейстоценовых рифовых платформ, послуживших фундаментом для роста современных рифов, действительно часто оказывается близким к указанному выше (180–200 тыс. лет). Рост голоценовых рифов начался 10–8 тыс. лет назад, когда уровень океана был ниже современного на 20–30 м, причем в начальный период их формирования скорость их роста была мала (0,6–1,3 м/10^3 лет), тогда как скорость подъема уровня составляла 10–13 м/10^3 лет. Поэтому рост рифов в этот период не успевал за ростом уровня океана, и они тонули (Davies, Kinsey, 1977). В период 8–3 тыс. лет назад скорость роста рифов возросла в несколько раз и составляла в среднем 5–10 м . 10^3 лет. При этом скорость роста рифов была различной в разных их зонах. Наиболее интенсивно рост рифов шел на скальных возвышенностях плейстоценовых платформ. В зонах депрессий дна, характеризующихся недостаточным водообменом и худшим кислородным режимом, повышенным заилением, поселение кораллов и их рост были, как правило, угнетены. Часто рост кораллов в понижениях рельефа отсутствует вообще. Эту особенность поселения и роста кораллов как главных рифообразователей отмечал еще Ч. Дарвин. Впоследствии она была подтверждена на большом материале как геологами, так и биологами (Hopley, 1982; Davies, 1983). На наветренной стороне платформы, где условия роста кораллов были наиболее благоприятными, кривая скорости их роста, как правило, сходна с изображенной на рис. 1.4. Здесь рифы росли быстрее и их наветренная сторона достигала поверхности стабилизированного уровня океана, интенсивный подъем которого прекратился 6 тыс. лет назад. На подветренной же

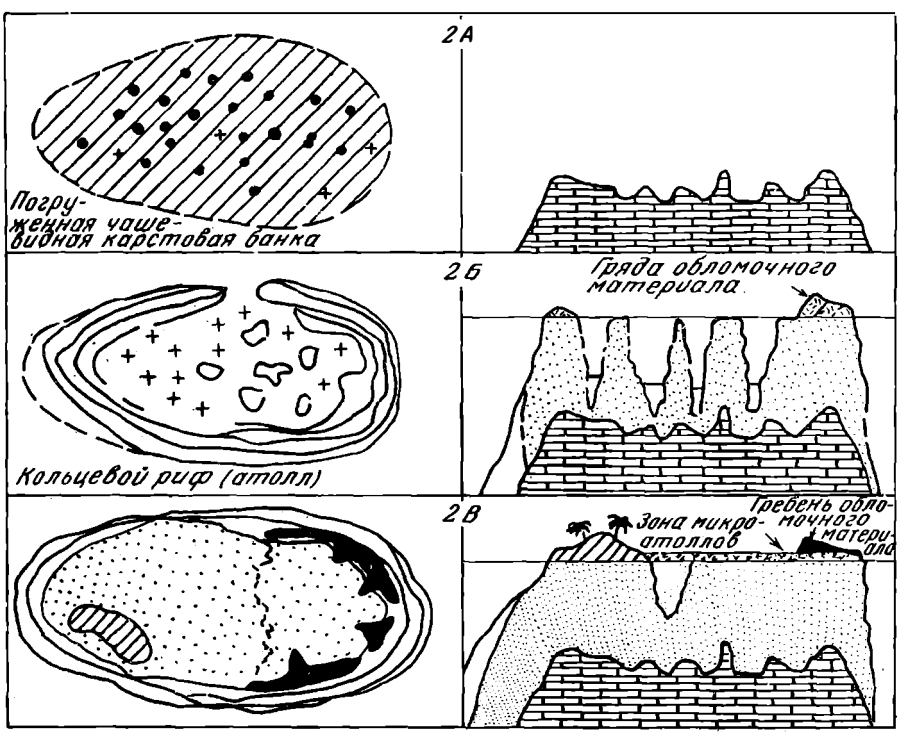
стороне возвышенностей плейстоценового рифа рост кораллов начинался позже и шел, как правило, медленнее, чем на наветренной. Подветренные края рифов голоцена позже достигли поверхности стабилизированного уровня океана. На некоторых рифах их рост продолжается до сих пор. Такого рода кольцевые рифы проходили или проходят в настоящее время стадию серповидных рифов.

Описанная выше закономерность роста подтверждается данными о возрасте приповерхностных слоев карбонатного материала на различных рифах (Davies, Marshall, 1979). Как правило, наибольший возраст как следствие более раннего достижения растущим рифом стабилизированного уровня океана характерен для поверхности флета наветренного рифа (4–6 тыс. лет). На подветренном рифе этот возраст – 1–5 тыс. лет. Наименьший возраст характерен для карбонатного материала лагун (1–3 тыс. лет. Hopley, 1982; Davies, 1977; 1983). Эти данные и многочисленные анализы кернов показали, что рост кораллов и нарастание скального консолидированного известковыми водорослями тела голоценового рифа начинались примерно 9 тыс. лет назад по внешнему краю и над возвышенными местами рельефа погружавшихся при подъеме уровня океана платформ плейстоценовых рифов. Депрессии, образовавшиеся в центральных участках этих платформ в результате карстового процесса, заполнялись мягкими осадками, масса которых была накоплена за период их осушки в процессе их воздушной эрозии. В дальнейшем эти депрессии заполнялись карбонатным материалом, который производился растущими над возвышенными зонами рельефа кораллами и известковыми водорослями. На их месте образовались лагуны (Davies, Kinsey, 1977). Исследования кернов, полученных в ходе бурения на многих рифах в разных районах океана, подтверждают эту схему развития и роста голоценовых рифов. Пример такого анализа для рифа Уантри дан на рис. 1.5. Как видно из этих рисунков, при бурении на наветренном и подветренном краях керны состояли целиком из материала массивных и ветвистых форм кораллов, консолидированных кораллиновыми водорослями типа Lithothamnion. В зоне депрессии над бывшей лагуной, которая в настоящее время начинает зарастать надвигающимся с подветренного рифа флетом, керн практически до самого верха состоит из рыхлых осадков и обломочного материала. Аналогичные материалы были получены и на других рифах (Hopley, 1982; Marshall, Jacobson, 1985). Общая схема роста рифов, представленная на рис. 1,6, также иллюстрирует сказанное выше.

По мере приближения вершин растущих рифов к поверхности стабилизировавшегося уровня океана их вертикальный рост снова замедлился до 1–4 м за 10^3 лет. После ее достижения он прекращался вовсе и начиналась механическая эрозия их поверхности. Скорость последней составляла 1–3 см за 10^3 лет. В результате на их поверхности сформировался плоский консолидированный риф-флет (рис. 1.6, 1С). Продолжался и даже усиливался в этот период латеральный рост рифа, поскольку после достижения рифов поверхности моря на нем началась эрозия формирующего флета и возросла продукция обломочного материала и песка. Этот материал сносился прибоем и течениями в лагуну и за пределы подветренного рифа на его внешнюю сторону, чем и обусловливался его латеральный рост. Одновременно происходило разрастание риф-флета за счет его постепенного соединения с патч-рифами. В промоинах флета появились микроатоллы, образованные чаще всего крупными колониями коралла Porites. На эродированной поверхности флета интенсивно разрастались макрофиты и известковые водоросли. Эти признаки были характерны уже для поздней стадии эволюции рифа (Davies, Marshall, 1980).

Скорость роста толщи рифа в зонах формировавшихся лагун на начальных этапах была обычно мала (0,2–1,5 м за 10^3 лет; Montaggoni, 1977). Вследствие этого рост рифов в зонах развития кораллов обгонял его рост в зонах лагун. На начальных этапах роста 5–8 тыс. лет назад на тех рифах, которые росли на широких плейстоценовых платформах, образовались достаточно глубокие лагуны. После достижения ростущими по их краям и на возвышенностях их рельефа рифовыми постройками стабилизированной поверхности океана и увеличения в связи с этим интенсивности седиментации эти лагу-


1А
Карстовая банка
1Б
Атолл с несколькими лагунами
1В
Гребень обломочного материала
Большой плоский риф


2А
Погруженная чашеобразная карстовая банка
2Б
Гряда обломочного материала
Кольцевой риф (атолл)
2В
Зона микроатоллов
Гребень обломочного материала

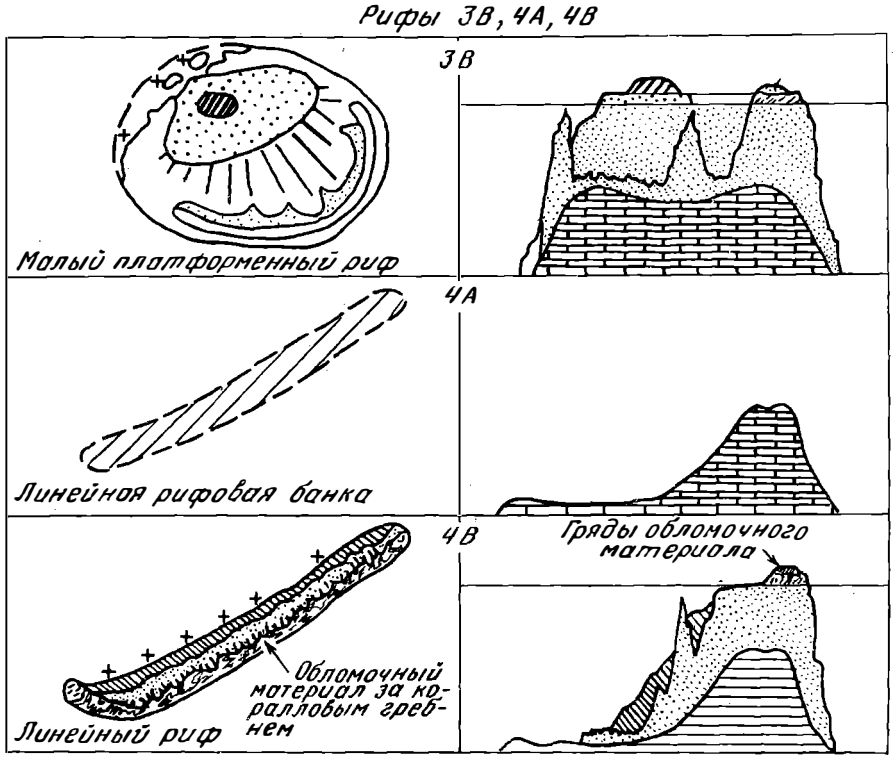


Рис. 1.6. Примеры строения голоценовых рифов разного типа в районе Б. барьерного рифа в соответствии со стадией их эволюции (по: Hopley, 1983)

1*А*–1*В* –рифы, растущие на больших плейстоценовых платформах диаметром более 3,25 км; 2*А*–2*В* – рифы, растущие на древних платформах и среднего диаметра – 1,75–3,25 км; 3*В* – платформенный риф, выросший на древней платформе малого диаметра (менее 1,75 км); 4*А*, 4*В* – линейный риф, выросший на вытянутой платформе шириной менее 1,75 км; стадии эволюции рифа: *А* – плейстоценовая платформа в конце последнего падения уровня моря (*SL*), *Б* – стадия зрелого серповидного рифа; *В* – стадия старого платформенного рифа.

Фации: *1* – плейстоценовая платформа, *2* – погруженный риф или лагуна, *3* – кораллы, *4* – рыхлые осадки, *5* – водорослевый флет (кораллины), *6* – песчаный флет, *7* – обломочный материал, *8* – гребни из обломков, *9* – карстовые бугры, *10* – карстовые депрессии плейстоценовой платформы, *11* – песчаные островки

ны сравнительно быстро начали заноситься осадками – обломочным материалом и песком. На позднем этапе жизни рифа на лагуну, занесенную осадком, начинали надвигаться края флета. Она зарастала макрофитами и известковыми водорослями, ее поверхность обнажалась во время отливов. На этом этапе стареющий кольцевой риф, ранее имевший вид атолла, превращался в плоский риф (см. рис. 1.6, 1С).

На периферии рифов избыток карбонатного материала в виде отдельных крупных колоний отмерших кораллов и тридакн, а также в виде массы обломочного материала набрасывался прибоем на поверхность расширяющегося флета, образуя островки, которые затем заселялись наземной растительностью. Таким путем по краям рифа образовались песчаные косы и островки, столь характерные для кольцевых рифов. Большую роль в их образовании играли тайфуны (Stoddart, 1969).

На небольших платформах плейстоценовых рифов, ширина которых была менее 2 км, рост толщи голоценовых рифов в их центре шел почти с той же интенсивностью, что и в их краевых зонах, поскольку относительная площадь последних и соответственно продукция карбонатного материала были достаточно велики. Это обеспечивало быстрый занос лагуны в их центре осадками и обломочным материалом. Такие рифы прак-

тически не имели лагуны. После достижения ими поверхности моря они быстро превращались в плоские рифы ("table reefs", Hopley, 1983; рис. 1.6; 2С).

В ходе изучения эволюции рифов были выделены главные геологические факторы, которые определяли скорость роста и черты геоморфологии современных рифов. В их числе: а) строение поверхности и размеры плейстоценовых рифовых платформ, а также других элементов дна, которые послужили фундаментом для роста рифов голоцена; б) скорость подъема уровня океана в период голоцена; в) время достижения стабилизированного уровня океана поверхностью растущего рифа (Davies, 1983). Все эти факторы варьировали для разных рифов, что и обусловило в первую очередь разнообразие их современных форм. Наиболее важными особенностями древних платформ, повлиявшими на развитие роста на них голоценовых рифов, являлись их размеры и рельеф их поверхности (Adey, 1978; Davies, Marshall, 1980; Hopley, 1982). Скорость подъема уровня океана в период голоценовой трансгрессии также была разной в разных зонах рифообразования ввиду одновременных локальных тектонических движений дна (Thom, Chappel, 1975). Наконец, время достижения рифами поверхности моря (т.е. время остановки их вертикального роста) сильно варьировало для отдельных рифов в зависимости от положения поверхности исходных древних платформ относительно береговой линии, от скорости подъема уровня и от условий роста на них коралловых построек. Поэтому существующие рифы находятся на разных стадиях своей эволюции, что и является одной из основных причин многообразия их современных форм (Macintyre et al., 1977; Davies, 1983).

1.3. КЛАССИФИКАЦИЯ КОРАЛЛОВЫХ РИФОВ

Как уже отмечалось выше, первая классификация коралловых рифов была предложена Ч.Дарвином. Среди всего многообразия Дарвин выделял три основные группы коралловых рифов: окаймляющие, барьерные и кольцевые рифы, или атоллы. Среди основных групп, выделенных Дарвином, есть множество переходных форм. Так, переходные формы имеются между окаймляющими и барьерными рифами, формирующимися у высоких островов, когда береговая лагуна оказывается слишком велика для окаймляющего рифа и мала для признания этого образования барьерным рифом. Внутри барьерных рифов можно выделить много разных типов, включая рифы, окаймляющие небольшие острова, рифы типа "кэй" и "фаро". Учитывая, что в классификации Ч.Дарвина отсутствует описание таких распространенных типов рифовых построек, как линейные и платформенные, ниже приводится более полная классификация наиболее распространенных типов рифов (см. рис. 1.6, а также раздел 2.1).

К **окаймляющим** рифам относятся постройки, тыльная сторона флета которых примыкает к суше. Иногда между краем флета и берегом образуется небольшое понижение в виде узкой береговой лагуны ("boat channel"). **Барьерные рифы** представляют собой постройки, флет которых вытянут вдоль края суши в виде полос шириной до нескольких километров (обычной от 100 до 500 м), отделенных от суши достаточно широкой и глубокой лагуной. Ширина лагуны барьерных рифов варьирует от первых сотен метров до первых десятков километров, а глубина – от 5 до 70 м. Полосы барьерного рифа имеют сложную структуру. Они могут быть двойными или содержать внутри себя кольцевые, линейные и плоские (столовые) рифы.

К **атоллам** относятся крупные коралловые постройки, имеющие в макромасштабе кольцевую форму. Атоллы отличаются очень сложным строением. В составе кольцевого рифа атолла могут быть острова, банки, плоские рифы, микроатоллы, фаросы. В центре кольцевой системы рифов атолла бывает одна или несколько лагун, разделенных патч-рифами.

Кэй-рифы ("sand cay reefs") – это относительно небольшие плоские рифы, расположенные на мелководных плато. На их подветренной стороне образуются песчаные острова и косы.

Линейные рифы ("ribbon reefs") представляют собой рифовые гряды, вытянутые в длину до нескольких километров и имеющие в поперечнике от 50 до 100 м. На поперечном разрезе они как бы в сплюснутом виде содержат все основные элементы, исключая выраженную лагуну. На некоторых линейных рифах можно найти подобие лагуны у их подветренного края, которая представляет собой выемку, заполненную обломочным материалом и песком. С подветренной стороны она окаймляется зоной патч-рифов.

Платформенные рифы ("planular reefs") представляют собой плоские рифы с осушающимися во время отлива сильно эродированным флетом, который зарастает макрофитами, кораллинами, морскими травами. Флет этих рифов имеет крупные внешние склоны. На поверхности флета образуются валы обломочного материала, песчаные косы, островки.

Коралловые банки – рифоподобные постройки, иногда весьма обширные, которые имеют неопределенную бугровидную форму и почти целиком находятся под водой. У мелководных коралловых банок поверхности моря достигают лишь отдельные их небольшие участки. На мелководьях постройки типа банок образуются обычно при поселении кораллов на рыхлых грунтах. Однако наибольшее значение как биоценозы и как поставщики карбонатного материала коралловые банки приобретают в фотической зоне континентального склона, где они распространены чрезвычайно широко (Cairns, Stanley, 1981) и являются одним из важнейших типов сообществ. Глубоководные коралловые банки обычны на континентальном склоне в умеренных и приполярных районах на глубинах от 60 до 1500 м (Teicher, 1958; Fricke, Hottinger, 1983). Арматурную основу глубоководных коралловых банок создают агерматипные кораллы из родов Lophelia, Mardrepora, Desmophillia, некоторые из которых образуют довольно крупные дендровидные колонии размером более полуметра. В качестве наполняющего рыхлого материала в этих постройках служат скелетные останки и спикулы горгонарий и губок, скелетные остатки гидроидов, ежей, фораминифер, мшанок, полихет (Келлер, 1985).

Первые попытки создания генетической классификации многообразных шельфовых рифов Большого барьерного рифа Австралии были сделаны Файнбриджем и Максвеллом (Fairdridge, 1967; Maxwell, 1968). Именно в этом регионе большая часть отдельных рифов не подходила под классификацию Дарвина. Классификация рифов Максвелла фактически дополняет и расширяет классификацию рифов Файнбриджа. Обе они в своей основе имели возникшие в начале 50-х годов представления о том, что современные рифы – продукт их голоценового роста. Согласно этим представлениям, рифы голоцена начали расти на поверхности выровненных наземной эрозией рифовых платформах плейстоцена. Достигнув в своем росте поверхности моря после стабилизации уровня около 5–6 тыс. лет назад, рифовые постройки подверглись затем длительному разрушительному воздействию волнения и течений. Именно эти физические факторы во взаимодействии с биологическими факторами, контролирующими рост кораллов и расположение зон кальцификации и эрозии, привели в последствии к формированию всего многообразия рифовых структур, поскольку действие этих факторов варьировало в разных зонах рифа. Поэтому главными образующими агентами морфогенеза эти авторы считали процессы эрозии (резорбции) выросших во время голоценовой трансгрессии рифов и разнос образовавшихся при этом масс рыхлого карбонатного материала под действием волнения и течений.

Классификацию Максвелла здесь автор не рассматривает, поскольку лежащие в ее основе представления о генезисе рифов оказались противоречащими тем данным о структуре и возрасте рифовых построек Большого барьерного рифа, которые появились в 70-х годах в связи с результатами бурения, сейсмическими исследованиями и радиоуглеродными датировками рифовых конструкций (Purdy, 1974; Harvey, 1977; Thom et al., 1978; Hopley et al., 1978). На основе этих новых данных (см. описания выше факторов, влиявших на формирование рифов голоцена; раздел 1.2). Хопли создал новую эволюционную классификацию современных коралловых построек, входящих

в систему Большого барьерного рифа Австралии (Hopley, 1982, 1983). Проанализировав морфологию и генезис многообразных рифов Большого барьера, он выделил их генетические группы в зависимости от их размеров и от рельефа поверхности исходных предголоценовых платформ, на которых они выросли. При этом он основывался на данных о том, что фундамент подавляющего большинства крупных рифов голоцена сложен древними рифовыми платформами, которые, несмотря на длительную осушку в период позднего плейстоценового оледенения, последующую воздушную эрозию, в общих чертах сохранили рельеф древних рифов, а именно поднятия в зонах древнего флета и надводных построек и депрессии в зонах лагун. В периоды осушки эти депрессии в зонах лагун увеличивались под воздействием карстовых процессов (Purdy, 1974; Flood, Orme, 1977; Harvey, 1977; Blackshell et al., 1979). Другим важным фактором эволюции голоценовых рифов, определявшим современное их состояние, Хопли считал глубину залегания поверхности предголоценовых рифовых платформ относительно стабилизированного уровня океана. Рифы, которые росли на более мелководных платформах, быстрее достигали поверхности моря, ограничивающей их рост. Поэтому, несмотря на их относительно меньший возраст, ввиду более позднего их затопления достигли к настоящему моменту более поздней стадии своего генезиса. Они содержат меньше элементов рельефа на своей поверхности ввиду заноса ее карбонатным материалом (стадия "старого" рифа, см. рис. 1.6; 1*C*). Наоборот, рифы, которые росли на более глубоких платформах, отставали от скорости роста последних.

Итак, эволюционная классификация Хопли учитывает взаимодействие в ходе генезиса рифов голоцена разных факторов: геологических (геоморфология платформ, трансгрессия), биологических (условия и скорость роста кораллов) и физических (механическая эрозия, разнос осадков). В сокращенном и упрощенном виде эта классификация иллюстрируется рис. 1.6. Принимая, что подавляющее большинство изученных до сих пор рифов выросло на поверхности древних рифовых платформ, Хопли в своей классификации рассматривает только подобные рифы и разбивает их на три группы по ширине лежащих в их основании платформ. Шельфовые рифы, не имеющие в своем основании древних рифовых платформ и не образующие четко выраженных консолидированных рифовых построек, отнесены им к четвертой группе рифов и подробно в его системе не рассматриваются, поскольку в зоне Большого барьерного рифа они, по мнению Хопли, редки, хотя в других районах тропического шельфа, например в Карибском бассейне, они встречаются гораздо чаще. Он считает, что развитие таких рифов сходно с развитием рифов третьей группы по его классификации – рифов, формировавшихся на малых платформах.

Рифы, отнесенные Хопли к п е р в о й группе, сформировались на платформах крупных плейстоценовых рифов шириною более 3,25 км (рис. 1.6, 1*A*). Такие большие известковые платформы древних рифов имели, как правило, сложный рельеф, включавший несколько депрессий преимущественно карстового происхождения (Purdy, 1974). Рост рифов начался после затопления платформ по их краям и на возвышенностях. В результате на таких платформах в голоцене выросли большие серповидные или кольцевые рифы (атоллы) с несколькими лагунами, местоположение которых сответствует местоположению дипрессий рельефа древних платформ. Рифы, выросшие на крупных платформах, которые были расположены выше относительно береговой линии или в зонах, где имело место локальное тектоническое поднятие в период их роста, рано достигли поверхности и прошли стадию атолла. В настоящее время они достигли уже поздней стадии своего развития, превратившись в крупные плоские рифы, целиком занесенные осадками с обломочным материалом (рис. 1.6, 1*C*). Обширные площади лагун на таких рифах заполнены карбонатным материалом, и на их месте образовались осушаемые участки песчаного флета, заросшие макрофитами и морскими травами.

Рифовые постройки на платформах средних размеров (ширина 17,5–3,25 км) проделали аналогичную эволюцию и образовали те же морфологические типы рифов, что и рифы первой группы с той лишь разницей, что на них имелась всего одна, центральная

лагуна. Такие средние кольцевые рифы с одной лагуной Хопли относит ко второй группе рифов (рис. 1.6, 2*A*–2*C*). К третьей группе он относит рифы, которые выросли, на платформах шириною менее 1,75 км. Их особенность состоит в отсутствии четко выраженной лагуны (рис. 1.6, 3*C*). Депрессии на таких рифах быстро заполняются карбонатным материалом еще в период их вертикального роста. После достижения поверхности моря они превращаются в небольшие плоские рифы, основную часть которых занимает осушаемый в период отлива заросший кораллами скальный флет. На узких, вытянутых в длину в виде гряд древних платформах в период голоценовой трансгрессии выросли линейные рифы ("ribbon reefs"), широко распространенные в районе Большого барьерного рифа (Veron, Hudson, 19878; рис. 1.6, 4*A*, 4*C*). По частоте встречаемости в этом районе преобладают серповидные или кольцевые рифы первой и второй групп и на промежуточных стадиях развития. Среди линейных рифов преобладает последняя стадия генезиса (рис. 1.6, 4*C*). И это понятно, ведь именно на данных рифах кораллы имеют оптимальные условия для быстрого роста и интенсивной продукции карбонатного материала на всей площади вытянутой платформы. Поэтому они быстрее достигли стабилизированного уровня моря.

Оценивая эволюционную классификацию Хопли, следует еще раз подчеркнуть, что она была разработана для рифов Большого барьерного рифа и не охватывает всего разнообразия современных коралловых рифов. В частности, в ней нет классификации и описания шельфовых, барьерных и окаймляющих рифов. Однако принципы, заложенные в основу этой классификации, могут быть в дальнейшем использованы для создания всеобъемлющей эволюционной классификации коралловых рифов. Так, барьерные рифы у высоких островов в рамках эволюционной классификации по своей структуре и стадии развития близки к зрелым кольцевым рифам, а окаймляющие рифы – к плоским рифам, находящимся на поздней стадии своего формирования. Согласно теории Дарвина, барьерные рифы образовались при тектоническом погружении берегов высоких островов (см. рис. 1.1). Эта теория в определенных чертах, по-видимому, справедлива до сих пор, например, в отношении процесса формирования лагуны. В соответствии с новыми представлениями о голоценовой трансгрессии она пересматривается на основании более тщательных исследований геоморфологии барьерных и окаймляющих рифов, особенно в зонах интенсивных тектонических движений (Cheppel, 1983). Тектонические движения, которые имели место как до голоцена, так и во время голоценовой трансгрессии, оказали существенное влияние на характер рифов, формировавшихся у берегов высоких островов, и в этом Дарвин был прав. В результате тектонических движений в эпоху плейстоцена в некоторых районах древние рифовые платформы были вознесены над уровнем моря на 100–200 м или погрузились на такую же глубину. Эти явления особенно были выражены там, где имело место схождение литосферных плит, например на Новой Гвинее, на Барбадосе (Chappel, 1974), на островах Тиморского моря (Chappel, Veen, 1978). Мы наблюдали такой вознесенный на высоту 100–150 м над современным уровнем моря плейстоценовый рифна островах Эфате. Новые Гебриды.

Тектонические процессы оказали значительное влияние на положение плейстоценового фундамента относительно уровня моря и на его рельеф. Так, в некоторых районах древние платформы утонули или были вознесены над уровнем моря настолько, что рост рифов голоцена шел на коренных породах склонов островов вне древних платформ. Тектонические движения, которые происходили в период самой трансгрессии, а также неравномерная скорость самой трансгрессии в разных районах океана обусловили разную скорость подъема уровня относительно береговой линии в разных районах рифообразования (Chappel, 1983). Например, в Атлантике в районе Карибского бассейна современный уровень океана был достигнут только в настоящем тысячелетии, а в бассейне Тихого океана – 4–6 тыс. лет назад. Этот фактор, а также разная интенсивность роста самих рифов, вызванная различиями локальных условий роста кораллов, и явились условиями, которые предопределяли морфологический тип рифов голоцена у берегов высоких островов. Окаймляющие рифы образовались в условиях,

когда скорость вертикального роста рифа была выше скорости подъема уровня. Если она была ниже, то на склонах островов формировались погруженные рифы. Образование же барьерных рифов происходило, когда оба эти параметра скорости повышения уровня моря и вертикального роста рифа были близкими, т.е. когда в зоне наиболее активного роста рифа у ее внешнего края он нарастал примерно с той же скоростью, с какой повышался уровень (Chappel, Veen, 1978).

Оценивая эту теорию образования барьерных и окаймляющих рифов, следует подчеркнуть, что она, несомненно, является весьма плодотворной, хотя, по-видимому, и не охватывает всех причин их дифференциации. В качестве важнейших таких причин можно назвать строение, размеры и наклон прибрежных платформ древних рифов, послуживших фундаментом для роста окаймляющих и барьерных рифов. Можно полагать, что на крутых островных склонах, сложенных древним рифов, коренным или вертикальными породами, формировались узкие окаймляющие рифы, на которых шел рост кораллов по склоне на расстоянии не более 200–300 м от берега. Голоценовые рифы, росшие на пологих прибрежных плейстоценовых платформах, край которых отстоял от современной береговой линии более чем на 30 м, дали начало барьерным рифам, что подтвердили и исследования упонимавшихся выше авторов (Chappel Veeh, 1978).

Наконец, анализируя причины современной дифференциации прибрежных рифов у высоких островов, не следует забывать и о возможности превращения барьерных рифов в большие окаймляющие рифы. В ходе эволюции барьерных рифов появлялась также общая тенденция превращения лагунных рифов в плоские на поздних стадиях их развития в условиях стабилизированного уровня океана, о чем упоминалось выше.

ГЛАВА 2

ЧЕРТЫ ГЕОМОРФОЛОГИИ СОВРЕМЕННЫХ РИФОВ, ИХ ЗОНАЛЬНОСТЬ

Современные рифовые постройки отличаются достаточно сложной геоморфологией. Несмотря на это, большинство из них поддается типизации и классификации благодаря наличию сходных элементов конструкции, таких, как наветренный риф-флет, лагуна, патч-рифы и т.п. Рифы, обладающие определенными элементами геоморфологии и поддающиеся типизации, росли, как правило, на определенным образом организованных геоморфологически платформах плейстоценовых рифов. В ходе своего формирования в голоцене такие рифы как бы развивали топографию древних коралловых построек, структура которых в известной степени предопределила их современную морфологию (см. 1.3). Такие рифы Вайнрайт (Wainwright, 1965) предложил называть структурными в отличие от рифов, не имеющих особых черт структуры и представляющих собой коралловые банки или, по Вайнрайту, "коралловые сообщества". Последние вырастают на субстратах, не являющихся результатом деятельности рифостроящих организмов. Примером могут служить достаточно богатые коралловые сообщества, заиляющие скалы у берегов Центрального Вьетнама. Они не имеют черт структурных рифов и не образуют массивных построек типа риф-флета, поскольку кораллы в этом районе периодически погибают в период зимних муссонных дождей, когда вода у берегов сильно распресняется стоком с суши и дно подвергается интенсивному заилению. Затем эти коралловые сообщества восстанавливаются снова, образуя так называемые муссонные рифы. Коралловые банки такого типа часто встречаются у берегов на мелководьях в районе южной части Большого барьерного рифа Австралии.

Основные структурные элементы рифа – фронтальная зона, флет, водорослевый вал обычно бывают вытянуты поясами вдоль наветренной его стороны в направлении, перпендикулярном направлению доминирующего ветра и волнения. Коралловые рифы расположены в тропической зоне океана, отличающейся относительно постоянным ветровым режимом, который определяется пассатами. Это фактор определяет наличие на них постоянно ориентированных наветренной и подветренной сторон и служит главной причиной, обусловливающей зональное распределение на рифе основных геоморфологических элементов и заселяющих их биологических сообществ с нормальным расположением этих зон по отношению к среднему направлению физического стресса (Yonge, 1940; Stoddart, 1969). Каждая зона рассматривается исследователями как локальная экологическая общность, характеризуемая доминированием одного или нескольких массовых видов. Геологи иногда называли эти зоны фациями (Catala, 1950). Однако более адекватно сущность понятия "зона" на рифах отражается термином "биоценоз", хотя этот термин практически не употребляется экологами при описании биологической структуры сообществ коралловых рифов. Экосистема рифа включает в себя совокупность характерных донных биоценозов, вытянутых поясами вдоль рифа. Важная особенность экосистемы рифа, отличающая ее от других прибрежных экосистем, состоит в том, что зональность в распределении геоморфологических элементов создается и поддерживается в ней в значительной мере деятельностью самих биологических сообществ во взаимодействии с факторами среды.

Зональность геоморфологической и биологической структур рифов служит основой для описания особенностей разнообразных рифовых построек, для систематизации отдельных их типов, для оценки функциональной специфики экосистемы рифа, изучение которых облегчается при рассмотрении подсистем отдельных зон (Stoddart, 1969;

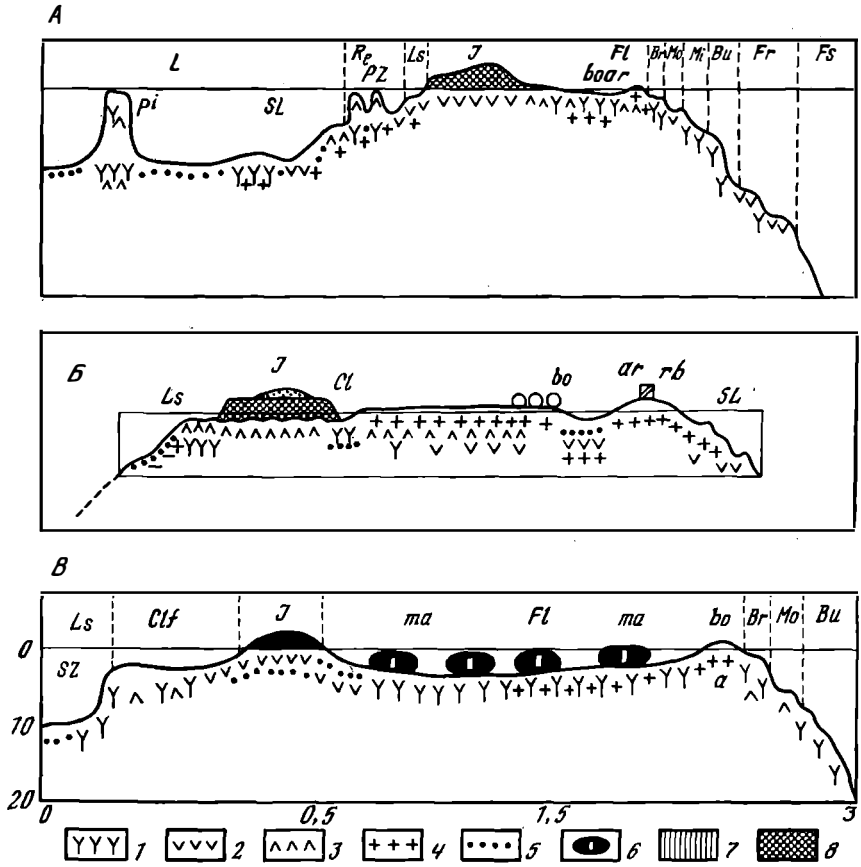


Рис. 2.1. Схема строения и зональность рифов разного типа на поперечных разрезах

1 — живые кораллы, *2* — обломочный материал, *3* — скальный рифовый известняк, *4* — коралины и другие макрофиты, *5* — песок, *6* — микроатолл, *7* — заросли морских трав, *8* — скальное основание древнего рифа; обозначения зон см. в тексте; *А* и *Б* — наветренные рифы тихоокеанских атоллов Маршалловых островов и островов Лау, *В* — наветренный флет индоокеанского атолла, острова Каргадос–Карахос, *Г* — платформенный риф в Западной Атлантике, *Д* — линейный риф в зоне Б. барьерного рифа и *Е* — барьерный риф у Ямайки. *Н* — глубина, м; *SL* — уровень моря, *J* — остров, *rc* — гребень флета, *ma* — микроатоллы, *bo* — крупные камни на флете, *pr* — патч-рифы; *pi* — коралловые бугры в лагуне. Обозначения зон рифа — см. текст

Pichon, 1981; Pichon, Morrisey, 1981). Обилие работ по зональности рифов позволило дать несколько вариантов классификации зон и терминологии для обозначения отдельных элементов их геоморфологии и биологической структуры. В их числе классификация зон, созданная по разрезам на тихоокеанских атоллах (Tracey et al., 1948; Ladd et al., 1950) и на Большом барьерном рифе (Maxwell, 1968), а также классификация и описание зон (Goreau, Goreau, 1973) по рифам Карибского бассейна (Ямайка, Барбадос). Обобщение и подробное описание зонального строения рифа у Тулеара (Мадагаскар) дано группой французских исследователей (Pichon, 1974; Battistini et al., 1975). Классификация зон, данная этими авторами, считается в настоящее время наиболее разработанной и удобной для пользования. В нашей стране вопросы зонального строения рифов и применяемой для его описания терминологии обсуждались многими авторами (Сорокин, 1977; Преображенский, Латыпов, 1980; Леонтьев и др., 1979; Космынин и др., 1982; Преображенский, 1986). На рис. 2.1. даны обобщенные схемы распределения отдельных зон и основных элементов геоморфологии рифов разного типа на поперечных разрезах. Схемы построены по материалам, собранным на

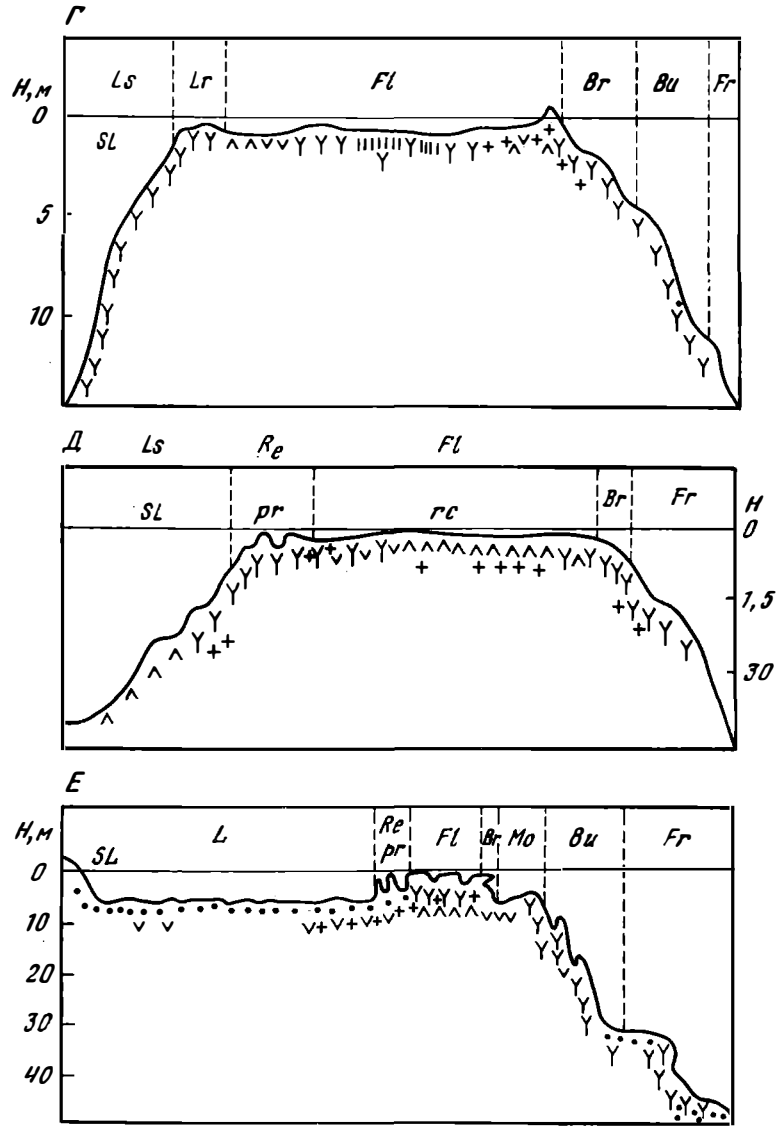


Рис. 2.1 (окончание)

разных рифах Индо-Тихоокеанского бассейна, а также по материалам других авторов (Maxwell, 1968; Stoddart, 1969; Goreau, Goreau, 1973; Battisitini et al., 1975; Stoddart et al., 1978; Chevallier, 1979; Done, 1983). На разрезах, начиная со склона наветренной стороны до склона подветренного рифа, выделяются следующие основные зоны, которые на соответствующих схемах обозначены латинскими буквами: 1 – зона нижней склоновой платформы, "reef-slope (*Fs*), глубина более 40–50 м; 2 -- зона фор-рифа, " for-reef" (*Fr*), глубина 20–40 м; 3 – зона гребней и оврагов, "spoor and grooves" или, по Т. Горо, зона опор, "buttress" (*Bu*) глубина 8–20 м; 4 – смешанная зона "mixed" (*Mi*), глубина 5–12 м; 5 – зона рва, "moat" (*M*), глубина 5–7 м; 6 – зона волнолома, "breaker" (*Bt*), глубина 1–3 м; 7 – зона риф-флета, "reef-flat" (*Fl*), глубина 0–1 м; 8 – зона внутреннего склона рифа, "inner slope" (*Ls*); глубина 0–20 м; 9 – зона подветренного края флета, "rear", "inner reef flat" (*Re*), глубина 2–4 м; 10 – лагуна (*L*),

глубина 5–40 м; 11 – зона подветренного рифа атоллов, "leeward reef", глубина 0–5 м (*Lr*); 12 – внешний склон подветренного рифа, "leeward outer slope" (*Ls*). Наиболее полный набор всех перечисленных зон имеется на атоллах и барьерных рифах. На окаймляющих рифах, а иногда и у берегов островов на наветренном рифе атоллов имеется зона береговой лагуны (*Cl*), глубина 2–4 м. На подветренной стороне таких островов часто встречается мелководное плато, по своей структуре сходное с флетом и фактически являющееся его продолжением. Обычно оно несколько более заглублено, чем наветренный флет, и поэтому часто обильно зарастает кораллами и макрофитами. Это плато на рисунке обозначено как зона лагунного флета (*Clf*). На платформенных рифах (см. рис. 1,6; 1*C*) и линейных рифах ("ribbon reef" отсутствует лагуна, часто нет таких элементов, как зона рва ("moat") зоны опор ("buttress"), ввиду большой крутизны наветренного склона.

При рассмотрении всей совокупности геоморфологических элементов рифов поражает их сходство на структурных рифах, расположенных в очень сильно различающихся по уровню продуктивности, гидродинамике и температурному режиму водах. Скажем, барьерный риф у Новой Гвинеи, который омывается достаточно высокопродуктивными водами и испытывает влияние берегового стока, в целом имеет тот же набор основных геоморфологических элементов, что и наветренный риф тихоокеанского атолла, расположенный в потоке олиготрофных вод. Такое сходство является, по-видимому, не столько следствием сходства строения их плейстоценового фундамента, сколько следствием главенствующей роли однообразных и саморегулирующихся биологических процессов, лежащих в основе роста коралловых рифов.

Каждая зона рифа имеет набор своих геоморфологических элементов, часть из которых обозначена на схемах малыми латинскими буквами. Ниже рассмотрены основные особенности геоморфологической структуры отдельных перечисленных выше зон рифов, обсуждены особенности их генезиса и дана краткая характеристика состава руководящих видов рифостроящих организмов, приуроченных к соответствующим зонам.

2.1. ЗОНЫ НАВЕТРЕННОГО СКЛОНА РИФА

Подножие рифа на глубинах 50–200 м обычно представляет собой крутой уступ края древнего рифа, носящего следы воздушной и подводной эрозии в виде расщелин и гребней. Их поверхность на глубинах более 60– 80 м обычно бывает заселена агерматипными кораллами, такими, как Dendrophyllia, Sclerhelia, Leptoseris, которые могут жить в более холодных водах (Wells, 1957), а также горгонариями и альционариями (Nephthya, Spongotes). Агерматипные кораллы могут накапливать известь в своих скелетах и даже создавать значительные по размерам глубоководные постройки у подножия рифа, преодолевая эрозию (Moore, Bullis, 1960). Выше поселяются герматипные кораллы, и прежде всего Ehinophyllia с колониями в виде козырьков или воронок. На тихоокеанских атоллах (Бикини) этот коралл появляется уже на глубине около 80 м. На глубинах 40–80 м начинается первая зона, которая относится к современному рифу, поскольку здесь появляются герматипные рифостроители: кораллы и известковые водоросли, надстраивающие древний рифовый фундамент. Это зона рифового склона (Fs). Наряду с кораллами в этом зоне много горгонарий, губок, полихет, интенсивно продуцирующих здесь известковый материал (Goreau, Goreau, 1973). Нарастание рифа, которое происходит в верхней части зоны рифового склона и выше в зоне фор-рифа на глубинах 30–60 м, приводит к увеличению крутизны склона на глубинах 60–100 м, где часто наблюдаются отвесные и и даже нависающие склоны.

Зона фор-рифа (Fr) находится на глубинах 20–40 м. Обычно она располагается на крутом склоне, иногда даже со своеобразным уступом ("sill reef"), который формируется за счет роста листовидных и массивных кораллов с крупными колониями, например Echinophyllia на тихоокеанских атоллах или Montastrea, agaricia, Madracis, Millepora, Mussa на карибских рифах. В этой зоне процветают известковые губки (Sclerospondia), а также богатая и разнообразная фауна прикрепленных организ-

мов: горгонарии, мягкие кораллы, мшанки, гидроиды, морские лилии, полихеты. В значительном количестве на известковых стенках обитают кораллины, а там, где склон не очень крут, и другие известковые водоросли. Открытие пышного развития коралловых сообществ на значительной глубине у подножия рифа было одним из важнейших достижений Томаса Горо в изучении коралловых рифов (Goreau, 1959).

Зона опор (Bu), или, как ее еще называли, зона гребней и ложбин ("spoors and grooves"), располагается на глубинах 8–20 м (см. рис. 4.2). Эта зона описана для склонов наветренных рифов многих тихоокеанских атоллов, рифов Индийского океана (Battistini et al., 1975; Pichon, 1974), Карибского бассейна (Stoddart, 1969; Goreau, Goreau, 1973; Goreau, Land, 1974; Roberts 1974). Аквалангисту эта зона предстает в виде великолепной картины спускающихся вниз по склону гряд с пышным ростом разнообразных и разноцветных кораллов, между которыми располагаются каньоны шириною 3–10 м, дно которых покрыто крупным белым коралловым песком и обломочным материалом. Как показали наблюдения Томаса Горо на рифах Ямайки, зона опор – это один из самых важных и быстрорастущих элементов рифа. Здесь происходит наиболее интенсивный рост кораллов и отмечается большое их видовое разнообразие (Pichon, 1974). Рост кораллов происходит по гребням, расположенным перпендикулярно положению фронтального склона рифа. Исследования материала, составляющего гребни, путем взрывов показали, что гребни строятся массивными видами кораллов (Shinn, 1963). В свете этих данных Горо подверг сомнению первоначальную точку зрения о происхождении системы опор как результата эрозии кромки платформ плейстоценовых рифов в период осушки, в результате которой в верхней их зоне появились ложбины, промытые стекавшими с них потоками воды (Cloud, 1959). Несомненно, процесс эрозии мог повлиять на формирование системы опор тем, что при этом наметились ложбины, по которым впоследствии происходил сток осадков с растущих рифов голоцена. Однако все же следует согласиться с Горо, что определяющим фактором образования системы опор на большинстве рифов является локализация роста кораллов на гребнях между ложбинами, по которым происходит сток донных осадков и обломочного материала, поступающего с флета. В тех участках (каналах, ложбинах), по которым "стекает" рыхлый известковый материал, не могут оседать и развиваться кораллы с массивными колониями, создающие основу рифа. По мере роста кораллов на гребнях эти ложбины превращаются в глубокие каньоны с крутыми стенками. Каньоны часто перекрываются сверху массивными колониями кораллов, которые растут на верхних краях их боковых стенок. В этом случае каньоны постепенно превращаются в пещеры. Такие пещеры часто встречаются в зоне предрифа, а в зонах, расположенных выше, являются обычным элементом геоморфологии (Garrett et al., 1971; Scoffin, 1972). Иногда они достигают высоты нескольких метров и до 10 м в длину (Zankl, Schroeder, 1972).

Механизм образования гряд и каньонов в зоне опор, предложенный Горо, преобладает на большинстве карибских рифов. В отношении же многих индо-тихоокеанских рифов такой уверенности нет, поскольку не всегда на поверхности гряд наблюдается интенсивный рост кораллов. Отмечены случаи, когда на них растут преимущественно известковые водоросли (кораллины), которые наращивают риф в одиночку гораздо медленнее, чем кораллы (Wiens, 1962). Иногда рост герматипов на поверхности гряд вообще отсутствует и гряды состоят из основных пород или кораллового известняка плейстоценового рифа (Cloud, 1954; Newell, 1961). В этих случаях они были эрозионного происхождения. Согласно Шинну с соавторами (Shinn et al., 1981), в образовании системы опор принимают участие оба описанных выше фактора. В опорах верхней, более мелководной части рост гряд является преимущественно результатом роста кораллов на их гребнях. В более глубокой части опор рост кораллов ослаблен, гряды и каньоны могут быть остатками рельефа прорезанных каналами окраин древнего рифового плато. Система опор на фронтальных рифах играет важную роль в их экологии, поскольку она ослабляет разрушительное действие волн на сообщества фронтального рифа (Stoddart, 1962). Кстати, некоторые авторы отмечают, что система опор оказыва-

ется наиболее развитой как раз на рифах, фронтальные зоны которых испытывают сильный волновой стресс (Sargent, Austin, 1954; Roberts, 1974). На внешнем склоне многих рифов часто можно встретить постройки типа бугров ("knolls") высотою 3–5 м. Такие постройки являются типичным структурным элементом лагун (см. ниже). Однако они встречаются и на внешней стороне рифа. Основа их конструкции создается массивными крупными кораллами типа Montastrea, Pavons, Agaricia, Favia, Leptastrea, Затем они обрастают ветвистыми и корковыми формами, а также мягкими кораллами и горгонариями. Их функциональная роль как элемента фронтальной зоны аналогична роли системы опор. Они способствуют диссипации энергии волн на большем пространстве, уменьшая тем самым разрушительное воздействие прибоя (Roberts et al., 1975).

Смешанная зона, или зона "mixed" (*Mi*), выделена Горо как промежуточная наветренного склона рифа между зоной рва и зоной опор. Другие авторы все зоны, лежащие выше зоны опор, называют обычно фронтальной зоной рифа ("reef front"). Смешанная зона испытывает обычно значительный волновой стресс. Но в то же время здесь существуют оптимальные для роста герматипных организмов условия питания, освещенности и кислородного режима. К тому же во фронтальных зонах рифа, как уже отмечалось выше, под воздействием прибоя снижается выедание кораллов и известковых водорослей рыбами и ежами.

Зона фронтального рва "moat" (*Mo*) имеет вид ложбины, которая тянется вдоль фронтальной зоны наветренного рифа на глубинах 5–6 м. Эта ложбина образуется в результате подавления роста кораллов в полосе накопления рыхлых осадков и обломочного материала, которые сносятся с флета прибоем и отливными течениями. Поскольку ниже по склону в смешанной зоне, а также выше в зоне волнолома идет интенсивный рост кораллов, между этими зонами постоянно образуется ров глубиной 1–2 м. Дно его бывает покрыто крупным песком и обломочным материалом, на поверхности которого обычно лежат скопления одиночных кораллов фунгий. Поверхность обломочного материала обрастает перифитоном, которым питаются обитающие здесь крупные гастроподы (Lambis, Trochus, Bursa).

Зона волнолома "brader" (*Br*) занимает фронтальный край рифа с глубинами 0–2 м. Эта зона густо заселяется герматипными организмами (кораллами, кораллинами), устойчивыми к постоянному и мощному воздействию прибоя. При этом в зоне волнолома на рифах Атлантики преобладают массивные формы кораллов, а на индотихоокеанских рифах преобладают известковые водоросли – преимущественно массивные ветвящиеся или корковые кораллины. Такое различие рифов океанов связано, по-видимому, с тем, что в Атлантике рост современных рифов начался позже, чем в других океанах, где флет большинства структурных рифов достиг поверхности моря уже в период его максимального подъема уровня океана около 3–5 тыс. лет назад. Поэтому зона волнолома здесь часто бывает приподнятой над уровнем низкого отлива. Она осушается при отливах, и кораллы на ней отсутствуют. За счет интенсивного роста корковых известковых водорослей кораллин у края флета образуется водорослевый вал.

На рифах, где водорослевый вал отсутствует и край внешнего рифа в зоне волнолома заглублен, как правило, наблюдается пышный рост быстрорастущих прочных ветвистых и листовидных форм кораллов. Такие погруженные зоны волнолома характерны для рифов Атлантики (Milliman, 1969; Kühlmann, 1975) и для рифов некоторых из Сейшельских островов (Taylor, 1968).

2.2. СТРУКТУРА НАВЕТРЕННОГО ФЛЕТА

Зона наветренного риф-флета представляет собою консолидированное вершинное субгоризонтальное плато рифа с глубинами в низкую воду 0–1 м. Некоторые зоны флета, особенно его внешний край с водорослевым валом, грядами обломочного материала и выброшенных на него прибоем крупных колоний кораллов, осыхают во время отлива. В период самых низких отливов иногда осыхают даже приглубые участки флета с обильно растущими на них кораллами. На флете могут быть и постоянно выступаю-

щие над уровнем моря участки в виде крупных скальных останцов, больших колоний кораллов, выброшенных прибоем на поверхность флета ("негритянские головы"), а также в виде островов. Плато флета обычно имеет ширину порядка 100—200 м, но на крупных атоллах, а также на некоторых барьерных и платформенных рифах флет может иметь ширину в несколько сот метров.

В связи с тем что рост рифов в период голоценовой трансгрессии происходил с разной скоростью и начался в разное время в зависимости от высоты поверхности затапливаемых плейстоценовых рифовых платформ, современные рифы в своих наиболее быстро растущих наветренных зонах в разное время достигли поверхности моря (см. выше). Большинство структурных рифов Индо-Тихоокеанского бассейна достигли уровня моря в период 4—6 тыс. лет назад, когда последний был максимальным и был выше современного на 1—1,5 м. Поэтому их риф-флет после падения уровня моря подвергся осушке и его современная поверхность сформировалась в основном в результате процессов эрозии. Возраст скального известняка на поверхности флета таких рифов 3—5 тыс. лет.

На поперечном разрезе через флет можно встретить следующие морфологические элементы (Леонтьев и др., 1979; Battistini et al., 1975):

водорослевый вал ("algal ridge" *ar*) —невысокий пологий вал, который создается у края флета за счет роста известковых водорослей кораллин;

зона рампарта ("boulder rampart", *bo*) — сцементированная кораллинами гряда глыб и крупных колоний мертвых кораллов в виде вала, прорезанного каналами, или в виде ряда отдельных бугров, которые тянутся вдоль края рифа за водорослевым валом. За этой грядой следует включаемая в зону рампарта полоса аккумуляции обломочного материала и песка ("gravel tail"), которая состоит из отдельных небольших кос, формирующихся с тыльной стороны отдельных бугров рампарта;

внутренняя зона флета ("inner reef flat") — внутренняя выровненная часть флета, которая тянется от зоны отмелей и островов; строение этой зоны очень сильно варьирует на разных рифах (см. ниже);

зона отмелей и островов представляет собой тыльную часть флета, прилегающую к лагуне. В этой зоне происходит аккумуляция песка, обломочного и глыбового материала, образующего острова и песчаногравийные отмели;

внутренний склон флета ("inner slope") — склон от зоны отмелей к лагуне. По его краю проходит лагунный вал, сложенный обломочным материалом;

зона разреженных рифов ("rear", *Re*) располагается на мелководном лагунном краю флета с глубинами 2—4 м. Она представляет собой полосу пятнистых рифов — платформообразных коралловых бугров-построек с крупными склонами и уплощенной поверхностью, которая осушается в низкую воду. Их диаметр варьирует в пределах от 5 до 30 м;

зона дна лагуны — глубоководная часть лагуны с глубинами более 5 м, дно которой занято мягкими осадками. Ниже дается более подробное описание разных типов наветренного флета.

2.2.1. ФЛЕТ ПРИПОДНЯТЫХ АТОЛЛОВ С ВОДОРОСЛЕВЫМ ВАЛОМ

Такой тип флета характерен для многих атоллов Индо-Тихоокеанского бассейна, расположенных в пассатной зоне: для некоторых из Маршалловых островов, островов Лау, Эллис, Туамоту, а также Мальдивских и Сейшельских островов. Схема строения такого флета приводится на рис. 2.1, *А*. Для флета указанного типа рифов характерно наличие водорослевого вала, построенного кораллинами (Lithophyton, Porolothon, Goniolithon), которые хорошо переносят волновой стресс. У внешнего края флета в прибойной зоне, где нарастает водорослевый вал, в условиях интенсивного водообмена скорость роста кораллин достигает 5—6 мм в год (Adey, Vassar, 1975). В результате

вдоль края рифа образуется противостоящий волнобою вал, сложенный литифицированным известняком кораллин, который является типичным элементом многих Тихоокеанских рифов (Quilcher e al., 1966). Для рифов Атлантики водорослевый вал является редкостью. Структуры, сходные с типичным водорослевым валом, имеются на платформенных рифах у Виргинских островов (Adey, 1975). В классическом виде водорослевый вал приподнят над флетом на 40–60 см, который постепенно надстраивается кораллинами по краю рифа в сторону моря. С внешней стороны тело вала пронизано каналами и дырами. В отдельных местах, где проходят по флету каналы, по которым стекают осадки, они перерезают и вал. За валом обычно находится ложбина, заполненная обломочным материалом. Такая форма водорослевого вала была описана для атоллов Маршалловых островов (Emery et al., 1954; Newell, 1956). В других районах форма и происхождение водорослевого вала могут быть иными. На атоллах Туамоту, по данным Стоддарта (1969), и на некоторых о-вах Лау, по нашим наблюдениям, само тело вала образовывалось не сколько в результате надстраивания края рифа водорослями, сколько за счет более интенсивно идущих процессов биоэрозии тела флета, за пределами прибойной зоны.

Во фронтальной зоне флета, в зоне водорослевого вала, часто можно увидеть довольно высокие останцы в виде причудливо источенных эрозией столбов и блоков, монолитно связанных со скальной породой флета (Sachet, 1954). Эти останцы, как полагают, являются остатками тела флета голоценового рифа, выросшего на 1–1,5 м выше в период наибольшего стояния уровня моря и затем подвергшегося эрозии после его снижения. В связи с этим не лишено определенных оснований предположение о том, что такое же происхождение имеют и многие острова, расположенные на флете атоллов и на барьерных рифах (Sewell, 1935). Полностью это предположение, по-видимому, принять нельзя (Stoddart, 1965). Тем не менее участие террас голоценовых и более древних рифов в качестве скального основания при формировании многих островов вполне очевидно (Chevalier et al, 1979).

На поверхности флета иногда образуются гряды обломочного материала. Кораллы на поверхности флета редки. Они представлены здесь небольшими, но прочными ветвистыми и массивными колониями, которые растут на флете главным образом в углублениях и на стенках каналов. Большие и самые мелководные участки флета вообще бывают лишены живых кораллов и покрыты известковыми водорослями, а также макрофитами и морскими травами с укороченными талломами, которые, как щетка, растут на больших участках поверхности флета. Ширина плато флета на крупных атоллах составляет 100–300 м. На приподнятых атоллах, о которых идет речь, значительная часть периметра кольцевого рифа занята островами (Chevalier et al., 1979). Между береговой линией острова и флетом располагается обычно, поясом, приглубая ложбина, дно которой покрыто крупным песком и обломочным материалом. Мы называем ее на схеме прибрежной лагуной по аналогии со сходным элементом окаймляющих рифов (рис. 2.1, *В*). В случае отсутствия острова флет приподнятых атоллов оканчивается на подветренной лагунной стороне уступом к берегу лагуны, сложенному песком и обломочным материалом (Chevalier et al., 1979).

2.2.2. ФЛЕТ НАВЕТРЕННЫХ РИФОВ ТИХООКЕАНСКИХ АТОЛЛОВ И БАРЬЕРНЫХ РИФОВ, ОСЫХАЮЩИЙ ТОЛЬКО ПРИ НИЗКИХ ОТЛИВАХ

Примером таких рифов могут быть атоллы Бикини, Эниветок, Маджуро, Арно на Маршалловых островах, некоторые атоллы Сейшельских и Мальдивских островов (Stoddart, 1971), а также многие барьерные и платформенные рифы Большого Австралийского барьера (Maxwell, 1968 Stoddart et al., 1978) и Карибского бассейна (Kühlmann, 1975; Adey, 1975, Rützler, Macintyre, 1982). Большая часть поверхности их флета не осыхает при отливе и в низкую воду имеет глубины 10–50 см. Осыхание происходит лишь периодически при самых низких отливах на относительно ко-

роткий срок. Как правило, кораллы, живущие на флете, его переносят. Поэтому флет таких рифов наряду с кораллинами, макрофитами и травами заселяется определенными видами кораллов или их жизненными формами, адаптированными к волнобою и к экстремальным условиям среды. Пример строения и зональности флета этой группы рифов даны на схеме (см. рис. 2.1, *А*). На фронтальном крае флета таких рифов кораллины строят водорослевый вал в зоне волнолома при участии мелких прочных колоний кораллов. Кораллы поселяются в каналах и промоинах, образующихся в толще известняка, который наращивают кораллины. На тыльной стороне вала за пределами волнолома поселяются приземистые ветвистые формы разнообразных кораллов, среди которых преобладают Acropora digitifera, A. cuneata, A. palifera, Leptastrea rossyana, Pocillopora damicornis, P. bulbosa, Montipora ramosa (Maxwell, 1968). На атлантических платформенных рифах на флете вблизи волнолома преобладают кораллы Diploria strigosa, Acropora palmata, Porites asteroides, Agaricia agaricites (Kühlmann, 1975). Большую роль в донном сообществе этой зоны играют зоантарии Palythoa, а также известковые водоросли Halimeda и кораллины. Основное плато флета с глубинами в нормальную низкую воду 0,3–1 м обычно бывает все изрезано каналами и ложбинами с грубыми осадками на дне. Края кораллов заселяют разнообразные кораллы, среди которых преобладают Porites (P. lobata, P. lutea) и Pocillopora bubosa. На подветренной части флета и на его возвышенных участках часто образуются гряды обломочного материала (рампарты), которые осыхают в низкую воду (рис. 2.1, *В*).

2.2.3. РИФЫ С ПОГРУЖЕННЫМ ФЛЕТОМ ИЛИ СО ЗНАЧИТЕЛЬНОЙ ДЕПРЕССИЕЙ В ЕГО ПОДВЕТРЕННОЙ ПОЛОВИНЕ

Такие рифы обычны в Карибском бассейне, где рост голоценовых рифов начался позднее, чем в Индо-Тихоокеанском бассейне (см. выше). Но и в Индо-Тихоокеанском бассейне такие рифы не редкость. Часть из них образовалась здесь, по-видимому, при тектоническом опускании платформы рифов, другая часть имеет такое же происхождение, как и в Атлантике. Это преимущественно приостровные окаймляющие и барьерные рифы. Их рост начался в среднем голоцене на приподнятых платформах древних рифов, которые при трансгрессии погрузились позднее. Поэтому они лишь недавно достигли современного уровня моря и не испытали его падения 3 тыс. лет назад. Примеры строения и зональности погруженного флета приводятся на рис. 2.1, *Д*. В зоне волнолома таких рифов отсутствует водорослевый вал. Она погружена здесь на 2–3 м, заселена прочными ветвистыми кораллами и кораллинами и сравнительно плавно переходит в плато флета (Roberts, 1974). В этой зоне перехода, где велик волновой стресс, плато в основном покрыто корковыми формами кораллин и кораллов, которые иногда наращивают в этой зоне нечто вроде невысокого вала. Само плато флета имеет глубины в низкую воду 0,5–1,5 м. В его центральной или подветренной частях нередко образуются валы обломочного материала, набрасываемого прибоем (Wells, 1954; Stoddart, 1969).

Заселенность флета кораллами на погруженных рифах бывает разной. На одних отмечается необычайно богатая и разнообразная фауна кораллов с большим процентом покрытия – до 50% (Kühlmann, 1975; Grassle, 1973). На других, хотя видовое разнообразие кораллов, обитающих на флете, велико, площадь покрытия мала – 1–5% (Stoddart et al., 1969). Однако во всех случаях ветвистые формы кораллов, обитающие на флете и подвергающиеся волновому стрессу, образуют экоморфные разновидности колоний, способные противостоять механическому воздействию прибоя (Shinn, 1966; Goreau, 1959a; Vosburgh, 1977; Geister, 1977). Массивные формы кораллов на флете растут в виде небольших колоний, расширяясь вплоть до образования коркообразных форм (Goniastrea, Montastrea) и микроатоллов. Микроатоллы образуют некоторые виды массивных кораллов Porites (P. lutea), Heliopora, Goniopora, Montastrea. Ветвистые формы кораллов часто образуют на полупогруженном флете структуры, сходные с микроатоллами. Число видов кораллов, образующих микроатоллы на Большом барьерном

рифе, близко к 40 (Rosen, 1978). Микроатоллы широко распространены на многих рифах Большого Австралийского барьера (Scoffin, Stoddart, 1978) и на атоллах центральной части Тихого океана (Wells, 1954). Согласно последнему автору, на многих атоллах Маршалловых островов на флете располагаются зоны микроатоллов, образованные колониями коралла Heliopora coerulea. Площадь некоторых из них достигает более ста квадратных метров. Путь образования микроатоллов следующий. Растущая колония коралла, достигнув поверхности воды, начинает в периоды отлива подвергаться осушке. Полипы на ее верхушке отмирают, и отмершая верхняя часть колонии подвергается интенсивной биоэрозии, в результате чего в ней появляется углубление. Латеральный же рост колонии коралла продолжается, образуя кольцевую форму микроатолла. Иногда при колебаниях среднего уровня моря образуются двойные или двухступенчатые микроатоллы.

В Карибском бассейне приглубый флет преобладает на большинстве рифов (Stoddart, 1969). Характерной их чертой является заглубленный и пологий волнолом, зарастающий такими кораллами, которые выдерживают волнобой: Acropora palmata, Diploria strigosa, Millipora alcicornis. Иногда в зоне волнолома кораллины и кораллы образуют небольшой вал, за которым начинается заглубленное на 1—1,5 м плато флета, которое бывает обычно прорезано глубокими поперечными каналами (Milliman, 1969; Geister, 1977) и густо зарастает кораллинами (см. рис. 2.1, *Д*).

Значительная площадь приглубой части рифа и следующего за ней мелководного голого плато флета занята водорослями и морскими травами. Среди известковых водорослей преобладают Porolithon, Goniolithon, Halimeda,, среди талломных — Padina, Sargassum, Dictyota, а среди морских трав — Thalassia testudinium (черепашья трава). Дальше часто следует мелководное плато, заросшее водорослями и травой и практически лишенное кораллов.

2.2.4. ЛИНЕЙНЫЕ РИФЫ

Линейные рифы обычны в районе Большого барьерного рифа. В северной его части цепочка таких рифов и образует внешний его барьер. Они отстоят от берега на большом расстоянии и являются вполне обособленными рифовыми постройками, выросшими на отдельных плейстоценовых платформах (Veron, Hudson, 1978). Между ними и берегом обычно расположены другие платформенные, кольцевые или барьерные рифы. На рис. 2.1; *Е* представлена схема основных геоморфологических зон типичного линейного рифа. Для него характерно высокое положение зоны опор, она здесь фактически сливается с зоной волнолома и располагается на глубинах 1—4 м. Глубокие рвы прорезают край флета, перемежаясь с грядами. Такая структура края флета способствует ослаблению разрушающего действия на риф океанского наката. Гряды зоны опор и край флета заселены кораллами, среди которых доминирует Acropora palifera и ряд других корковых и массивных форм. Поселение кораллов в этой зоне возможно благодаря высокому положению зоны опор, а также большой длине набегающих океанских волн во фронтальной зоне рифа, когда происходит формирование такого гребня волны, который разбивается на голом пологом гребне скалистого флета дальше, за пределами волны. Этот гребень характерен для внешних рифов Большого барьера, испытывающих океанский накат. Он получил название "reef crest". На подветренной стороне флета достаточно широких линейных рифов Большого барьера (ширина 0,5—1 м) иногда образуется зона разреженных рифов.

2.3. ПОДВЕТРЕННЫЕ РИФЫ

Подветренная лагунная сторона наветренного рифа атоллов и барьерных рифов при отсутствии на флете островов, а иногда и при их наличии чаще всего оканчивается зоной разреженного рифа ("rear"). Консолидированное плато рифа ближе к его лагунному краю все сильнее прорезается каналами и зарастает ветвистыми кораллами и микро-

атоллами. Таким образом, оно как бы рассыпается на отдельные участки и микроатоллы, образуя полосу патч-рифов, столь характерных для зоны "rear", иногда крупные патч-рифы образуют кольцо с мини-лагуной внутри. Эти кольца называют "фарос" (Scoffin, Stoddart, 1978). Глубина в этой зоне 2–6 м. В зоне патч-рифов доминируют ветвистые формы кораллов, часто образующие густые заросли. Нередки также крупные колонии массивных кораллов, таких, как Porites, Montastrea, которые в мелководных участках зоны "rear" образуют крупные микроатоллы диаметром до 2–3 м.

В зоне "rear", как правило, бывают обильно представлены альционарии и зоантарии, например, на Карибских рифах обильны представители горгонарий. Значительное место в зоне "rear" занимают макрофиты и кораллины. Первые растут на песке и обломочном материале, заполняющем дно каналов между патч-рифами. Кораллины обильно обрастают все пространства в затененных местах между ветками кораллов. На многих рифах с островами на флете зона "rear" в том виде, в каком она описана выше, отсутствует. Лагунная сторона флета на них бывает засыпана обломочным материалом и круто обрывается в лагуну. В других случаях подветренный край флета за островами в виде скального уступа уходит в воду, образуя берег лагуны. На нем поселяются в большом количестве кораллы, выдерживающие высокую мутность воды: Montipora, Porites, Hydnophora.

Подветренная сторона кольцевых рифов атоллов, как правило, формируется грядами мелководных патч-рифов, микроатоллов, а также грядами мертвых кораллов с баром из грубого песка и обломочного материала. На подветренных рифах атоллов, испытывающих современное тектоническое поднятие, образуются цепочки островов. Внешний склон подветренного рифа не имеет столь четко выраженной зональности своего строения. Часто он бывает пологим и покрывается рыхлыми осадками, которые выносятся с рифа (Milliman, 1969; Done, 1983).

2.4. ЛАГУНА

Лагуна представляет собой замкнутую, окаймленную кольцевым рифом или отгороженную от берега барьерным рифом депрессию с глубинами 5–50 м. Прибрежные лагуны в виде ложбины с песчаным дном шириною 20–50 м, тянущиеся вдоль берега, имеются и у некоторых окаймляющих рифов. Глубина лагуны отдельных рифов и ее состояние зависят от стадии эволюции, в которой находится конкретный риф, а также от срока достижения рифом поверхности моря в период голоценового роста. Представление о распределении глубин в лагуне крупного тихоокеанского кольцевого рифа на средней стадии его развития дают промеры, выполненные на атолле Такапото (о-ва Туамоту). В лагуне атолла 15% ее площади занимают глубины от 0 до 10 м, 28% – глубины 10–20 м, 30% – глубины 20–30 м, 22% – глубины 30–40% м, 5% – глубины 40–45 м (Chevallier et al., 1979). На рифах, находящихся на более поздних стадиях развития, лагуны более мелководны (средняя глубина 3–6 м). До половины площади их заняты патч-рифами и зарослями ветвистых кораллов, среди которых на атлантических рифах преобладает Acropora cervicornis, а на индо-тихоокеанских – A. formosa. Примером таких рифов, по нашим наблюдениям, являются Херон, Вистари и Уантри из группы Каприкорн на юге Большого барьерного рифа Австралии. Патч-рифы широко распространены и в лагунах многих атлантических кольцевых рифов (Milliman, 1969).

В глубоких лагунах дно, как правило, также не бывает ровным (рис. 2.1; *А*). Со дна многих лагун с глубиною от 30 до 40 м поднимаются отдельные коралловые бугры ("pinnacles"), которые иногда достигают поверхности моря (Milliman, 1969; Chevallier et al., 1979). Некоторые из этих бугров имеют диаметр до 200 м. На дне лагун часто встречаются заросли ветвистых кораллов или отдельные колонии крупных массивных кораллов. В самых мелководных зонах лагуны распространены микроатоллы (Chevallier et al., 1969), а также заросли макрофитов и морских трав. Лагуны кольцевых и барьерных рифов, как правило, занимают большую часть общей площади рифа. На их

долю приходится до 70% всей массы карбонатного материала, накапливаемого сообществом растущего рифа (Goreau, 1963). Основное пространство дна лагун кольцевых и барьерных рифов занято рыхлыми карбонатными осадками: обломочным материалом, коралловым песком или карбонатными и карбонатно-терригенными илами. При этом более грубые осадки отлагаются в мелководной части лагуны с интенсивной турбулентностью. Часто у самой береговой линии лагуны отлагается только обломочный материал, в более глубоких частях дна лагун отлагаются грубые и средние коралловые пески (глубины 5–20 м), на дне лагун с глубиной более 35–40 м обычны карбонатные илы (см. 3.6).

В заключение отметим, что существуют и другие подходы к описанию зональности коралловых рифов путем выделения типичных биотопов (Rosen, 1975; Pichon, 1978) или подводных ландшафтов (Преображенский, 1986). Система подводных ландшафтов, предложенная Б.В. Преображенским, может быть полезной для полевого описания рифа. Однако она мало что дает для понимания строения и происхождения отдельных элементов геоморфологии и зональности рифа, поскольку выделяемые ландшафты лишь поверхностно отражают действие формообразующих биологических и физических факторов на строение рифа. К тому же эта система явно не полна, а при желании можно выделить еще минимум десяток столь же типичных ландшафтов.

ГЛАВА 3

ДИНАМИКА И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ФОРМИРОВАНИЯ И РАЗРУШЕНИЯ КАРБОНАТНОЙ ОСНОВЫ РИФА. ДОННЫЕ ОСАДКИ РИФА

3.1. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПРОЦЕССОВ ОБРАЗОВАНИЯ БИОГЕННЫХ КАРБОНАТОВ

Аккумуляцию карбоната кальция можно рассматривать в числе одной из важнейших функций экосистемы кораллового рифа. Она имеет глобальное значение, будучи одним из наиболее мощных биогеохимических процессов на планете. На рифе даже в стационарной фазе его роста в условиях стабилизированного уровня океана в расчете на 1 $м^2$ производится в среднем 4—5 кг углекислого кальция в год. В период же интенсивного роста рифов 5—7 тыс. лет назад во время голоценовой трансгрессии эта величина достигала 20 $кг/м^2$ в год. За время роста средних размеров рифа Уантри (Большой барьерный риф) в период голоцена за 8000 лет жившие на нем организмы-рифостроители выделили из морской воды в виде кальцита и арагонита около 160 млн т углекислого кальция. Годовая его продукция на коралловых рифах Мирового океана в настоящее время оценивается величиной около 2,5 млрд т. При этом значительная часть этого карбонатного материала выносится за пределы рифа. Стекая по крутым склонам древних рифовых платформ, он поступает на дно шельфа и на ложе глубокого океана и включается в состав карбонатных осадков морского дна. Скальные карбонатные постройки современных и древних рифов являются важным элементом геоморфологии морского дна и побережья тропической зоны морей и океанов.

В основе процессов формирования органогенной известковой конструкции рифов, как современных коралловых, так и древних, созданных другими организмами, лежит один и тот же механизм. На дне мелководных зон теплых морей за счет роста сравнительно крупных прикрепленных донных животных с наружным известковым или хитиново-фосфоритным скелетом создается опорный каркас ("framework"). Промежуточное пространство этой "арматуры" цементируется карбонатом кальция в виде корок кораллин и заполняется рыхлым известняком в виде обломочного материала, песка, спикул. Заполняющий "арматуру" известковый материал со временем спрессовывается и подвергается литификации, в основе которой лежит процесс перекристаллизации карбоната кальция (Marshall, 1983). В определенных условиях консолидация или литификация известкового материала приводят к образованию доломитов (доломитизация). Эти процессы со временем приводят к образованию скальной известковой конструкции, которая противостоит волнобою и составляет основу для дальнейшего роста организмов-рифостроителей (Land, Goreau, 1970).

На современных рифах так же, как и на древних рифах плейстоцена, основную арматурную основу рифа (каркас) создавали массивные и ветвистые колонии склерактиниевых герматипных (рифообразующих) кораллов, а также герматипных форм восьмилучевых кораллов (Heliopora) и гидрокораллов (Millepora). Данные бурения показывают, что в толще тихоокеанских голоценовых рифов на наветренной стороне флета обычно доминируют массивные формы кораллов (Goniopora, Goniastrea, Platygyra, Porites, Pocillopora, Symphillia), тогда как на подветренной стороне преобладают ветвистые формы родов Acropora, Pocillopora, Millepora (Hopley et al., 1978; Davies, Marshall, 1979). На рифах Атлантики в качестве основных рифостроителей, создавших их арматурную часть, выступают два вида ветвистых кораллов, образующих мощные, крупные и устойчивые к волнобою колонии. Acropora palmata и A. cervicornis (Adey, 1978; Macintyre et al., 1977). В Индийском океане (о-в Реюньон) отмечено преобладание в кернах

колоний ветвистых, но устойчивых к волнобою кораллов из родов Acropora, Pocillopora, Montipora, а также массивных форм Porites (Montaggoni, 1977).

В зоне фор-рифа у подножия внешнего склона на глубинах 30–80 м, а также в расщелинах и пещерах, где ввиду недостатка света рост кораллов угнетен, важную роль в создании арматурной основы растущего рифа приобретают известковые губки из класса Sclerospongia (Hartman, Goreau, 1970, Hartman, 1977). Их скелетная основа наряду с кремнием содержит значительное количество карбоната кальция (Lang, 1974). Арматурную основу глубоководных коралловых банок на глубинах до 1500 м создают агерматипные кораллы, такие, как Oculina, Lophelia, Desmophyllum, Solenos (Cairns, Stanley, 1981; Келлер, 1985).

В качестве главного цементирующего агента современных и древних рифов плейстоцена выступают кораллины – красные известковые водоросли (см. 8.2). В числе наиболее массивных цементирующих кораллин, образующих прочные известковые корки и обладающих достаточно большой скоростью роста (до 5 мм в год), можно указать Lithophyllum, Porolithon, Hydrolithon, Sporolithon, Neogoniolithon, Lithothamnium (Adey, Vassar, 1975).

Существенное значение при консолидации и литификации рифовых построек как цементирующий агент имеют губки. Развиваясь на крупном обломочном материале, они прикрепляют его к твердому субстрату рифа. Отмирая, они инкрустируются кораллинами, что способствует литификации агломерированного таким путем известкового материала (Wulff, 1984).

Основными поставщиками рыхлого известкового материала, заполняющего коралловую арматуру при формировании современных рифов, являются сами кораллы и кораллины, которые поставляют грубый обломочный материал, а также многие другие животные и растения рифа, отлагающие известь в своем внутреннем или наружном скелете (см. 3.5, 3.6). Роль хемогенного осаждения карбоната кальция из морской воды в общем процессе образования известкового материала рифа невелика (Maxwell, 1968). Определенную роль в образовании рыхлого карбонатного материала путем его прямого осаждения из водной толщи, по-видимому, может играть бактериальное население. Этот процесс вероятен в прогретых мелководьях рифа, обогащенных органическим веществом, в условиях сильного подщелачивания среды в дневное время за счет фотосинтеза донной растительности (Bavendamm, 1932; Novitski, 1983). Микрофлора может, видимо, косвенно стимулировать осаждение карбоната из морской воды, окисляя растворенное органическое вещество, присутствие которого тормозит хемогенное его осаждение (Chave, Suess, 1970). Консолидации рыхлого известкового материала и образованию скального известняка рифа способствуют процессы их литификации (Goreau, Land, 1974). Эти процессы протекают одновременно с осаждением рыхлого известкового материала в пространство между элементами "арматурных" известковых конструкций, которые создаются рифообразователями-кораллами и другими беспозвоночными. Прежнее мнение геологов о том, что литификация древних рифов происходила после их отмирания и осушки, не подтвердилось. В толще голоценовых рифов, формировавшихся в условиях быстрого вертикального их роста, преобладает неконсолидированный обломочный материал. Процессы же современной литификации установлены и изучены на многих рифах (Land, Moore, 1980; Macintyre, 1978; Marshall, 1983). Исследования показали, что наиболее интенсивно литификация идет в пределах верхней литорали у края рифа в условиях замедления его вертикального роста. В основе этого процесса лежит перекристаллизация карбонатного материала в условиях насыщенности среды ионами кальция, магния и HCO_3^-. Частички известкового материала: обломки кораллов, песчинки, раковинки фораминифер – начинают обрастать и цементироваться игольчатыми кристаллами арагонита и плоскими кристаллами кальцита с примесью карбоната магния в количестве около 18%. Размеры этих кристаллов варьируют в пределах 20–500 мкм (Macintyre, 1978; Schroeder, 1972).

Процессы образования кристаллов на частичках известкового материала, в результате которого происходит их цементирование, как оказалось, в значительной мере

связаны с фотосинтетической деятельностью обрастающего их микрофитобентоса и покрывающих их тонких корочек кораллин. В результате фотосинтеза в слое известкового материала создается щелочная среда, что стимулирует быстрое образование кристаллов цементирующего кальцита и арагонита (Friedman, 1975). Этим, по-видимому, объясняется факт приуроченности процесса литификации к верхней зоне рифа, где световые условия фотосинтеза наиболее благоприятны. Вполне очевидно, что биологические по своей сути процессы литификации карбонатного материала, равно как и процессы цементирования рифа за счет роста кораллиновых известковых водорослей, имеют первостепенное значение в формировании и сохранении противостоящей волнобою скальной конструкции рифа в качестве материальной основы для существования его специфической экосистемы.

3.2. ОБРАЗОВАНИЕ БИОГЕННОГО КАРБОНАТА КАЛЬЦИЯ ЖИВОТНЫМИ РИФА

Способность к отложению карбоната кальция как скелетного материала (кальцификация) широко распространена среди водных беспозвоночных. Ею обладают простейшие, кишечнополостные, аннелиды, мшанки, моллюски, плеченогие, асцидии, иглокожие (Milliman, 1974). Однако в наибольшей степени этот процесс выражен у так называемых герматипных беспозвоночных (Vaughan, Wells, 1943), которые содержат в своих тканях растительные эндосимбионты зооксантеллы. Именно герматипные животные наряду с известковыми водорослями являются главными рифостроящими организмами. В их числе склерактиниевые шестилучевые кораллы, герматипные восьмилучевые кораллы (Heliopora, Tubipora, Plexaura, Nephthya, Palythoa), герматипные гидроиды (Millepora), моллюски тридакны, герматипные фораминиферы. Экспериментальным путем было установлено, что фотосинтез зооксантелл интенсифицирует процесс кальцификации – накопление углекислого кальция в форме арагонита (Kawaguti, sakamoto, 1948; Goreau, Goreau, 1959; Goreau, 1963; Pearse, Muscatine, 1971; Vandermeulen et al., 1972; Chalker, 1983). В результате на свету процесс кальцификации у таких животных заметно ускоряется (Barnes, Taylor, 1973; Huston, 1985). Среднее ускорение кальцификации на свету для 11 массовых видов склерактиний по результатам определений с помощью меченого кальция составляет 9 раз (табл. 3.1). У некоторых отдельных видов оно может достигать 40 раз, а у гидрокоралла Millepora оно было выражено слабо и составляло 1,4 раза. Связь кальцификации с зоосинтезом зооксантелл у кораллов подтверждается также фактом торможения ее в присутствии химического ингибитора фотосинтеза DCMU (Chalker, Taylor, 1975).

Многочисленные исследования биохимического механизма кальцификации и участие в нем зооксантелл пока не дали однозначного ответа. Разными авторами предполагались разные схемы механизма этого процесса (Muscatine, 1971). Одни авторы считают, что в процессе фотосинтеза зооксантеллы удаляют из зон кальцификации в тканях животного кислые продукты обмена (CO_2, органические кислоты), способствуя подщелочению среды, а также удаляют фосфаты и аммоний – вещества, тормозящие кристаллизацию $CaCO_3$ (Goreau, 1963; Yonge, 1968; Yamazato, 1970; Woodhead, Weber, 1973; Crossland, Barnes, 1974). Согласно другим представлениям, зооксантеллы поставляют исходные органические молекулы для синтеза органической матрицы типа хитиновых волокон, которые являются как бы ядрами кристаллизации (Wainwright, 1963; Young, 1973; Johnston, 1979). Еще одна точка зрения на участие фотосинтеза зооксантелл в процессе кальцификации сводится к тому, что последние поставляют тканям коралла энергетический материал, необходимый для компенсации затрат энергии на кальцификацию, поскольку он может быть связан с энергозависимыми процессами транспорта ионов Ca^{2+} и бикарбоната через клеточные мембраны (Yamazato, 1970; Barnes, Taylor, 1973). Существующие экспериментальные данные показывают, что азотистые соединения цитруллинового цикла (мочевина, аллантоин) участвуют в процессе кальцификации у кораллов, поставляя в зоны осаждения кальция CO_2 и ионы NH_3^+, которые

Таблица 3.1

Интенсивность кальцификации и ее зависимость от света у известковых водорослей и кораллов (по: Goreau, Goreau, 1959)

Объект	Род, вид	Интенсивность кальцификации, мг/(г · ч)	
		на свету	в темноте
Известковые водоросли	Galaxaura sp.	143,0	92,0
	Halimeda opunta	8,9	6,4
	Lithothamnium sp.	2,4	2,1
Кораллы	Acropora cervicornis:	3,3	0,4
	боковые части ствола	0,9	0,1
	Porites furcata	0,28	0,08
	Millepora complanata	0,26	0,14

нейтрализуют протоны при образовании $CaCO_3$ (Crossland, Barnes, 1974). Кораллы откладывают известь в виде кристаллов арагонита, хотя в их колониях можно встретить и кристаллы кальцита. Они появляются в них вторично в результате кристаллизации карбоната кальция в ходах сверлящих организмов (Macintyre, Towe, 1976).

Скорость кальцификации у кораллов измеряют по весовому или объемному приросту скелета (Jokiel et al., 1978), по потреблению ионов Ca^+ из морской воды (Stoddart, Johannes, 1978), по балансу углекислоты в воде, измеряемому путем определения pH воды (Barnes Deveraux, 1984). Однако чаще всего используют радиоизотопный метод Горо (Goreau, 1959; 1963). Кальцификация измеряется по интенсивности потребления иона Ca^{2+}, содержащего радиоактивный кальций Ca^{45} (Drew, 1973; Barnes, Crossland, 1978; Bohm, 1978).

Опыты по измерению скорости кальцификации кораллов in situ показали, что суточный ход этого процесса сходен с ходом кривой валового фотосинтеза кораллов (см. 1.2.4.1). Измерения световых кривых кальцификации (зависимость скорости процесса от освещенности) показали их сходство со световыми кривыми фотосинтеза кораллов (Barnes, Taylor, 1973). Эти данные дали возможность описать упомянутую зависимость в виде уравнения: $C = C_m \cdot \mathrm{tg} J/J_k$, где C – наблюдаемая интенсивность кальцификации, C_m – максимальная ее интенсивность, J – наблюдаемая освещенность, J_k – оптимальная освещенность (Chalker, 1983). Ввиду существования такой зависимости следует ожидать заметного снижения интенсивности кальцификации и соответственно интенсивности роста кораллов с глубиной пропорционально убыли подводной освещенности. В какой-то мере это имеет место (Buddemeyer et al., 1974; Dustan, 1975). Однако до глубины 20 м эффект снижения скорости роста кораллов, отражающий интенсивность кальцификации, был значительно меньше падения самой освещенности, что достаточно четко доказывает их световую адаптацию (Barnes, Taylor, 1973; см. 12.4.2). Но световая адаптация действует лишь до определенного предела падения освещенности с глубиной. Например, на рифах Ямайки, согласно классическим исследованиям Горо (Goreau, 1963), глубже 20 м скорость роста кораллов замедляется, что было подтверждено последующими наблюдениями (Huston, 1985).

В числе животных–обитателей рифа, в большом количестве образующих карбонатный материал, следует выделить фораминиферы. Эти простейшие, обладающие известковым панцирем, достигают в донных осадках рифов огромных размеров – 5–8 мм. При этом крупные и быстрорастущие их виды содержат симбиотические зооксантеллы, наличие которых ускоряет у них кальцификацию и рост. Такие крупные фораминиферы объемом 0,2–0,5 $см^3$ вырастают за 2–3 года (Ross, 1972; 1977), тогда как мелкие (на 2–3 порядка меньшего объема) донные фораминиферы умеренных морей, также имеющие растительные симбионты, но не зооксантеллы, а синезеленые водоросли,

достигают своих максимальных размеров за срок 5–6 лет. Найдено, что у герматипных фораминифер кальцификация зависит от света так же, как у кораллов (Duguay, Taylor, 1978). Фораминиферы в массе развиваются в рыхлых донных осадках рифа. Раковинки крупных герматипных видов фораминифер, и прежде всего фораминиферы Marginopora и Alveolinella, формируют около 15% всей массы рыхлых осадков рифа (Maxwell, 1968; см. 9.8).

Среди моллюсков главными рифостроителями являются тридакны – крупные герматипные моллюски, имеющие симбиотические зооксантеллы (см. 9.1.1.4). Они дают очень высокую численность на рифах и обладают крупными массивными раковинами. Их раковины достигают метра в длину и имеют вес до сотни килограммов. Раковины тридакн в большом количестве встречаются в составе скальной основы современных плейстоценовых рифов (Chappel, Polach, 1976). Изучение механизма кальцификации у моллюсков показало, что в этом процессе большую роль играет особое органическое вещество типа глюкопротеина, секретируемое мантией в полость между раковиной и стенкой растущей раковины (Wilbur, 1976).

Заметную роль в образовании известкового материала играют и агерматипные животные, имеющие известковые скелеты в виде панцирей, игл, трубок, раковин, радул, спикул (Chave et al., 1972, Maxwell, 1973; Cuffey, 1977). В их числе иглокожие (ежи, звезды, офиуры, голотурии), разнообразные моллюски, мшанки, крабы, полихеты, губки и мягкие кораллы (см. 3.6).

3.3. БИОГЕННАЯ ПРОДУКЦИЯ КАРБОНАТА КАЛЬЦИЯ РАСТЕНИЯМИ РИФА

Способностью отлагать карбонат кальция в своих талломах обладают представители всех основных представителей основных систематических групп водорослей, обитающих на рифах. В их числе насчитывается более 100 родов (Borowitzka, 1977). Большинство талломных макрофитов отлагают карбонат кальция в форме арагонита (орторомбическая форма кристалла) в клеточной стенке и межклеточном пространстве. Таковы представители красных водорослей сем. Peissoneliaceae, зеленые водоросли Dascillus, Caulerpa. Главные представители известковых водорослей – красные корковые водоросли кораллины (сем. Corallinaceae) – отлагают в своей клеточной стенке кальцит с примесью углекислого магния от 5 до 15%. В составе зеленых известковых водорослей находятся такие широко распространенные на рифах их роды, как Halimeda, Penicillus, Udotea, Rihocephalus, Cymopolia. Среди бурых водорослей способностью отлагать известь обладает Padina из семейства Dictyonales. Она отлагает арагонит внеклеточно в виде полосок на внешней поверхности таллома. Многие колониальные синезеленые водоросли из семейства Nostocaceae отлагают известь в виде кристаллов арагонита в слизевой основе, формирующей их круглые колонии, или в клеточной стенке. Как известно, синезеленые водоросли были древнейшими продуцентами биогенного кальцита. При их участии формировались биогермы еще в раннем палеозое (см. 1.2). У некоторых известковых макрофитов кальций отлагается также и внутриклеточно в виде оксалата (Acetabularia).

Среди перечисленных таксонов известковых водорослей наиболее активными продуцентами карбонатного материала являются Halimeda и Corallinacea (Goreau, 1963; Maxwell, et al., 1964; Chave et al., 1972; Littler, Doty, 1975). Содержание извести в процентах от сухого веса достигает у халимеды 90–97%, тогда как у других известковых зеленых водорослей того же семейства Udoteaceae, таких, как Udotea, Penicillus, Rhipocephalus, оно близко к 40–60% (Bohm, et al., 1978). На большинстве рифов за счет халимеды образуется от 10 до 50% известкового материала рыхлых осадков. Род Halimeda представлен на рифах Карибского бассейна преимущественно видами H. opunta, H. discoidea, H. incrassata. В зоне Большого барьерного рифа Австралии преобладают H. tuna, H. opunta, H. copiosa, H. minima (Drew, Abel, 1983).

Кораллины из семейства Corallinaceae представлены на рифах несколькими родами.

Пожалуй, наиболее важную роль в создании рифовых построек играют представители кораллин, образующие массивные коркообразные, иногда слабо ветвящиеся колонии, которые растут на наветренном крае рифа и на флете в участках, подверженных наибольшему волнобою (см. 8.2). Оптимальными условиями для их роста является интенсивный водообмен и сильный свет. В составе отлагаемого ими в своих клеточных стенках кальцита содержится до 25% карбоната магния (Borowitzka, 1983). Они растут на флете, на голых скальных поверхностях, в трещинах и выемках, а также на колониях отмерших кораллов, цементируя их. Скорость их линейного роста достаточно велика и достигает 0,7—2 см в год (Agegian, 1981). После отмирания клеток кораллин в них начинается кристаллизация карбоната кальция с примесью магния, в результате чего отмершие участки корок кораллин подвергаются литификации, наращивая скальную основу флета (Alexandersson, 1974). Таким образом, определяющая функция корковых кораллин состоит в консолидации крупных арматурных блоков известняка и в постройке скальной основы рифа (Stoddart, 1969; Littler, 1972). Представители других родов корралин имеют вид пучков, отростков, импрегнированных кальцитом, или веточек. Водоросли Amphiroa, поселяясь на мертвых кораллах, также часто выполняют функцию цементирования. Главная же функция ветвистых кораллин состоит в продукции рыхлого карбонатного материала рифа. Продукция карбоната кальция кораллинами оценивается в 20—40% от его суммарной продукции всем сообществом рифа. Именно таково обычное для большинства рифов относительное содержание в рыхлых осадках кальцита, который образуют кораллины. Остальная масса карбонатного материала представлена арагонитной его формой, которая продуцируется кораллами и зелеными известковыми водорослями.

Механизм кальцификации у известковых водорослей изучался преимущественно на примерах халимеды и некоторых кораллин (Goreau, 1963; Bohm, 1978; Borowitzka, 1977; 1979). Согласно последним авторам, образование кристаллов арагонита у халимеды происходит в межклеточных промежутках наружной паренхимы таллома. Из этих промежутков, в которые из внешней среды попадают ионы гидрокарбоната кальция, происходит откачка CO_2 за счет фотосинтетического ее потребления. Это и приводит к росту pH и к образованию в межклеточных промежутках $CaCO_3$ в виде игольчатых кристаллов арагонита. Существенная особенность процесса кальцификации у халимеды состоит в его независимости от света. На свету и в темноте этот процесс идет у нее практически с одинаковой скоростью (см. табл. 3.1). Согласно мнению Горо, именно данная особенность физиологии роста халимеды объясняет обилие разных ее видов в глубоких зонах рифа на глубинах около 60 м, где ввиду снижения освещенности резко убывает число видов кораллов и кораллин, у которых кальцификация зависит от света.

Кораллины отлагают кристаллы кальцита с большой примесью углекислого магния в своей клеточной стенке. При этом образующиеся кристаллы сразу же обрастают органическим материалом нарастающей клеточной стенки, будучи ориентированными в ней определенным образом. Это придает механическую прочность клеткам и тканям кораллин, у которых каждая клетка окружена как броней прочным известковым чехлом. Не случайно кораллины выдерживают волнобой даже там, где разрушаются массивные формы кораллов и образуют на участках края флета в зонах наибольшего воздействия волн водорослевые валы, о которых упоминалось выше. Процесс кальцификации у кораллин ускоряется на свету (Borowitzka, 1979), хотя и в меньшей степени, чем у кораллов. Соотношение скорости кальцификации на свету и в темноте у кораллин, по данным Горо, составляет около 1,5 (см. табл. 3.1), тогда как у кораллов — около 9. И все же определенная связь кальцификации с фотосинтезом прослеживается и у кораллин. Так, кальцификация у них ингибируется в присутствии химического ингибитора фотосинтеза (DCMU) так же, как и у кораллов. Возможно, за счет фотосинтеза у них происходит поставка АТФ, необходимой для активного транспорта ионов Ca^{2+} в зону кальцификации (Barnes, Taylor, 1973). Установлено также, что в процессе образования кристаллов кальцита частично участвует углекислота, выделяемая клетками

водоросли в процессе дыхания (Borowitzka, 1983). Скорость кальцификации у известковых водорослей измеряли путем оценки весового прироста извести, а также с помощью радиоизотопов Ca^{45} и C^{14} (Borowitzka, 1977). Как уже отмечалось выше, применение Ca^{45} дает завышенные результаты. Более надежные величины можно получить с помощью C^{14} (Borowitzka, Larkum, 1976), а также измеряя прямое потребление растениями ионов кальция из морской воды (Böhm, Goreau, 1973).

3.4. ИНТЕНСИВНОСТЬ ПРОДУКЦИИ КАРБОНАТНОГО МАТЕРИАЛА НА РИФЕ, СКОРОСТЬ РОСТА КОРАЛЛОВ И ИЗВЕСТКОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Скорость новообразования карбонатного материала сообществом рифа измеряют разными методами. В их числе: определение скорости кальцификации отдельными организмами в условиях эксперимента, близких к таковой in situ (Smith, Kinsey, 1976; 1978), измерение скорости линейного и весового роста массовых видов кораллов (Edmondson, 1929; Jokiel et al., 1978), определение изменений топографии поверхности рифов за длительные сроки, радиоуглеродная датировка толщи голоценовых рифов (Davies, 1983) и измерение баланса углерода на рифе (Sargent, Austin, 1949). Линейный и объемный рост кораллов изучают, анализируя с помощью рентгенографии годовых колец роста на срезах колоний (Macintyre, Smith, 1974). Для той же цели применяют метод прижизненной окраски кораллов ализарином, который окрашивает не только ткани коралла, но и скелетный материал (Dustan, 1975). На колонию in situ надевают пластиковый мешок и вводят раствор красителя. Через несколько часов мешок с колонии снимают. Окрашенную колонию оставляют на экспозицию на срок 6–12 месяцев, после чего на срезах колонии измеряют прирост от границы окрашенного слоя (Stoddart, Johannes, 1978). Некоторые результаты измерения скорости кальцификации, выполненные для массовых видов кораллов и для некоторых фораминифер, обобщены в табл. 3.2. Как видно из приведенных в ней величин, скорость кальцификации у известковых водорослей в среднем выше, чем у кораллов. Она достигает внушительных величин: 1–3 мг $CaCO_3$ на 1 г сухого веса в час, или до 20–50 мг $CaCO_3$ на 1 г в сутки. Таким образом, скажем, корка кораллины 2 мм толщиной произведет около 5 кг кальцита на 1 $м^2$ в год, что в целом близко к величине суммарной продукции кальцита известковыми водорослями, полученной другими методами (табл. 3.3). Продукция карбоната кальция зеленой водорослью халимедой на Большом барьерном рифе оценивается в 1–4 кг/$м^2$ в год (Drew, Abel, 1983). Столь значительные ее колебания вызваны, по-видимому, методическими погрешностями, связанными с применением изотопного метода (Crossland, Barnes, 1977).

Скорость кальцификации у кораллов по результатам измерений с помощью Ca^{45} варьирует в пределах от 0,2 до 3,3 мг/г в час. Данная величина (3,3 г) была получена автором радиоизотопного метода Горо. Впоследствии его данные подверглись критике (Borowitzka, 1979). Оказалось, что в начале экспозиции колонии коралла в присутствии меченого кальция его потребление проходит в значительной мере за счет обмена ионами Ca^{2+} между средой и кристаллами арагонита в скелете животного, а не за счет продукции нового карбоната кальция. В результате определяемая скорость кальцификации оказывается завышенной, что, по-видимому, и характерно для данных, проводимых в работах Т. Горо. Последние определения показали, что скорость кальцификации у большинства изученных видов кораллов варьирует в пределах 0,2–0,6 мг/(г · ч), что должно соответствовать годовой продукции 2–10 кг/$м^2$ $CaCO_3$ при среднем покрытии площади рифа кораллами 10–30%.

Многочисленные измерения суммарной продукции карбонатного материала в донных биотопах коралловых рифов показывают, что наибольших величин она достигает на риф-флете независимо от того, заселен он кораллами или известковыми водорослями ("algal ridje", "algal pavement"). Как видно из табл. 3.3, в которой суммированы результаты этих измерений, на риф-флете за сутки кораллами и кораллинами отлагается более 10 г карбонатного материала на 1 $м^2$. Эта величина оказывается соизмеримой,

Таблица 3.2

Скорость кальцификации (S_c) у организмов-рифостроителей в светлое время суток

Объект	Видовое название	S_c, мг/г сухого веса в час	Литературный источник
Кораллины	Amphiroa fragilissima	2,09	Stark et al., 1969
	Amphiroa foliacea	0,26	Borowitzka, 1979
Зеленые известковые водоросли	Halimeda discoidea	0,35	Goreau, 1963
	H. opunta	0,70	Stark et al., 1969
	H. tuna	0,60	То же
	H. tuna	2,90	Böhm, 1978
	Penicillus	1,05	То же
	Udotea	2,9	"
Бурые известковые водоросли	Padina sanctaecircus	3,13	"
Склерактиниевые кораллы	Acropora cervicornis	0,20	Chalker, 1983
	Acropora sp.	0,20	Barnes et al., 1976
	Acropora cervicornis	2,4–3,3	Goreau, 1963
	Porites furcata	0,28	То же
	склерактиниевые кораллы Ямайки, среднее для 11 видов	1–2	"
Гидрокораллы	Millepora complanata	0,26	"

Таблица 3.3

Скорость биогенного осаждения карбоната кальция (R_c) и годовая продукция карбонатного материала (P_c) в донных биотопах рифов (обозначения зон рифов: *af* – флет, занятый известковыми водорослями, *Fl* – флет, занятый преимущественно живыми кораллами, *pr* – патч-риф. *L* – лагуна. *M* – средневзвешенная величина (для всего рифа) (данные: Stoddart, 1969; Smith, 1973; Smith, Pesret, 1974; Stearn et al., 1977; Kinsey, 1978; Hubbard et al., 1981; Barnes, Deveraux, 1984; Drew, Abel, 1983)

Местоположение рифов	Зоны рифа и средневзвешенная величина	R_c, г/(м²/сут)	P_c, кг/м²
Риф Уантри, Австралия	*af*	11,6	4,0
	Fl	13,0	4,5
	L	4,3	1,0
	pr	1,5	0,3
Риф у о-ва Лизард, Австралия	*Fl*	10,4	3,6
	af	11,0	3,8
	M	5,8	1,8
Риб-риф, там же	*Fl*	9,4	3,5
Большой барьерный риф	*L*	6,1	2,5
Рифы Аброльхос, Западная Австралия	*Fl*	13,0–50,0	12,0
Гавайские рифы	*M*	3,0	1,1
Атолл Эниветок	*Fl*	31,0	11,2
	af	11,7	4,7
	M	10,0	3,6
Атолл Ронгелап	*M*	24,0	9,2
Атолл Кантон	*M*	1,5	0,5
О-в Барбадос	*Fl*	42,0	15,0
Риф Сан-Круп, Виргинские острова	*M*	19,0	5–7
Багамские острова	*M*	22,0	7,5

а иногда и превышает продукцию органического вещества в донных биотопах коралловых рифов, которая составляет в зоне флета 8–12 г за сутки в расчете на сухой вес. Весьма значительна скорость кальцификации в лагуне, где она осуществляется известковыми водорослями и фораминиферами (4 г/м^2). Средние величины биогенной продукции $CaCO_3$, определенные для всего сообщества ряда рифов и атоллов, дали величины от 4 до 10 г/(м^2 · сут), или от 1 до 15 кг/(м^2 · год) (Smith, Kinsey, 1976; Glynn, 1977; Stearn et al., 1977). Рекордно высокая скорость кальцификации – около 50 г $CaCO_3$ – была зарегистрирована на флете высокоширотных рифов Аброльхос в Западной Австралии (Johannes et al., 1983). Средняя годовая продукция $CaCO_3$ на этих рифах составляла около 12 кг/м^2, что соответствует скорости роста рифа (учитывая пористость) около 2 см в год. На флете и в биотопах внешнего склона рифа годовая продукция карбонатного материала оценивается в 3–4,5 кг/(м^2 · год) (Smith, 1983). Эти данные показывают, что экосистемы рифов являются мощными генераторами карбонатного материала. За год на 1 км^2 они продуцируют около 2–4 тыс. т биогенного карбоната, в состав которого наряду с кальцием входит в значительном количестве магний (5–10%). Рифовые карбонаты содержат также стронций, железо и ряд тяжелых металлов (Fe, Cu, Ni, Cd, Zn, Pb, John, 1974). Суммарная площадь коралловых рифов составляет 6 · 10^5 км^2. Соответственно годовую продукцию производимого ими карбонатного материала можно оценить примерно в 2,5 млрд т.

Скорость линейного роста кораллов в значительной мере определяется скоростью кальцификации. Поэтому факторы, влияющие на кальцификацию, влияют на скорость их роста, а также и на форму их колоний, поскольку при изменении скорости кальцификации, сохранении роста мягких тканей и числа полипов меняются соотношения между площадью поверхности коралла и числом полипов (Goreau, 1963). В числе факторов, влияющих на скорость кальцификации, следует упомянуть обсуждавшиеся выше условия освещенности, а также антропогенную эвтрофикацию и влияние штормов. В условиях эвтрофирования повышенная концентрация биогенов в воде может тормозить кристаллизацию $CaCO_3$ (Simkiss, 1964). В условиях эвтрофикации возрастает мутность воды, что ухудшает освещенность и тормозит светозависимую кальцификацию кораллов (Dodge, Vaisnys, 1977; Dodge, 1981). Воздействие ураганов на риф приводит прежде всего к ломке крупных зрелых колоний кораллов, которые имеют большую площадь соприкосновения с волновым стрессом и в большей степени ослаблены сверлящими организмами. На месте этих сломанных медленно растущих колоний поселяются интенсивно растущие молодые кораллы. Таким образом, происходит постоянное омоложение рифостроящих сообществ кораллов под действием штормов и ураганов, в результате чего общая интенсивность кальцификации на таких рифах возрастает (Highsmith et al., 1980). Замечено, что на барьерном рифе скорость линейного роста кораллов по мере удаления от берега снижается (Ladale, 1983).

Показателем интенсивности кальцификации кораллов может быть и скорость их линейного и весового роста. Результаты их измерений разными авторами представлены в табл. 3.4. Согласно этим данным, наибольшая скорость роста характерна для оппортунистических и наиболее массовых видов кораллов с ветвистой формой колоний. В числе наиболее быстро растущих кораллов массовые виды ветвистых кораллов: Acropora cervicornis, A. palmata, A. formosa. Скорость их линейного роста составляет от 4 до 26 см в год (Huston, 1985). Скорость роста ветвистых кораллов Pocillopora, Porites близка к 1–4 см в год. У массивных форм Porites, Montastrea она составляет 0,3–2,5 см в год (Krasnov, 1981; Поляков, 1982; Crossland, 1981; Alcala et al., 1981). Скорость линейного роста различна в разных частях одной и той же колонии и у разных колоний одного вида (Stephenson, Stephenson, 1933; Goreau, Goreau, 1959; Buddemeyer et al., 1974). Эта разница у некоторых кораллов, например у Manicina areolata, может превышать порядок величин (Goreau, 1961a). Существенно, что ионы кальция могут транспортироваться по ценосарку колонии коралла в зоны наиболее интенсивной кальцификации (Taylor, 1977).

Как видно из табл. 3.4, представители одного и того же рода кораллов в разных ре-

Таблица 3.4

Скорость линейного роста кораллов (данные: Kawaguti, 1941; Glynn, 1973; Krasnov, 1981; Davis, 1983; Isdale, 1983; Huston, 1985; Clausen, Roth, 1975; Chave et al., 1972)

Бассейн	Вид коралла	Скорость роста, см/год
Тихий океан	Acropora pulchra	10,0–17,0
	Pocillopora damicornis	0,9–3,9
	Montastrea sp.	1,4
	Pavona clavus	1,5–2,3
	P. gigantea	1,0–1,9
	Porites lobata	0,4–1,3
	Porites compressa	0,3–2,4
	Favia pallida	0,5–0,7
	Fungia fungites	1,0–1,7
Атлантический океан, Карибский бассейн	Acropora cervicornis	4,0–2,6
	A. palmata	4,0–9,9
	A. prolifera	3,7–8,2
	Agaricia agaricites	0,5–1,7
	Siderastrea siderea	0,2–0,5
	Porites porites	0,3–3,6
	Porites furcata	0,9–2,3
	Diploria strigosa	0,3–1,0
	Montastrea annularis	0,9–1,1
	Madracis asperula	2,4

гионах растут с разной скоростью. Более того, линейная скорость роста кораллов заметно варьирует и в разные сезоны года. Эти колебания особенно велики у кораллов на рифах, расположенных у границ тропической зоны, где значительны сезонные изменения температуры (Shinn, 1966; Glynn, 1977). На рифах Аброльхос, расположенных за пределами тропической зоны на 28° ю. ш., коралл Acropora formosa летом рос в 5 раз быстрее, чем зимой (Crossland, 1981). В опытах с переносом кораллов в меняющиеся температурные условия, а также путем наблюдений за сезонным ростом кораллов был найден оптимум температуры для их роста, который близок к 26–27°С (Yap, Gomez, 1981). При температуре ниже 16° он прекращался (Wells, 1957; Buddemeyer, Kinzie, 1976; Weber, White, 1977). Температура выше 32° является для гавайских кораллов летальной (Jokiel, Coles, 1977). Температурный оптимум для процесса кальцификации кораллов в лабораторных условиях был близок к 27–30°С (Glynn, Stewart, 1973; Clausen, Roth, 1975).

Как уже отмечалось выше, важным фактором, влияющим на рост кораллов, являются условия освещенности. Исследования показали, что уже в пределах глубин от 5 до 20 м скорость линейного роста кораллов заметно снижается вместе с падением освещенности, хотя и у самой поверхности может наблюдаться некоторое его уменьшение, связанное с ингибирующим эффектом избыточного света (Buddemeyer et al., 1974; Bak, 1976; Smith, Harrison, 1977; Highsmith 1979; Roth et al., 1982). Снижение скорости роста кораллов с глубиной происходит, несмотря на наличие у кораллов определенных физиологических механизмов световой адаптации (см. 12.4.2). Например, коралл Porites lutea на глубине 4 м рост в 2,5 раза быстрее, чем на глубине 30 м (Buddemeyer et al., 1974). Связано это, по-видимому, с тем, что свет, как и температура воды, не является единственным меняющимся с глубиной фактором, который может контролировать рост кораллов. В числе таких факторов можно назвать силу движения воды, волнобой, концентрацию взвеси планктона как источников гетеротрофного питания кораллов.

Линейная вертикальная скорость роста самих рифов определяется геологами доста-

точно точно на основе радиоуглеродных датировок кернов. До достижения современными рифами поверхности моря в период голоценовой трансгрессии скорость роста их скального фундамента составляла 1–12 мм в год (см. 1.2). При таком годовом приросте продукция карбонатного материала сообществом герматипов рифа даже без учета одновременно идущей эрозии (см. 3.5) выражалась величинами 3–20 г/(м^2 · год), что в целом несколько выше оценок величины его продукции на современных рифах, достигших поверхности моря (см. табл. 3.3). Скорость роста рифов, равно как и состав организмов-рифостроителей, в большей степени зависит от воздействия волнения. В условиях сильного волнобоя, такого, как, например, на атоллах пассатной зоны Тихого океана, рост островов идет в значительной мере за счет известковых водорослей кораллин и в меньшей степени за счет кораллов. В этих условиях рифы растут медленнее, в большей степени консолидированы, чем рифы Атлантики с преобладанием на них кораллов как основных рифостроителей (Adey, 1978).

Консолидированный биогенный карбонат, который производится на флете современных рифов, достигших поверхности моря, частично подвергается эрозии и перерабатывается волнобоем в рыхлый материал, который сносится в лагуну или на внешнюю сторону рифа. Стекая по склонам скального основания рифа, этот материал участвует в формировании склоновых карбонатных осадков дна окружающего рифы моря. Определение скорости седиментации рыхлого карбонатного материала в лагунах производилось разными методами: по балансу карбонатов (риф Уантри, Davies, 1977), по радиоуглеродным датировкам проб, взятых под дном лагун (рифы Большого барьера в Австралии, Frankel, 1977), по выделению карбоната с фекалиями животных, питающихся кораллами и донными осадками (Bardach, 1961). Эти определения дали сходные результаты: 1–3 мм в год.

3.5. ЭРОЗИЯ ИЗВЕСТКОВОЙ ОСНОВЫ РИФА

Одновременно с ростом скального остова рифа его поверхность подвергается весьма интенсивной эрозии. На поверхности риф-флета, достигшей уровня моря, интенсивность эрозии должна быть примерно равной нарастанию консолидированного известкового материала, производимого кораллами, кораллинами и тридакнами. Если последняя оценивается в 2–4 кг/м^2 или 1–2 мм прироста в год, то годовую величину эрозии флета при этом условии можно было бы оценить тоже в 1–2 мм. Именно такие ее величины приводятся в оценках скорости эрозии разных рифов, полученные различными методами (табл. 3.5). Существенно, что наиболее интенсивно эрозия скальной основы рифа протекает на его поверхности в приливно-отливной зоне. Как показали количественные оценки интенсивности эрозии рифа атолла Альдабра в Индийском океане, вне этой зоны на глубинах 5–10 м она снижается более чем на порядок (Trudgill, 1976).

Свидетельством интенсивной эрозии скального основания рифов является их необычаной сложный рельеф. Подножие, поверхность и подветренный край флета рифов изрезаны рвами, трещинами, дырами, ямами, пещерами (Ginsburg, 1983). Эрозия скального основания флета протекает главным образом биологическим путем под воздействием животных, обитающих на рифе. Однако существенную роль в ней играют также механическое воздействие прибоя и физико-химические процессы. Прибой воздействует на твердые конструкции рифа, обламывая их и вынося за пределы флета образующиеся обломки. Существенная эрозия происходит за счет абразивного воздействия обломочного материала, который движется по поверхности флета под воздействием волнения и приливно-отливных течений. Эрозия поверхности флета ускоряется процессом выветривания пористой поверхности известняка за счет роста кристалликов морской соли при испарении с нее морской воды во время осушки рифа при отливе. Химическая эрозия идет за счет растворения карбоната кальция под действием дождевой и морской воды. Этот процесс ускоряется за счет обогащения воды над рифом и особенно вод лагуны углекислотой, выделяющейся при деструкции органического вещества, которая протекает в донных осадках рифа с большой интенсивностью, дости-

Таблица 3.5

Показатели эрозии поверхности скального основания риф-флета в приливной зоне (данные: Davies, 1974; 1983; Rutzler, 1975; Trudgill, 1976; Hudson, 1977; Bromley, 1978)

Место	Интенсивность эрозии, кг/(м² · год)	Глубина эрозии, мм/год
Флорида	3–13	1,5–6
Бикини	1	0,5
Бермуды	2,4–7,0	1,2
Западная Австралия	1–2	0,5–1
Б. барьерный риф Австралии	0,4–6	0,2–2,9
Адьдабра,		
верхняя часть приливной зоны	1,3–9	0,6–4,0
средняя часть	2,2–6,6	1,0–3,0
нижняя часть	1,1–4,4	0,5–2,0

гая 3–5 г С/(м² · сут) (см. 7.1.2). Особенно интенсивно процесс обогащения воды свободной углекислотой и соответственно снижения ее pH идет ночью в воде, остающейся в углублениях флета и на мелководьях рифа, поскольку в ночное время образующаяся углекислота не потребляется за счет фотосинтеза. Вода лагуны, обогащенная ночью углекислотой, проходя над флетом, способствует растворению известняка на его поверхности. Зоны, обогащенные углекислотой, особенно в ночное время, образуются на флете под слоем талломов обрастающих его макрофитов, и в ходах, высверленных животными, за счет дыхания заселяющей их микрофлоры и фауны. Основными агентами биологической эрозии консолидированного известняка и кораллов являются населяющие их сверлящие механизмы (грибы, водоросли, беспозвоночные), а также скребущие и грызущие беспозвоночные и рыбы рифа, которые питаются кораллами и перифитонными обрастаниями флета (Trudgill, 1983). В числе сверлящих грибов, обитающих в толще известковой основы колоний кораллов, обнаружены представители родов Aspergillus, Cladosporium, Penicillum, Phialophora (Kendrick, et al., 1982). В составе сверлящих водорослей преобладают зеленые нитчатки Ostreobium и синезеленые водоросли Hormatonema (Alexandersson, 1975; Kobluk, Risk, 1977). Растворяя кристаллы карбоната кальция, их нити проникают в глубь колоний.

Сверлящие губки и моллюски высверливают в скальном известняке флета, в живых и мертвых кораллах и в их обломках целые сетки ходов (Rützler, 1975). Сверлящие моллюски Lithophaga сверлят ходы в колониях живых кораллов, особенно ветвистых их форм, таких, как Acropora и Pocillopora. Они ослабляют тем самым прочность основания колоний кораллов, что способствует их разрушению под действием прибоя. В поясе тайфунов воздействие сверлящих организмов является одной из главных причин разрушения зарослей ветвистых кораллов на внешнем склоне рифа до глубин 10–15 м. Ослабление прочности колоний кораллов сверлящими животными является причиной гибели около 90% всех кораллов, разрушаемых штормами (Warme, 1977). В числе основных сверлящих животных рифа (см. 9.1.1.5 и 9.2.4) следует указать губок из рода Cliona, Anthosigmella и Siphonodictyon, сипункулид (Phascolosoma), полихет (Eunice miticulata, Hypsicomus elegans), усоногих раков (Lithophrya dorsalis), двустворчатых моллюсков Lithophaga, Gastrochaena, Petricola, гастропод верметид (Dendropoma), ежей (Ehinometra). Последние рассверливают своими норами до 30% поверхности флета у края рифов Виргинских островов в зоне роста кораллин, чем способствуют их разрушению волнобоем (Adey, 1975).

Примерные оценки эрозии рифа сверлящими животными дали величины порядка килограммов на 1 м² за год. По данным ряда авторов, одни только губки Cliona могут разрушить скального известняка флета намного больше, чем его продуцируют герма-

типные организмы – до 7–20 кг/(м^2 · год). Такие величины, вероятно, близки к максимально возможным. Другие авторы приводят величины более чем на порядок ниже – 0,37 кг/(м^2 · год) (Stearn, Scoffin, 1977). На долю биогенной эрозии приходится около 2/3 суммарной эрозии. Остальная ее часть приходится на долю физико-химических процессов (Trudgill, 1976).

Масса рыхлого карбонатного материала, образующегося в результате эрозии скального флета в виде песка и обломочного материала, переносится течениями и мигрирующими животными (в основном рыбами) в другие зоны рифа. Продукция рыхлого материала за счет биоэрозии является, таким образом, одним из главных путей формирования донных осадков в зоне кораллового рифа (Stoddart, 1969; Stearn, Scoffin, 1977; Davies, 1983). Следовательно, скальное основание современных рифов, достигнув в процессе роста поверхности моря и превратившееся в риф-флет, фактически прекращает свой вертикальный рост, хотя и остается зоной интенсивной кальцификации (Stearn et al., 1977). Но при этом эрозия осушаемой поверхности флета настолько возрастает, что становится соизмеримой с продукцией консолидированного известняка кораллами и кораллинами. Таким образом, прекративший свой вертикальный рост флет остается местом интенсивной продукции известкового материала, который выносится за пределы флета, в основном в сторону подветренной части рифа, и включается в процесс горизонтального и вертикального роста известковой конструкции погруженных его частей (Maxwell, 1968).

3.6. ДОННЫЕ ОСАДКИ РИФА

Донные осадки рифа содержат в себе преобладающую часть (около 60–80%) всей массы известкового материала большинства крупных как современных, так и плейстоценовых рифов. Биоценозы дна, обитающие на рыхлых грунтах, играют важную роль в функционировании экосистемы рифа. Поэтому изучение состава донных осадков, их происхождение и закономерности, регулирующие их распределение, имеют существенное значение для понимания многих вопросов геоморфологии коралловых рифов (Purdy, 1963; Goreau, Goreau, 1973; Maxwell, 1968; 1973a; Stoddart, 1969). Анализы состава разных фракций рыхлых донных осадков были выполнены на многих рифах (табл. 3.6). Они показали, что основная их масса известкового материала, как грубого, так и тонкозернистого, имеет биогенное происхождение. Лишь в береговых лагунах барьерных рифов, а также на флете и в каналах некоторых окаймляющих рифов заметную долю (10–50%) составляет кластический материал терригенного происхождения: глина, песок, галька, окислы железа (Ginsburg, 1956; Morelock, Koenig, 1967; Milliman, 1967). Такие осадки характерны для рифов у берегов Флориды, Кубы, Б. барьерного рифа Австралии (Maxwell, 1968; Stoddart, 1969).

Как видно из табл. 3.6, рыхлый биогенный карбонатный материал, из которого формируется средняя и тонкая фракция донных осадков рифов, имеет двоякое происхождение. От 30 до 60% его образуется в процессе эрозии консолидированного известняка колоний кораллов, раковин моллюсков, игл ежей, а также скального материала флета. В районах тектонического поднятия в формировании донных осадков современных рифов принимает участие материал образующихся в результате эрозии древних плейстоценовых рифов, которые в таких районах подвергаются осушке (Newmann, 1965; Maxwell, 1968). Поскольку эрозия консолидированного известняка протекает на рифах в основном под действием сверлящих и скребущих животных (биоэрозия, см. 3.5), эта часть осадка формируется из мелких обломков ("chips"), продуцируемых сверлильщиками, а также из рыхлого известняка, выделяемого в состав фекалий животными, которые едят живые кораллы, известковые водоросли и скребут перифитон (рыбами, ежами, голотуриями, гастроподами, Emery, 1956; Bakus, 1968; Randall, 1974; Gygi, 1975; Ogden, 1977).

Другая часть осадочного материала рифа образуется при отмирании животных и во-

Таблица 3.6

Относительная доля участия отдельных источников карбонатного материала в формировании средних и тонких фракций донных осадков коралловых рифов (по: Hoskin, 1966; Stoddart, 1969; Maxwell, 1968; Thomassin, Masse, 1985)

Объект	Кораллы	Коралины	Халимеда	Раковины моллюсков	Фораминиферы	Другой скелетный материал
1	2	3	4	5	6	7
Атолл Джонстон	20	51	1	10	2	16
Атолл Ронгерик (лагуна)	19	–	25	6	11	39
Атолл Эниветок (лагуна)	12	–	28	3	30	26
Атолл Ронгелап (лагуна)	7	–	43	8	16	26
Атолл Бикини (лагуна)	1	–	43	8	8	35
Атолл Кокос (лагуна)	45	18	11	15	3	8
Барьерный риф Батабано, Куба	10	10	30	10	10	–
Риф у о-ва Раггед, Багамы	12	18	19	18	13	4
Риф Андрес, Багамы	24	33	17	6	12	6
Б. барьерный риф Австралии:	20–40	17–40	10–30	До 15	8–20	До 5
флет лагуна	До 15	До 15	До 65	20–30	15–40	5–30
Рифы у о-ва Новая Каледония	21	11	12	35	9	10

дорослей, у которых известковый склет состоит из мелких структурных элементов: игл, спикул, чешуек или пластинок карбоната кальция. Это большинство известковых водорослей, и прежде всего Halimeda, а также губки альционарии, горгонарии, офиуры, голотурии, звезды (Wallace, Schaefersman, 1977). Наконец, мелкую и среднюю фракции осадков формируют известковые раковины фораминифер и планктонных кокколитофорид (Mckee et al., 1959). По своему вкладу в формирование донных осадков среди организмов рифа выделяются кораллы, фораминиферы и моллюски. В среднем они поставляют от 30 до 60% известкового материала. Остальную его часть производят известковые водоросли, преимущественно Halimeda и кораллины (см. также 3.3).

В составе рыхлых осадков рифа выделяют обломочный материал (> 20 мм), грубые осадки (2–10 мм), средние осадки (0,5–2 мм) и тонкие (0,1–0,5 мм). Обломочный материал образуется главным образом из раздробленных и подвергнутых абразии и эрозии колоний ветвистых и массивных кораллов, а также корок кораллин. Дроблению отмерших колоний способствует их обильная заселенность сверлящими губками (Cliona), моллюсками (Lithophaga), балянусами (Lithotrya), которые ослабляют их механическую прочность. Под влиянием прибоя и приливных течений происходит сортировка материала и переотложение отсортированных его фракций в соответствующих зонах рифа. Обломочный материал скапливается в больших количествах на поверхности флета, где из него образуются валы или островки. Большие скопления обломочного материала можно наблюдать на дне рва под краем наветренного флета и на дне мелководных участков больших лагун, где имеется значительное ветровое волнение.

Фракционный анализ размерного состава частиц в донных осадках рифа показывает, что в них чаще всего преобладают частицы фракции 0,3–0,6 мм, что соответствует размерным характеристикам частиц средних песков (рис. 3.1). Грубые фракции донных осадков образуются в зонах интенсивного перемешивания водной толщи прибоем и течениями за счет сортировки поступающего с флета рыхлого известкового материала. На участках со слабой турбулентностью грубые осадки могут образовываться в зонах накопления соответствующих размерных фракций скелетного материала: раковины мелких моллюсков, крупных фораминифер, спикул, игл.

Средняя фракция образуется в основном из известковых пластиночек скелетов халимеды, спикул альционерии и мелких фораминифер, а также из переработанного и

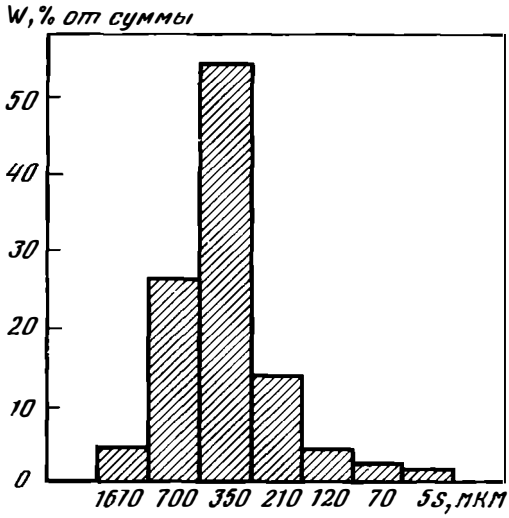


Рис. 3.1. Гистограммы гранулометрического состава кораллового песка на внешнем склоне в зоне фор-рифа Ямайки (по: Goreau, Goreau, 1973)

W – вес частиц, *S* – размер частиц песка

отсортированного материала при процессах биоэрозии (Wallace, Schaefersman, 1977). Тонкая фракция образуется в ходе дальнейшей переработки средней фракции донных осадков донными грунтоедами (гастроподами, рыбами, голотуриями, роющими креветками) и их переосаждения в затишных приглубых участках лагун и в зоне подветренных патч-рифов. Переработка средней фракции донных осадков коралловых рифов (коралловых песков), занимающих на рифах наибольшие площади, происходит в огромных масштабах и с большой интенсивностью. На многих рифах с высокой плотностью популяции голотурий вся масса верхнего слоя кораллового песка лагуны и флета проходит через их кишечники за относительно небольшой срок (Bakus, 1973). Интенсивность переработки голотуриями кораллового рифа может достигать тысяч тонн на квадратный километр в год при их плотности 50 экз/100 м^2. Во многих случаях их плотность намного выше – до 300/100 м^2 (Emery, 1962; Taylor, 1968). При этом каждая голотурия, даже относительно небольшая (H. atra), пропускает через свой кишечник за сутки не менее 100–200 г песка (Bonham, Held, 1963). Эти авторы подсчитали, что голотурии атолла Ронгелап перерабатывают за год 240 тыс. т песка.

Значительную роль в переработке осадков рифа среди беспозвоночных играют полихеты (Eunice), гастроподы (Lambis, Strombus), ежи (Diadema, Ehinometra). Важную роль в переработке и перераспределении донных осадков играет также биотурбация их роющими донными животными червями, креветками, рыбами (Roberts et al., 1981). Согласно этим авторам, одни только креветки Callianassa на рифах Сан-Круа выбрасывают на поверхность около 4 кг/м^2 грунта, значительная часть которого тут же подхватывается течением и выносится за пределы биотопов лагуны. В переработке рыхлых осадков участвуют рыбы рифа, которые питаются псаммоном и микробентосом, заглатывая при этом большое количество рыхлого известкового осадка (Emery, 1956; Gygi, 1975; Ogden, 1977). В лагуне рифа у о-ва Сайпан рыбы перерабатывают до 600 т/км^2 песка в год (Claud, 1959). На рифах у Бермуд они перерабатывают около 300 т/км^2 осадка в год (Bardach, 1961). Наиболее активны в этом отношении рыбы-хирурги, спинороги кузовки. При прохождении рыхлого известкового материала через кишечник животных происходит измельчение частиц осадка за счет механического перетирания, а также за счет растворения желудочным соком в процессе пищеварения (Ebbs, 1966; Bakus, 1973).

Другим важным источником донных осадков рифа являются известковые водоросли, которые отлагают в своих талломах мелкие друзы и кристаллы арагонита и кальция (Matthews, 1966). В их числе многие кораллины (Amphiroa), бурые и зеленые водоросли (Padina, Codium, Penicillus, см. 3.3). Многие альционарии (Sarcophyton, Lithophyton) образуют очень мелкий спикульный материал, который осаждается во фракции тонких осадков рифа. В формировании тонких осадков многих окаймляющих и барьерных рифов участвует материал, образовавшийся в результате воздушной эрозии рифов в плейстоцена (Neumann, 1965), а также глинистые фракции терригенового происхождения (Morelock, Koenig, 1967). В частности, эти компоненты имеют существенное значение в формировании мягких грунтов в береговых лагунах Большого барьерного рифа

(Maxwell, 1968). Часто фракции тонких осадков коралловых рифов представляют собой пухлые илы, состоящие преимущественно из игольчатых кристаллов арагонита (Thorp, 1936). Они отлагаются обычно в зоне мелководных патч-рифов на подветренной стороне риф-флета или под его подветренным краем. Мы наблюдали мощные отложения таких илов под кораллами в лагуне атолла Маджуро, Маршалловы острова (Сорокин, 1973). Обширные участки дна занимают арагонитовые и кальцитовые илы на рифах в Большой багамской банке (Black, 1933). Источником материала для их формирования служат известковые водоросли, содержащие в своем скелете рассеянный кристаллический арагонит (Lowenstam, 1965). Другим источником кристаллического арагонита, участвующего в формировании арагонитовых илов, по мнению ряда авторов, может быть хемогенная кристаллизация карбоната кальция из морской воды, которой способствуют биохимическая активность бактерий и фотосинтез водорослей рифа, когда происходит подщелочение среды (Cloud, 1962, 1965; Broecker, Takahashi, 1966; Chave et al., 1972).

Само осаждение взвеси известкового материала из воды при формировании тонких донных осадков происходит преимущественно при участии донных и планктонных фильтраторов и сейстонофагов рифа. В их числе кораллы, двустворчатые моллюски, губки асцидий, полихеты (см. 9.12). Фильтраторы склеивают частички взвеси слизью и сбрасывают их в большом количестве на дно (Roy, Smith, 1971). На участках дна с высокой плотностью фильтрующих двустворчатых моллюсков (митиллид, жемчужниц, устриц, пинн) мягкие грунты образуются в основном из их псевдофекалий. Образующиеся при этом осадки содержат много слизи, сильно обводнены и имеют "пухлую" консистенцию.

Большое количество тонких карбонатных осадков поступает с флета в лагуну (Smith et al., 1971). Скорость седиментации в лагунах рифов оценивается в среднем 1–1,2 м за 1000 лет (Cloud, 1962), хотя в ряде случаев может быть и в 2–3 раза выше (Bardach, 1961). Атоллы и барьерные рифы характеризуются зональностью в распределении отдельных фракций донных осадков. По размерному составу отдельные их фракции распределяются полосами вдоль рифа от наветренной стороны к подветренной (Cloud, 1962; Stanton, 1967; Maxwell, 1968). На внешнем склоне рифа в продольных рвах и в поперечных каналах между грядами зоны опор отлагаются крупный обломочный материал и грубые коралловые пески. С глубиной осадки становятся тоньше, и у подножия фор-рифа обычно отлагаются тонкие пески с большим содержанием фораминифер. Источником их формирования являются средние и тонкие осадки, которые выносятся отливными течениями и прибоем с флета и из лагуны и стекают по каналам, пересекающим флет, на внешнюю сторону рифа и далее по его склону к подножию рифа до больших глубин (Fainbridge, 1950). Вынос большого количества взвешенного карбоната кальция на внешнюю сторону рифа может происходить и с водами лагуны, уходящими через проходы в кольцевом рифе атоллов (Smith et al., 1971). Вынос рыхлого карбонатного материала с рифа к подножию его внешнего склона достигает 1–4 кг/м в сутки. Вынос особенно возрастает во время штормов (Hubbard et al., 1981a). Годовые величины выноса осадков с рифа к подножию рифа до глубин 3000 м оцениваются этими авторами для о-ва Сан-Круа (Виргинские острова) в среднем от 100 до 1000 кг/м. Занос осадочного известкового материала с флета на прилегающие участки дна глубокого моря у подножия рифов доказан по наличию в осадках, отлагающихся на этих участках, красных раковинок фораминиферы Homotrema, обитающей на мелководных участках рифа (Mackenzie et al., 1965).

На участках скального флета располагаются гряды обломочного материала и грубых песков. Последние обычно отлагаются в приглубых участках флета ближе к его подветренному краю, в промоинах и каналах, пересекающих флет, а также под корнями травы и ризоидами макрофитов, растущих на поверхности флета. При этом особо важную роль в удержании рыхлых осадков на поверхности флета играют заросли морской травы Thallassia (Ginsburg, Lowenstam, 1958). В зонах патч-рифов у подветренного края рифа, как уже отмечалось выше, отлагаются тонкие осадки – пески или пухлые араго-

нитовые илы. В лагунах закрытых атоллов на мелководье обычно отлагаются грубые осадки и обломочный материал. Они отсортировываются прибоем ввиду наличия значительного волнения в самих лагунах, а также под действием волн, проходящих в лагуну из открытого моря во время высоких приливов. Ниже по склону располагается обычно пояс средней фракции коралловых песков, часто состоящей почти целиком из окатанных известковых пластиночек – скелетного материала известковой водоросли Halimeda (так называемые халимедовые пески). В центральных приглубых частях лагуны отлагаются тонкие коралловые пески и карбонатные илы. Коралловые пески дна лагуны формируются преимущественно из остатков раковинок фораминифер, из переработанного на флете известкового материала, а также из материала, переработанного и перенесенного с флета рыбами (Emery et al., 1954; Randall, 1974). Многие рыбы во время прилива питаются на флете обрастаниями, известковыми водорослями, кораллами. Во время отлива они мигрируют в лагуну и выделяют там в виде фекалий массу известкового материала (Emery, 1956; Bardach, 1961). При этом масштабы переноса осадка с флета в лагуну мигрирующими рыбами соизмеримы с переносом взмучиваемого осадка волнами и течениями и оцениваются в 2 т/га в год.

Донные осадки рифа отлагаются в освещенной зоне в большей своей части в виде достаточно крупных гранул коралловых песков размером ~1 мм. Благодаря интенсивной гидродинамике, вызывающей их перемещение, а также биотурбации роющей фауной и обильной заселенности микрофитобентосом верхний слой коралловых песков хорошо аэрируется, что создает благоприятные условия для интенсивного развития в них водорослей, бактерий и микрофауны. Это превращает коралловые пески в один из наиболее активных и важных функциональных компонентов экосистемы кораллового рифа, несмотря на сравнительно низкое абсолютное содержание в них органического вещества. Оно выражается величинами 0,6–2% от сухого веса осадка (de Vougelas, 1981). При этом прослеживается определенная зависимость процентного содержания органического вещества в коралловых песках от степени развития на рифе живых кораллов (Сорокин, 1980). Наибольшее содержание органического вещества в коралловых песках отмечалось на рифах с обильным их ростом. Несомненно, кораллы, используя слизь для склеивания и сбрасывания осаждающейся на нее взвеси, обогащают донные осадки органическим веществом. Относительно низкое общее содержание органического вещества в осадках рифа при высоком уровне его автотрофной продукции в донных биотопах является результатом интенсивно протекающих в них процессов его деструкции (Сорокин, 1971).

ГЛАВА 4

ФАКТОРЫ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ В ЭКОСИСТЕМЕ КОРАЛЛОВОГО РИФА

Условия внешней среды, такие, как волновой стресс, турбулентность, световой и температурный режимы, химический состав воды в значительной мере определяют развитие биологических сообществ в водоемах и их продуктивность. Однако и сами перечисленные свойства внешней среды находятся под влиянием биологических процессов. Скажем, прозрачность водной толщи пелагиали, ее прогрев, концентрация в ней многих химических элементов находятся под влиянием развития в ней планктона. Такая динамическая взаимосвязь и взаимная регуляция факторов среды и развитие биологических сообществ, пожалуй, в наибольшей степени проявляются в экосистеме кораллового рифа, где функциональная активность самих этих сообществ регулирует условия физического стресса и освещенности путем создания биогенных известковых конструкций, противостоящих волнобою и обеспечивающих донным сообществам оптимальные условия освещенности. Именно в этой всеобъемлющей взаимосвязи и взаимной регуляции условий среды и развития биологических сообществ следует выделить одну из основных причин необычайно высокой продуктивности экосистем коралловых рифов. Ниже представлены некоторые основные результаты исследований физико-химических факторов в экосистемах коралловых рифов и их взаимодействия с развитием рифовых сообществ. В числе таких факторов рассмотрены условия физического стресса (ветер, волнение, турбулентность, течения), температурный режим, соленость, концентрация и динамика органического вещества в толще воды.

4.1. ГИДРОФИЗИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ В ЭКОСИСТЕМЕ РИФА

Формирование известковой конструкции рифа является результатом сложного взаимодействия биологических, гидрофизических и геологических факторов (см. 1.4, а также Odum, Odum, 1955; Macintyre et al., 1974). В их числе влияние гидрофизических факторов на экосистему рифа до сих пор остается наименее изученным. Одна из причин этого состоит в том, что воздействие гидрофизических процессов на риф носит очень сложный характер. Каждый индивидуальный риф уникален по своей морфологии и имеет свои особенности взаимодействия с физическими факторами, интенсивность которых сильно варьирует в разных участках тропического шельфа. Водные потоки в зоне рифов образуют множество разнонаправленных вихрей и круговоротов. Высота приливов и их периодичность, ветровой режим и волнение, сила и направление течений на шельфе, частота и сила тайфунов, температурный режим различны в разных географических зонах развития рифов. Так, для большинства рифов Карибского бассейна характерны небольшие по высоте приливы со смешанным суточным-полусуточным режимом, достаточно сильный и постоянный волновой стресс под воздействием пассатных ветров северо-западного направления, сильные течения на шельфе. Для района Большого австралийского барьерного рифа характерны высокие приливы с амплитудой 2–4 м, средней силы течения, достаточно большой волновой стресс под воздействием пассатов и нередких здесь тайфунов. Зона атоллов центральной части Тихого океана характеризуется средней высотой приливов, интенсивными океанскими течениями, сильным и постоянным волновым стрессом под воздействием пассатов. Именно для этих трех зон были выполнены основные исследования гидрофизических факторов и их взаимодействия с рифом.

В числе основных гидрофизических факторов, влияющих на геоморфологическую структуру рифа и на функционирование заселяющих его биологических сообществ, – приливы, волнение, течения, внутренние волны, термохалинная структура вод и их прозрачность. Первые исследования динамики вод в зоне рифов и их воздействие с геоморфологическими структурами наветренного рифа в зоне опор были выполнены группой американских гидрологов на Маршалловых островах в период ядерных испытаний в 1947–1950 гг. (Arx, 1948; Munk, Sargemt, 1948). Аналогичные исследования позже были выполнены на карибских рифах (Shinn, 1963). Изучение приливно-отливных течений и водообмена в лагунах атоллов производилось на атолле Фаннинг в период экспедиции Гавайского университета (Gallagher et al., 1971), на атолле Такапото французской экспедицией (Sournia, Ricard, 1976a) и на атолле Кантон (Roberts, 1974).

Основные исследования гидрофизики карибских рифов и особенно волновых и приливных течений в их фронтальных зонах были выполнены Робертсом (Roberts, 1974; 1977; Roberts et al., 1975). Первые исследования гидрологического режима в зоне Б. барьерного рифа Австралии были выполнены в конце 20-х годов (Orr, 1933). Систематические исследования гидрологии региона были начаты в 1967–1968 гг. специалистами ORSTOM (Brandon, 1973), а затем – Австралийским институтом морских наук (Pickard et al., 1977). В настоящее время этим институтом выполнен обширный комплекс работ, в результате которых вырисовывается достаточно полная картина поля течений, гидродинамики и водообмена на внешнем рифе, термохалинная структура и ее изменчивость под воздействием климатических факторов и приливных волн (Andrews, 1983; Wolanski, Pickard, 1985). Эти исследования внесли много нового в понимание физических механизмов поставки биогенов в воды коралловых рифов из глубин окружающих рифы вод океана (Andrews, Gentien, 1982). Гидродинамика и термодинамика вод в зонах рифов у островов Индийского океана и у побережья Вьетнама изучались во время советских экспедиций в эти регионы (Новожилов, 1980, 1987).

4.1.1. ПРИЛИВНО-ОТЛИВНЫЕ КОЛЕБАНИЯ УРОВНЯ И ВНУТРЕННИЕ ВОЛНЫ

Приливы можно рассматривать как один из важнейших физических факторов, воздействующих на экосистему рифа. Они вызывают мощные приливно-отливные течения, которые оказывают существенное влияние на формирование карбонатной основы рифа, на зональность, распределение и функционирование его биоценозов. Амплитуда приливов, равно как и их периодичность, сильно варьирует в разных географических зонах. Наименьшая высота приливов характерна для рифов Карибского бассейна. Их называют даже микроприливами (Kjerfve et al., 1982). Средняя их амплитуда составляет всего 15–30 см (Roderts et al., 1975). Тем не менее даже такие "микроприливы" вызывают на карибских рифах достаточно мощные течения, скорость которых часто бывает значительно выше скорости ветровых течений (до 30 см/с, Gerr, Kjerfve, 1982). На атоллах Тихого океана амплитуда приливов составляет обычно 0,5–2 м (Gallagher et al., 1971; Sournia, Richard, 1976a; Atkinson et al., 1981).

В зоне Б. барьерного рифа Австралии амплитуда приливов в среднем составляет 1–3 м, достигая в некоторых его участках 9,5 м (Ludington, 1979; Frith, 1983). При этом в лагуне Б. барьерного рифа (Wolanski, Bennett, 1983) и особенно в лагунах атоллов (Ludington, 1979; Gallagher et al., 1971) динамика приливных колебаний моря и их амплитуда могут существенно отличаться от таковых в окружающих водах океана. Начало приливного подъема уровня в лагунах обычно запаздывает в них на 1–3 ч, амплитуда прилива в них меньше, а во время отлива уровень воды в лагунах бывает выше, чем с внешней стороны рифа ввиду задержки приливных вод в лагуне. Поэтому амплитуда приливов в лагунах при средних ее значениях 1–3 м может отличаться от таковой вне рифа на 0,2–1,5 м (рис. 4.1). В лагуне закрытого кольцевого рифа прилив запаздывает до половины фазы подъема уровня (до 3 ч), т.е. до тех пор, когда вода начинает поступать в лагуну поверх приподнятого конца флета.

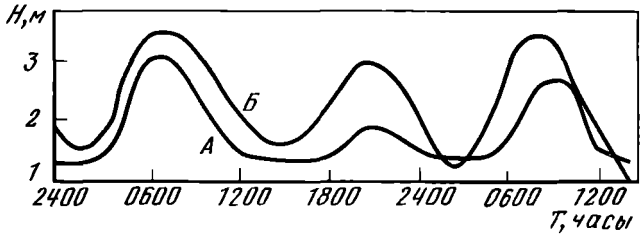


Рис. 4.1. Приливно-отливные колебания уровня (Н) в лагуне атолла Уантри (*А*) и окружающих водах Кораллового моря (*Б*) (Lundington, 1979)
Т – время суток

Периодичность приливов в зонах с малой их амплитудой бывает суточной или смешанной – суточной-полусуточной. При этом достаточно четко выражены суточные максимумы, а полусуточные малы или смазаны вовсе.

В зоне Б. барьерного рифа с большой амплитудой приливной волны имеется четко выраженный полусуточный приливной цикл с чередованием амплитуды (см. рис. 4.1). На общем фоне приливной волны, отмечаемой по измерениям уровня моря, тщательными измерениями динамики течений и суточных изменений вертикальной термохалинной структуры вод у кромки Б. барьерного рифа выявлена серия разных по своей периодичности и по своей природе внутренних волн (Andrews, 1983; Wolanski, Pickard, 1983; Wolanski, Bennett, 1983). Их периодичность может варьировать от нескольких минут (внутренние волны Кельвина) и нескольких часов (солнечные приливные волны) до нескольких десятков суток (баротропные шельфовые внутренние волны). При этом баротропные волны с периодом 60–90 сут сопровождаются изменениями уровня моря на 30–35 см (Wolanski, Pickard, 1983). Все эти колебания уровня моря и градиентных зон в толще воды тропического шельфа интенсифицируют водообмен и способствуют выносу биогенов из глубинных вод к поверхности в зоне рифов.

4.1.2. ВОЛНЕНИЕ И ВОЛНОВОЙ СТРЕСС

Большая часть коралловых рифов находится в зонах постоянного и интенсивного ветрового волнения, вызываемого в основном воздействием пассатных ветров, имеющих доминирующее западное направление и скорость 2–10 м/с. Высота волны при такой скорости составляет 1–4 м. Даже при средней силе пассатного ветра, вызывающего волны высотой 2–3 м, развиваемая ими мощность, которая воздействует на наветренный риф атолла средних размеров, достигает полумиллиона лошадиных сил (Von Arx, 1948). Средняя же мощность волнового стресса, действующего на наветренный риф при умеренном волнении, оценивается в $1–4 \cdot 10^9$ эрг/с (Roberts, 1974). Во время штормов мощность воздействия волн многократно увеличивается. При шторме средней силы со скоростью ветра 10–20 м/с высота волны у внешнего края рифа составляет 5–8 м. Многие зоны развития рифов подвержены периодическому разрушительному воздействию тропических ураганов, когда скорость ветра превышает 20 м/с и высота волны достигает 10–15 м (Stoddart, 1969; 1974; Woodley et al., 1981; Kjerfve, Dinnel, 1983).

Волновой стресс является одним из наиболее мощных физических факторов, влияющих на экосистему рифа, включая его геоморфологию, зональность его известковой конструкции, распределение на нем рыхлого карбонатного материала, топографию его биотопов (Roberts, 1974; Adey, 1978; Dollar, 1982; Geister, 1977; Bradbury, Young, 1981; Heckel, 1974). В наибольшей степени влияние волнения на конструкцию рифа выражено во фронтальной наветренной зоне флета и на внешнем склоне. При взаимодействии набегающих волн со сложными элементами рельефа края наветренного рифа происходит их трансформация как в отношении высоты, так и в отношении их периода

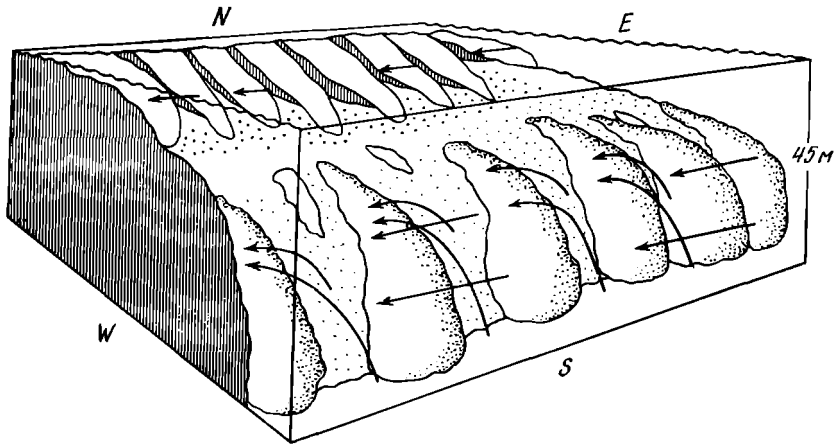


Рис. 4.2. Векторы течений на внешнем склоне рифов в зоне опор (Roberts et al., 1975)

и взаимодействия (Thornton et al., 1976). В значительной мере под воздействием волнения на внешнем склоне наветренного рифа на глубинах 5–15 м образуется система опор – зона гряд и каналов (см. 2.1), которые представляют собой фактически систему естественных волноломов, способствующих диссипации энергии волн (Munk, Sargent, 1948). При этом степень развития системы опор на внешнем наветренном склоне атоллов прямо зависит от силы испытываемого ими волнового стресса (Roberts, 1974). Диссипации энергии волн, разбивающихся у внешнего края рифа, способствуют также каналы, которые прорезали наветренную часть флета и часто являются продолжением каналов, формирующих ниже зону опор (рис. 4.2). Эти каналы, длина которых составляет 100–200 м, являются как бы ловушками для набегающих волн, в которых они теряют свою энергию. Часть энергии волн, набегающих на край флета, расходуется на поддержание разницы уровней воды на флете и в окружающем океане. В результате напора волн по поперечным каналам вода на флете поддерживается на уровне, который превышает уровень океана на величину около 20% от высоты набегающих на него волн. При средней высоте последних 2–4 м это превышение может составлять 40–60 см (Munk, Sargent, 1948; Tait, 1972). Во время шторма при высоте волны 8–10 м оно может достигать 1,5–2 м, превышая амплитуду прилива.

Как сами волны, набегающие на флет, так и вызываемая напором волн разность уровней создают в зоне флета мощные импульсные течения, скорость которых даже при умеренном волнении может достигать 1,5–2 м/с (рис. 4.3, Roberts et al., 1983; Roberts et al., 1975; Atkinson et al., 1981). Течение такой силы легко перемещает гравий и даже крупные колонии обширных кораллов, образуя гряды на гребне флета. Потоки, которые образуются за счет энергии диссипации волн на флете, играют существенную роль в водообмене лагун. При средней высоте волны их доля в притоке воды в лагуну может достигать 20–30% даже в таком полуоткрытом атолле, как Бикини (Von Arx, 1948). На атолле Эниветок с двумя достаточно широкими проходами поток воды через флет за счет напора волн дает до 80% общего объема вод, поступающих в лагуну. Приток воды с приливом через проходы дает всего 20% объема поступающих в нее вод океана, несмотря на значительную высоту приливов в этом районе – 0,8–1,5 м (Atkinson et al., 1981).

Воздействие волнового стресса на геоморфологию и структуру сообществ рифов особенно сильно проявляется в районах прохождения тропических ураганов (Stoddart, 1965; 1974; Dollar, 1982; Hernandes et al., 1977). Их периодическому разрушительному воздействию в наибольшей степени подвержены рифы Карибского бассейна, Филиппин, юга Б. барьерного рифа (Stoddart, 1969; Kjerfve, Dinnel, 1983; Woodley et al.,

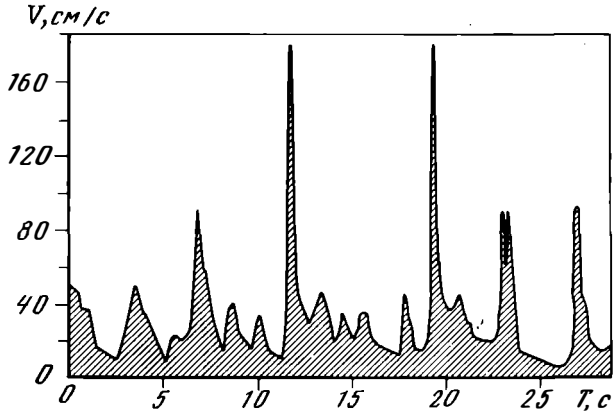


Рис. 4.3. Пульсация скорости течения (V), проходящего от края рифа через флет в направлении лагуны (Roberts et al., 1983)
T – время

1981). В этих районах сильные ураганы с давлением в центре циклона 945–955 мм повторяются раз в 3–10 лет. После прохождения сильного урагана с высотой волны у края рифа более 10 м не только ветвистые, но и многие массивные кораллы бывают сметены с внешнего склона и флета (см. 15.2).

4.1.3. ГИДРОДИНАМИКА В ЗОНЕ РИФА

Характерная особенность экологии рифа состоит в интенсивной и разнообразной динамике водной толщи над большей частью его биотопов. Интенсивная гидродинамика в зоне рифа обусловлена взаимодействием сложного рельефа дна с системой разнообразных разнонаправленных и изменчивых во времени движений воды. Значение гидродинамики как одного из важнейших экологических факторов развития рифов было отмечено еще Ч. Дарвином и впоследствии неоднократно подчеркивалось в анализе структуры функционирования рифовых сообществ (Odum, Odum, 1955; Stoddart, 1969; Roberts et al., 1975).

Для измерения скорости течения на рифах применяют два основных метода: самопишущие вертушки (Новожилов, 1980; Wolanski, Jones, 1980; Andrews, Gentien, 1982) и разного рода буйки типа поплавков, бутылок или типа заглубленного подводного паруса с небольшим поплавком наверху ("droques", Hamner, Hauti, 1981; Atkinson et al., 1981). Многие авторы применяли для этой цели также красители (Von Arx, 1948; Roberts et al., 1975; Marsh et al., 1981), хотя их использование дает надежную информацию в основном лишь в отношении направления течения и интенсивности турбулентного обмена (Atkinson et al., 1981). Наилучшие результаты можно получить, применив комбинацию этих методов (Roberts et al., 1975). Для оценок интенсивности турбулентного обмена анализируют термохалинную структуру водных масс на рифе, применяют красители, а также пользуются модельными расчетами (Bode, Starck, 1983).

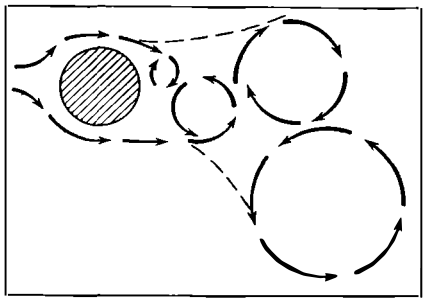
Основными движущими силами гидродинамики в зоне рифа являются океанские течения, ветровой стресс, волнение, колебания уровня за счет приливных волн, а также долгопериодные его колебания под влиянием изменчивости барических полей в районах тропического шельфа (Atkinson et al., 1981; Frith, 1981). Большая часть участков тропического шельфа, занятых рифами, находятся в зоне ветровых и компенсационных океанских течений, таких, как пассатные течения, экваториальные противотечения, Восточно-Австралийское течение. Их скорость в зоне шельфа составляет от 10 до 50 см/с. При взаимодействии атоллов, расположенных в открытом океане, с доминирующим океанским течением с наветренной стороны обычно имеет место подъем вод

(апвеллинг). Одна из причин появления апвеллинга во фронтальной зоне рифа состоит в дивергенции потоков океанского течения, огибающих риф (Hamner, Hauri, 1981). Другой механизм подъема вод во фронтальной зоне рифа состоит во взаимодействии латеральных потоков огибающего риф океанского течения с гребнями системы опор на его внешнем склоне на глубинах 10–40 м. В результате такого взаимодействия образуется вертикальная составляющая этого потока, которая проходит по каналам, разделяющим гребни, вверх в зону волнолома (Roberts et al., 1975; рис. 4.2). Достаточно мощные потоки со скоростями течения до 1 м/с характерны для зон рва ("moat"), идущего обычно вдоль наветренного края рифа на глубинах 3–6 м. Там, где участки флета пересекаются каналами и проходами, эти потоки дают начало течениям, идущим по ним через флет в лагуну (Marsh et al., 1981).

С подветренной стороны рифа огибающие его потоки океанского течения образуют сложную систему разнонаправленных круговоротов, которые интенсифицируют турбулентный обмен и вызывают подъем к поверхности вод, обогащенных биогенами из нижних слоев эвфотической зоны. Локальные апвеллинги, которые образуются в результате взаимодействия набегающего потока океанского течения с рифом обусловливают отмеченный многими авторами так называемый островной эффект – повышенную продуктивность планктона приостровных вод в зонах пассатных течений (Gilmartin, Relevante, 1974; Hamner, Hauri, 1981, см. 6.3.3). Взаимодействие набегающего потока с рифом было подробно изучено на примере кольцевого рифа Пандора с применением буйков (Hamner, Hauri, 1981) (рис. 4.4). Эти авторы показали, что сложная гидродинамика, возникающая в результате такого взаимодействия, оказывает большое влияние как на общую продуктивность, так и на распределение планктона акваторий, окружающих коралловые рифы.

Действие волнового стресса как движущей силы гидродинамики в зоне рифа в наибольшей степени проявляется на флете наветренного рифа. Под влиянием волнения за счет энергии диссипации волн во фронтальной зоне рифа уровень воды над его передним краем поддерживается на 20–40 см выше, чем в окружающем океане и в лагуне при средней высоте волны в пассатной зоне 1,5–4 м (см. 4.1.3). В результате этой разницы уровней через наветренный риф постоянно идет мощный поток воды в лагуну. Скорость течения на наветренном флете под действием волнового стресса составляет в среднем 15–40 см/с. В каналах, прорезающих флет, импульсная скорость потоков может достигать 1–2 м/с (Roberts, 1974; Arx, 1948; Maragos, 1978; Marsh et al., 1981; Atkinson et al., 1981). Интенсивность этого потока меняется в течение суток в зависимости от фазы прилива (рис. 4.5). Она возрастает во время прилива и убывает во время отлива. По данным Аткинсона и др. (1981), скорость потока через наветренный флет атолла Эниветок варьировала от 10 до 150 см/с. Интенсивность переноса во время прилива оценивалась в 1,5 $м^3/(с \cdot м)$, а во время отлива – 0,05 $м^3$ (среднее 0,56 $м^3$). За одну фазу прилива за счет потока через внешний флет в лагуну поступало около $66 \cdot 10^8$ $м^3$ воды, или около 60% от ее общего притока. Для атолла Бикини последняя величина принималась близкой к 30% (Arx, 1948).

На флете атоллов и особенно барьерных рифов, не испытывающих значительного волнового стресса, основной движущей силой течений даже на флете наветренного рифа являются приливно-отливные колебания уровня. В этих условиях в зависимости от фазы прилива меняется не только скорость, но и направление течений. Приливные течения носят возвратно-поступательный характер. При подъеме уровня с приливом вода идет в лагуну сначала через проходы в кольцевом или барьерном рифе, а затем и через флет. Во время отлива поток идет через лагуны. Отливные течения на кольцевых рифах наиболее интенсивны в проходах и в зоне подветренного рифа. На наветренном флете отливные течения чаще всего вообще не прослеживаются (Luhdington, 1979; Arx, 1948). Даже при небольшой амплитуде приливов (20–40 см) скорости приливных течений могут достигать 80 см/с при средних ее величинах 10–30 см/с (Roberts et al., 1975; Maxwell, 1968; Thompson Golding, 1982). В проходах скорость приливных течений может приближаться к 2 м (Cresswell, Creig, 1978; Mardsen, 1983). Периодичность



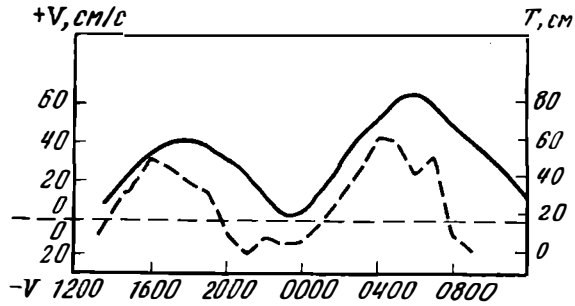


Рис. 4.4. Схема взаимодействия кольцевого рифа с набегающим на него океанским течением (по: Hamner, Hauri, 1981)

Рис. 4.5. Скорость приливно-отливного течения в лагуну (+*V*) и из лагуны (−*V*) атолла Фанинг в проходе, соединяющем лагуну с океаном (Gladfelter et al., 1971)
T – высота прилива в лагуне

этих течений четко следует периодичности приливного цикла (см. рис. 4.5). В зонах рифов, расположенных на шельфе материков, обнаружены также долгопериодные колебания скоростей течений, связанные с наличием баротропных приливных волн и с называемыми ими колебаниями уровня моря. Их период варьирует в пределах 10–30 суток (Cresswell, Greig, 1978; Wolanski, Bennett, 1983).

Ветровой стресс наряду с перепадом уровней является движущей силой течения, идущего через флет в лагуну (Atkinson et al., 1981a). В приповерхностном слое вод лагуны проходит ветровое дрейфовое течение, направленное в сторону подветренного рифа. В нижних горизонтах водной толщи под воздействием этого ветрового нагона возникает компенсационное течение противоположного направления (рис. 4.6). Скорости дрейфовых течений в верхнем слое лагун атоллов в среднем близки к 10–50 см/с (Arx, 1948; Odum, Odum, 1955; Luhdington, 1979; Atkinson et al., 1981; Новожилов, 1987).

В лагунах барьерных рифов направление и скорость течения находятся под влиянием поля ветра и приливно-отливных потоков через проходы между рифами барьера. Однако генеральное его направление при слабых ветрах обычно совпадает с направлением доминирующего на шельфе океанского течения. Так, в лагуне Б. барьерного рифа Австралии преобладающее направление течения (ЮЮВ) совпадает с направлением проходящего в зоне рифа потока Восточно-Австралийского течения. В лагуне барьерного рифа у Порт Морсби (Новая Гвинея) направление течения в лагуне определяется доминирующим течением, струя которого входит в проход и следует на юго-восток (Moore, 1981). Скорости течения в лагунах барьерных рифов обычно варьируют в пределах 5–30 см/с (Orr, 1933, Roberts et al., 1975; Cresswell, Greig, 1978; Andrews, 1983), испытывая колебания в течение суток в зависимости от фазы прилива, а также упоминавшиеся выше долгопериодные колебания.

Для вод в зоне рифов характерна очень высокая интенсивность турбулентного обмена. Об этом прежде всего свидетельствует тот факт, что вертикальная стратификация вод практически отсутствует даже в полузамкнутых глубоких лагунах атоллов (см. 4.1.4). Зона наибольшей активности турбулентного перемешивания находится на внешнем склоне наветренного рифа. Показатели его интенсивности измерялись путем стробоскопического фотографирования распределения пятна красителя в толще воды у внешнего склона (Roberts, 1977). При скорости течения в зоне измерения на глубинах 20–30 м около 20 см/с коэффициент турбулентности превышал $2 \cdot 10^2$ см^3/с. Согласно оценкам А.В. Новожилова (1980), для коралловых рифов величина локальных коэффициентов турбулентности в придонных рифовых вод может достигать $3–5 \cdot 10^2$ см^2/с. Турбулентность в глубинных слоях обычно бывает выше,

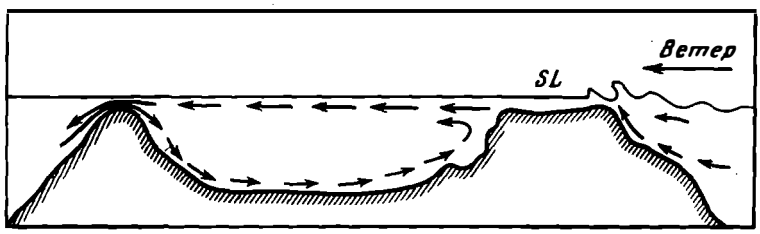


Рис. 4.6. Схема направления течений в лагуне атолла (по: Arx, 1948)

чем в поверхностных, что связано с взаимодействием глубинных потоков с донными структурами рифа. Так, на рифе Коэтиви, Сейшельские острова, коэффициенты турбулентности у поверхности составляли 0,5–1,7, а у дна – около $3,5 \cdot 10^2$ см^2/с. Отмечена четкая зависимость между интенсивностью турбулентного обмена и фазой приливного цикла. Наибольшие величины коэффициентов турбулентности были отмечены в периоды нарастания или падения уровня.

На основании измерения величин переноса вод течениями через флет и проходы в кольцевом рифе некоторых атоллов были сделаны попытки расчетов времени полного обмена вод в их лагунах. В лагуне полузакрытого атолла Бикини с интенсивным притоком вод через наветренный флет за один приливной цикл сменяется около 4% ее объема. Время полного обмена оценивается в 40 сут и время полного перемешивания вод лагуны течениями в 6–12 сут. при ее глубине 60 м (Arx, 1948). Время обмена воды в закрытой лагуне атолла Фаннинг, которая сообщается с океаном двумя сравнительно узкими проходами, оценивается в 8 мес (Gallagher et al., 1971). Для атолла Эниветок оно близко к 30 сут (Atkinson et al., 1981). Наибольшая скорость обмена была зарегистрирована в мелководной лагуне старого кольцевого рифа Уантри – менее недели (Lundington, 1979; Frith, 1981). Для ее определения в лагуну была выпущена флуоресцирующая краска, после чего в разных участках лагуны было прослежено убывание ее концентрации.

Водообмен между океаном и лагуной происходит не только за счет гидродинамики, но и за счет движений грунтовых вод в толще пористого известкового тела рифа, имеющего значительную проницаемость (Lam, 1974). Движения распресненных грунтовых вод в толще известкового тела рифа под влиянием приливных колебаний уровня окружающих вод океана интенсифицируют его эрозию. Это приводит к образованию внутри его карстовых пустот, что, в свою очередь, увеличивает его проницаемость (Johannes, 1980).

4.1.4. СОЛЕНОСТЬ И ТЕРМОХАЛИННАЯ СТРУКТУРА РИФОВЫХ ВОД

Соленость вод в зоне рифов формируется под действием ряда факторов. В их числе испарение, которое здесь идет весьма интенсивно, особенно в перегретых водах на мелководьях, а также обнажающихся во время отлива участках дна. Вторым важным фактором являются дождевые осадки, которые особенно интенсивно выпадают в зонах приконтинентальных рифов или рифов у крупных гористых островов. Таковы, например, рифы у восточных побережий Австралии, Вьетнама, Новой Гвинеи, Гавайских островов. Особенно интенсивными бывают осадки в зимний сезон дождей. Выпадение осадков увеличивает сток с суши, что также оказывает влияние на соленость вод в зоне рифа (Wolanski, Senden, 1983). Часто в таких регионах сильное распреснение воды приводит к отмиранию кораллов. Колебания солености рифовых вод могут происходить также за счет их смешения с океанскими водами. В водах лагун приконтинентальных и приостровных барьерных рифов соленость может меняться под действием этих факторов на 2–5% в разные сезоны года. Так, в лагуне Б. барьерного рифа Австралии

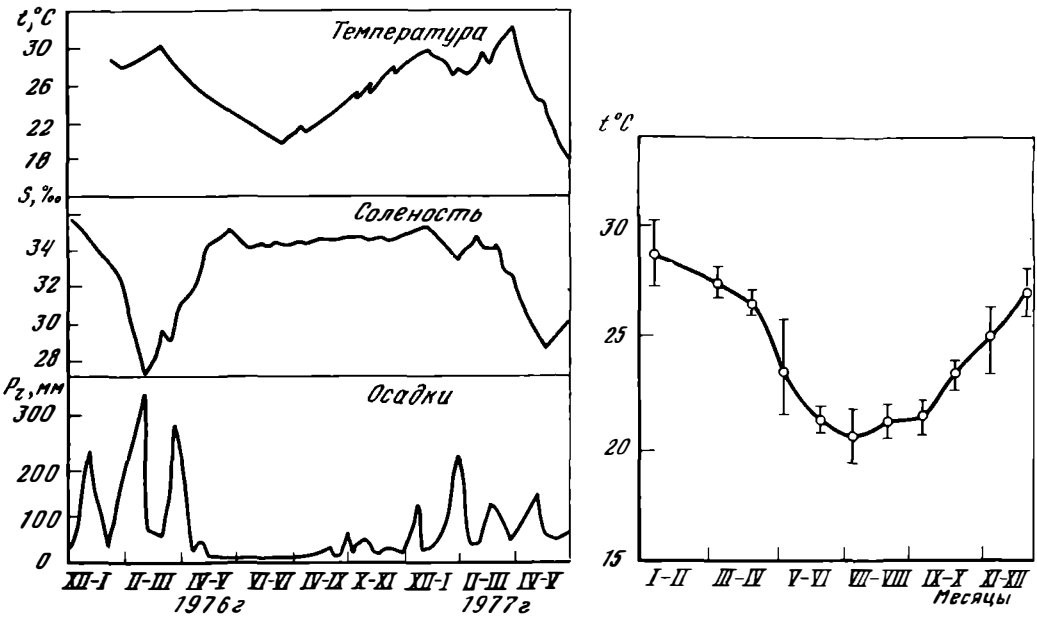


Рис. 4.7. Сезонные изменения температуры воды ($t°$), солености (S) и количества атмосферных осадков (P_r) в лагуне Б. барьерного рифа у г. Таунсвиль в 1976–1977 гг. (Relevante, Gilmartin, 1982)

Рис. 4.8. Изменения среднемесячной температуры воды в южной части Б. барьерного рифа в течение сезона по многочисленным данным (по: Relevante, Gilmartin, 1982)

в первой половине лета за счет интенсивного испарения соленость вод возрастает до 36%, а осенью в период дождей она снижается до 28–32% (рис. 4.7) при средней солености окружающих вод кораллового моря 35,4% (Brandon, 1973). Резкие изменения солености вод на 1–3% отмечаются здесь и в период паводка рек, впадающих в лагуну (Wolanski, Senden, 1983).

В лагунах атоллов с интенсивным водообменом, таких, как атолл Бикини, соленость мало отличается от таковой окружающих вод океана (34,59% против 34,55% Ford, 1949). В лагунах замкнутых атоллов с ограниченным водообменом соленость вод за счет испарения может возрастать до 38–40%. Такова, например, лагуна атолла Кантон, о-ва Феникс (Smith, Jokiel, 1975). Дальнейшее засоление вод таких лагун, имеющих время водообмена 1–2 года, предотвращается лишь обменом вод лагуны с водами океана через пористую стенку кольцевого рифа (Salvat, 1981). В толще воды лагун градиенты солености, как правило, очень малы (0,05–0,2% на 50 м, Ford. 1949).

Диапазон колебаний температуры воды в зоне коралловых рифов бывает весьма значительным даже в пределах одного региона (Pickard, 1983). Особенно велик он в зонах высокоширотных рифов, расположенных у границ тропической зоны (Potts, Swart, 1984). На рифах Персидского залива и Красного моря в разные сезоны температура воды меняется от 16 до 40 °С (Kinsman, 1964). На высокоширотных рифах Аброльхос (28–29° ю.ш., Западная Австралия) температура воды меняется в течение сезона от 17 до 26° и в южной части Б. барьерного рифа (22–23° ю.ш.) от 18 до 30° С (рис. 4.8), (Kinsman, 1964; Pickard, 1983). Однако даже на низкоширотных рифах суточные колебания температуры в мелководных участках могут достигать 5–8 °С. В толще воды лагун и внешнего склона суточные колебания температуры сравнительно невелики.

В виду интенсивной гидродинамики вод в лагунах атоллов и барьерных рифов вертикальная термическая стратификация в них, как правило, выражена очень слабо. Вертикальный температурный градиент даже при их глубинах до 60 м составляет всего 0,5–

2 °С, причем изменения температуры начинаются на глубинах более 20–30 м. При этом главная причина понижения температуры в придонных слоях глубоких лагун состоит в том, что во время прилива через проходы между рифами поступают более холодные воды (Andrews, 1983).

4.2. ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО В ВОДАХ РИФА

Важность органического вещества в трофодинамике коралловых рифов была ясна уже первым исследователям этой проблемы (Odum, Odum, 1955; Bakus, 1969). Об этом говорили данные об обилии фильтрующих животных в составе донной фауны и зоопланктона и о преобладании в их кишечниках неоформленной детритной массы. В конце 60-х и начале 70-х годов были выполнены специальные исследования концентрации растворенного и взвешенного органического вещества в водах коралловых рифов, а также состава источников формирования органической взвеси (Marshall, 1965, 1968; Johannes, 1967; Klim, 1969; Qasim, Sankaranrayanan, 1970; Gordon, 1971; Coles, Strathman, 1973; Gerber, Marshall, 1974; и др.). В числе этих работ преобладали исследования взвеси. Что касается растворенного органического вещества, то имеющиеся данные пока весьма скудны (Westrum, Meyers, 1978). Оценивая значимость данных об общем запасе растворенного органического вещества, следует иметь также в виду, что большую его часть (70–80%) составляет стойкая гуминоподобная фракция, которая медленно вступает в биотический круговорот. В связи с этим были сделаны попытки определить содержание в водах рифов биологически лабильного органического вещества (ЛОВ), усвояемого для бактериопланктона за срок 20–30 сут методом БПК (биохимическое потребление кислорода) (Сорокин и др., 1983).

Содержание органического вещества в водах атоллов, определенное методами мокрого сожжения, составляет 1,3–1,9 мг С/л. С учетом же ошибки этих методов оно реально должно варьировать в пределах 2–3 мг С/л. Сравнение его содержания в водах рифов с содержанием РОВ в водах, поступающих на риф из океана (1,5 мг/л), показывает, что в зоне рифа оно увеличивается в среднем в 1,5–2 раза, а иногда и выше (Gerber a Marshall, 1974). На барьерном рифе Б. Кайман оно возрастает более чем в 4 раза (Westrum, Meyers, 1978), а на высокоширотном рифе Аброльхос с пышным развитием микрофитов – на порядок величин: от 0,3 до 4 мг С/л (Crossland et al., 1984). Высокое содержание органического вещества характерно для вод загрязняемых рифов, таких, как гавайский риф у г. Канеохе (1,7 мг С/л). Учитывая ошибку метода, реальные величины РОВ на высокоширотных и загрязняемых рифах следует оценивать в 3–5 мг С/л. На разрезах от океана через флет наветренного рифа в сторону лагуны максимум концентрации РОВ приходится на середину флета или на лагунную его часть. В водах лагуны содержание $C_{орг}$ обычно снижается (Webb et al., 1975).

Сведения о содержании взвешенного органического вещества (ВОВ) обобщены в табл. 4.1. Его типичное распределение на разрезах от океана через наветренный риф в лагуну показано на рис. 4.9. Как видно из представленных данных, содержание ВОВ в водах рифов в среднем на порядок выше, чем в окружающем океане. В воде над наветренным флетом оно, как правило, достигает максимума. Над флетом Тихоокеанских атоллов оно составляло 100–150 мкг С/л при его содержании в водах открытого океана, поступающих на риф, 10–30 мкг С/л. В зоне флета барьерных рифов оно возрастает до 200–500 мгС/л (Glynn, 1973). Над флетом атолла Каваратти (Индийский океан), занятым преимущественно макрофитами и фитобентосом, и над аналогичным флетом высокотрофных рифов Аброльхос содержание ВОВ в воде превышало 1 мгС/л. Высокое содержание ВОВ (400–700 мкг/л) зарегистрировано в водах рифов, подверженных антропогенному воздействию, таких, как рифы Гавайских и Виргинских островов. В лагунах, как правило, содержание ВОВ в воде падает благодаря осаждению крупной его фракции. Но оно остается все же значительно (до порядка величин) выше, чем в водах открытого океана.

Соотношение между концентрацией РОВ и ВОВ в водах открытого океана состав-

Таблица 4.1

Содержание взвешенного органического вещества (C_p, мкг С/л в водах коралловых рифов)

Местоположение рифа	Место взятия пробы	C_p	Литературный источник
Атолл Эниветок	Открытый океан	10–30	Marshall et al., 1975
	Флет	20–240	Gerber, Marshall, 1974
	Лагуна	20–30	,,
Атолл Фаннинг	Флет	150	Gordon, 1971
	Лагуна	80	,,
Атолл Кавaратти	Открытый океан	75	Quasim, Sankaranarayanan, 1970
	Флет	1035	,,
	Лагуна	355	,,
Рифы Аброльхос, Западная Австралия	Открытый океан	14–42	Crossland et al., 1984
	Флет, гребень	870–940	,,
	Лагунная часть	530–1500	,,
		330–870	
Риф у о-ва Лизард, Б. барьерный риф	Наветренный риф	150–280	Crossland, Barness, 1983
	Подветренный риф	180–310	,,
Риф Б. Абако (Багамские острова)	Флет	130–240	Marshall et al., 1975
Риф Южный Кайкос (Карибский бассейн)	Флет	200	,,
	Лагуна	130	,,
Залив Канеохе (Гавайи)	Флет	500	,,
	Лагуна	420	,,
Риф Б. Лэймшур, Виргинские острова	Флет	710	Hickel, 1972

ляет в среднем 50–100. В водах флета атоллов оно снижается до 10–30, а в водах загрязненных рифов до 3–7. Содержание $C_{орг}$ во взвеси вод океана в расчете на сухой вес составляет в среднем 10–15%. Во взвеси вод рифов оно снижается в 2–3 раза (Hickel, 1971). Сухой вес взвеси соответственно достигает в водах рифов весьма внушительных величин: 1–20 мг/л по сравнению с ее содержанием 50–100 мкг/л в открытом океане. В составе ее размерных фракций обычно преобладают достаточно крупные частицы размером 8–45 мкм (Richman et al., 1975; Simons, 1979).

Воды океана, поступающие в зону рифа, сами по себе содержат весьма значительный запас органического вещества: 1,5–2 г С/м^3, или 3–4 г/м^3 сухого органического вещества, из которого 90–95% составляет РОВ.

Лабильное органическое вещество (ЛОВ) составляет в среднем 15–25% от общего $C_{орг}$ морской воды (Sorokin, 1978). Его количество в водах океана оценивается в 200–500 мкг С/л. Содержание ЛОВ в поверхностных водах океана на столь высоком уровне поддерживается за счет жизнедеятельности обитающих в них планктонных сообществ. Поступая на риф воды океана, как мы видели выше, обогащаются как растворенным, так и взвешенным органическим веществом, концентрация которых в водах океана, прошедших над флетом, резко возрастает (см. рис. 4.9 и табл. 4.1).

Измерение концентрации ЛОВ по показателям БПК позволило проследить его отдачу сообществам рифа в толщу воды и определить время его отбора. Уже первые определения БПК выявили высокие его величины в водах рифов: до 3–5 мг O_2/л на рифах у островов Палау (Motoda, 1940). В соответствии с нашими анализами (табл. 4.2) запас ЛОВ в водах рифов составляет 0,8–2,5 мгС/л (Сорокин и др., 1983). Это в среднем

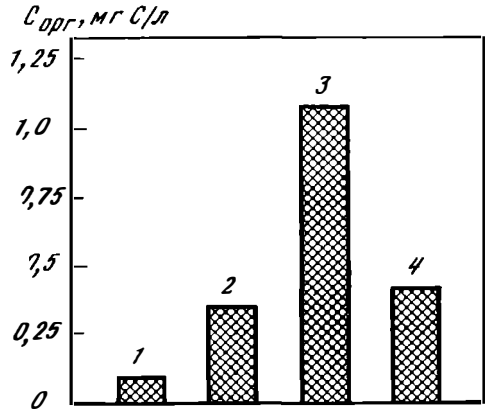


Рис. 4.9. Содержание взвешенного органического вещества в пробах воды, взятых в открытом море в 6 км (*1*) и в 1 км (*2*) от края наветренного флета атолла Каваратти, а также над его флетом (*3*) и в лагуне (*4*) (Quasim, Sankaranarayanan, 1970)

в 3–5 раз выше, чем в тропических водах океана, где он оценивается величинами 0,3–0,5 мгС/л (Сорокин, Мамаева, 1980).

Резкое убывание запаса ЛОВ отмечается уже на расстоянии нескольких десятков метров от края рифа в сторону открытого океана (табл. 4.2). Наибольший запас ЛОВ в воде обычно отмечался в зонах флета и его подветренного края, занятого зарослями живых кораллов. В водах лагуны запас ЛОВ в воде был обычно ниже, чем в зоне флета. Процентное содержание ЛОВ в составе РОВ вод рифа достигает 30–50%, что в 2–3 раза выше, чем в составе РОВ вод океана. Рост этого соотношения в водах рифа отражает эффект их обогащения усвояемым органическим веществом при контакте с интенсивно функционирующими его донными сообществами, особенно с кораллами. Одновременно с отдачей происходят потребление и деструкция ЛОВ в толще воды и в донных биотопах. Время оборота ЛОВ в толще воды составляет в среднем 4–8 сут, снижаясь в ряде случаев до 1,8–2,5 сут.

Данные о химическом составе ЛОВ вод рифов пока весьма скудны. По аналогии с данными о составе РОВ морской воды (Романкевич, 1979) можно полагать, что в его состав входят: до 20–30% пептидов и аминокислот, до 15–30% углеводов и до 10–20% липидов. Сведения о содержании жирных кислот в водах рифов приводят Мейерс и др. (Meyers et al., 1978). В составе РОВ вод рифов присутствуют также антибиотики и витамины, которые активно выделяются в воду населяющими их организмами (Хайлов, 1971; Fontaine et al., 1981).

В формировании взвеси рифовых вод преобладающее значение имеют автохтонные источники органического вещества. В их числе прежде всего растительный детрит, микрофлора и микроводоросли, вымываемые из донных биотопов рифа, микро- и мезозоопланктон, слизь с примесью зооксантелл, которую выделяют кораллы и тридакны. На приконтинентальных рифах муссонного типа, таких, например, как рифы у берегов Центрального Вьетнама (Сорокин, Тяпкин, 1984) или рифы центральной части Б. барьерного рифа у г. Таунсвиль (Wolanski, Pickard, 1983a), в формировании взвеси участвует аллохтонное органическое вещество, поступающее с суши с речным стоком. Одним из важных источников аллохтонной органики в некоторых районах (Мадагаскар, Вьетнам, Индонезия, Б. барьерный риф) являются нагоны синезеленых водорослей с окружающих морских акваторий, а также предположительно и ветровой нагон на рифы органической взвеси и планктона, скапливающихся в поверхностной пленке (слой гипонейстона).

Основными источниками автохтонной взвеси служат на рифе остатки талломов, макрофитов, переработанные донной фауной, а также фекалии фитофагов: растительноядных рыб, донной фауны, фильтрующего зоопланктона и зообентоса и псевдофекалии моллюсков (Gerber, Marshall, 1974; Ricard, Salvat, 1977; Hatcher, 1983a). В лагунах многих барьеров рифов важным источником органической взвеси служит детрит,

Таблица 4.2.

Запас лабильного органического вещества (S), интенсивность его деструкции (D) и время его оборота (T) в воде рифов открытых районов Индийского океана и Южно-Китайского моря*

Местоположение рифа	Зона рифа, глубина, м	Глубина, м	D, мгO_2/(л · сут)	S, мгС/л	T, сут
Сейшельские острова	Прибрежный риф	2	0,21	0,61	7,7
у острова Праслен	Патч-риф	5	0,12	0,94	22,0
	У края рифа	16	0,23	0,67	7,9
У острова Коэтиви	Флет	2	0,32	1,31	10,7
	Подветренный край флета	7	0,66	1,23	5,0
	Лагуна	15	0,43	0,98	6,1
Индийский океан.	Флет	1	0,35	1,04	8,0
Атолл Каргадос–Карахос	У подветренного края флета	5	0,32	0,98	7,9
	Лагуна	28	0,54	0,69	3,5
Южно-Китайское море	Флет	2	0,67	0,64	1,8
у о-ва Южный Тху	Лагуна	8	0,78	1,28	3,1
У о-ва Синтон	Флет	2	0,08	1,56	18,8
атолл Синтон	Лагуна	50	0,12	0,53	8,0
Юго-западный риф	Подветренный край флета	10	0,51	0,97	3,5
Б. Вунгро центральный Вьетнам	Прибрежный риф,	2	0,39	2,54	6,8
	Край рифа,	12	0,56	1,28	4,2
	Лагуна	10	0,39	0,55	2,6
У о-ва Кулаохон	Прибрежный акропорный риф		0,38	1,79	8,7
У о-ва Хонке	Прибрежный риф	2	0,18	1,20	12,3
У о-ва Тортю	Лагуна	18	0,50	0,79	2,9
	Прибрежный риф	1	0,68	1,21	3,3
	Лагуна		0,71	0,80	2,1

*Данные, представленные в таблицах без указания литературных источников принадлежат автору.

который образуется в процессе деструкции листьев мангров (Matondikar et al., 1981). Мангровые заросли продуцируют за год в среднем около килограмма листьев в расчете на сухое вещество, причем большая часть этой органической массы, попадая в воду, превращается в детрит (Benner, Hodson, 1985). Другим источником формирования детрита в лагунах служат отмирающие или обкусанные рыбами листья морских трав (Zieman et al., 1979). Их распад идет при участии микрофлоры и простейших, биомасса которых в основном и составляет усвояемую часть образующегося при этом детрита. На участках флета, где доминируют макрофиты и кароллины, органическая взвесь формируется главным образом из детрита, который образуется из фекалий поедающих их фитофагов (преимущественно рыб и ежей-диадем, Sournia, 1977). В зоне мелководий флета и лагуны, где дно покрыто коралловым песком и обломочным материалом, преобладающую часть взвеси составляет псевдопланктон (Lewis, Price, 1975). Он состоит из микроводорослей, в основном донных диатомей, а также из обрывков нитчаток и донной микрофлоры, которые вымываются прибоем из донных осадков и их перифитона обломочного материала (Marchall, 1965; Gerber, Marshall, 1974). Значительную часть взвеси рифовых вод составляет зоопланктон. Его суммарная биомасса в водах рифа близка к 30–100 мкгС/л, что в среднем может составлять 20–50% взвешенного $C_{орг}$.

Важной составной частью взвеси в зонах рифов является слизь, выделяемая кораллами (Johannes, 1967; 1972; Coles, Strathmann, 1973; Richman et al., 1975; Lewis, 1977). Ее доля в общем органическом веществе взвеси оценивается примерно в 2%. Тем не менее слизь играет первостепенную роль в процессе образования взвеси. Она служит структурной основой для формирования микроагрегатов типа "морского снега", которые в большом количестве встречаются в водах лагуны и у подветренной стороны рифа. Хлопья слизи адсорбируют на себя микропланктон, частицы детрита, домики аппендикулярий и линечные шкурки рачков-планктеров, вырастая при этом до размеров от 0,5 до 2–3 см (Johanes, 1967; Marshall, 1968). Поскольку слизь содержит в своем составе белки, липопротеины, полисахариды, а также большое количество зооксантелл (Marshall, 1972), она в значительной мере обусловливает высокую питательную ценность микроагрегатов "морского снега" для охотно питающихся ими зоопланктеров и рыб (Johannes, 1967; Hatcher, 1983a). Образуясь главным образом в зоне подветренного флета, медленно оседающие слизевые микроагрегаты создают как бы шлейф взвеси и составляют основу взвешенного органического вещества, которое выносится с рифа в воды открытого океана (Johannes, 1972). Флокуляция жидкой слизи и превращение ее в хлопьевидную взвесь стимулируются адсорбцией слизью взвешенных в воде минеральных частиц. Поэтому ее флокуляция и частичное осаждение идут быстрее в зонах с повышенной мутностью воды (Ducklow, Mitchell, 1979). В условиях повышенной мутности стимулируется и сам процесс выделения слизи кораллами.

Наконец, в формировании среднеразмерной взвеси принимает участие планктонная микрофлора, образующая агрегаты размером от 10 до 200 мкм. Механизм их образования и роль в этом процессе взвеси и слизи рассмотрены нами далее (см. 6.1.4). Ввиду обогащения формирующейся в водах рифа автохтонной взвеси азотистыми соединениями за счет включения в ее состав слизи, бактерий и псевдопланктона отношение углерода к азоту (C/N) во взвеси снижается в направлении от открытого океана в сторону лагуны. Взвесь открытого океана, несмотря на чисто планктонное ее происхождение, обеднена азотом (C/N 15–30). В водах над рифами за счет обогащения взвеси органическим азотом в результате заселения ее микрофлорой отношение C/N во взвеси снижается до 4–8 (Gerber, Marshall, 1974; Crossland, Barnes, 1980). В загрязняемом заливе Канеохе в зоне патч-рифов, где концентрация ВОВ достигала 0,6 мгС/л, C/N было близким к 6 (Caperon et al., 1978).

Выше уже говорилось о значительном обогащении вод океана органическим веществом при прохождении их над интенсивно функционирующими донными биотопами рифа. В связи с этим были предприняты попытки количественной оценки интенсивности отдачи взвешенного органического вещества донными сообществами наветренного флета в проходящие над ними воды океана. На флете атолла Эниветок с преобладанием живых кораллов интенсивность отдачи, преимущественно в виде слизи, составляла в сухом весе около 300–400 мг/(м^2 · сут), что было близко к 20–30% от суммарной продукции донного биотопа (Johannes, 1967). На том же атолле на флете с преобладанием макрофитов отдача ВОВ составляла 0,27 гС/(м^2 · сут) (Johannes, Gerber, 1974). На атолле Каваратти (Лаккадивские острова) флет занят преимущественно макрофитами и перифитоном и имеет суточную продукцию около 12,5 гС/м^2. Отдача органического вещества в виде взвеси (не считаю отдачу РОВ) оценивается на этом рифе величиной 2,3 гС/м^2, т.е. около 20% от первичной продукции (Quasim, Sankaranarayanan, 1970). Отдача взвеси донными сообществами рифа наиболее интенсивно идет в зоне внешнего края флета, характеризующейся высокой автотрофной продукцией и интенсивным воздействием волнения. Снос образующейся взвеси направлен в сторону тыльной части флета и в лагуну. В количественном отношении этот снос на наветренном рифе атолла Эниветок оценивается в расчете на 1 м протяженности рифа за сутки в 800 гС, 100 г N и 2 г P (Johannes et al., 1972; Johannes, Gerber, 1974). На атолле Каваратти суточный вес ВОВ составлял 680 г/м (Quasim, Sankaranarayanan, 1972), на рифах у Пуэрто-Рико – 2,5 кг/м и на высокоширотных рифах Аброльхос с пышным развитием макрофитов – 3–9 кг/м за сутки (Hatcher, 1983a).

Одним из главных источников поставки органического вещества из донных биотопов рифа в толщу воды является прижизненное выделение в воду части фотосинтетической продукции, производимой донной растительностью, фитопланктоном и кораллами. Фитопланктон и донная флора выделяют в воду значительную часть (от 5 до 40%) продукции фотосинтеза в виде растворенного органического вещества, которое состоит преимущественно из низкомолекулярных ассимилятов типа гликолевой кислоты, сахаров, аминокислот и фенолов (Хайлов, 1971). На основании этих данных поток РОВ с поля макрофитов на флете в толщу воды можно оценить ориентировочно в 300–600 мгС/м^2 в сутки. При средней глубине в 1–2 м этот поток может обеспечить суточный прирост РОВ 0,2–0,4 мгС/л, что в среднем в 2 раза превышает величину средней суточной деструкции в водах рифов. Если принять, что поток органического вещества в толщу воды из донных биотопов рифа сбалансирован с его деструкцией в толще воды, тогда при средней глубине 5 м его величина должна быть близка к 0,5–1 гС/м^2. Прямые наблюдения над распределением концентрации ЛОВ в водах рифов (см. табл. 4.2) показывают, что над флетом, занятым живыми кораллами, запас ЛОВ в воде в 1,5–4 раза выше, чем в окружающих водах шельфа. Содержание ЛОВ за время прилива (5–6 ч) увеличилось в среднем на 1 гС/м^2. Такой прирост наблюдался на рифах атолла Синтон, бухты Вунгро, островов Кулаохон, Хонке, Тортю в Южно-Китайском море. При данном уровне обогащения воды рифа ЛОВ за приливной цикл суточную отдачу органического вещества активно функционирующим рифом можно оценить в 2 гС/м^2, или около 20–30% от его суточной первичной продукции (Сорокин и др., 1983, 1989).

Столь высокая интенсивность отдачи ЛОВ рифом, занятым зарослями живых кораллов, связана с выделением кораллами значительной доли своей автотрофной продукции в окружающую среду в основном в виде слизи. Выделение слизи имеет важное значение в жизни кораллов, способствуя процессу их гетеротрофного питания и освобождения их полипов от оседающей взвеси (см. 12.5.3). В состав слизи входят протогликаны, некоторые сульфидо-сахара и сложные эфиры, жирные кислоты, воскоподобные соединения, цетил-пальмиты (Benson, Muscatine, 1974; Daumas, Thomassin, 1977; Richards et al., 1983). Все эти вещества вполне доступны для их использования микрофлорой. Они перевариваются многими животными, которые питаются слизью кораллов (Gerber, Marshall, 1974; Benson et al., 1978). Поэтому они составляют основной фонд ЛОВ наряду с РОВ выделяемых в толщу воды растениями рифа.

Отдача кораллами органического вещества в толщу воды установлена экспериментально (Johannes, Webb, 1970; Richman et al., 1975; Crossland et al., 1980a). По нашим оценкам, часовая интенсивность отдачи органического вещества кораллами выражается величинами 20–100 мкг/г сырого веса колонии за световой день (табл. 4.3). Альционарии, содержащие симбиотические зооксантеллы, также весьма интенсивно выделяют ЛОВ. Скорость выделения ими ЛОВ достигала у некоторых их видов 150–200 мкг/г за световой день. Суточная величина выделения ЛОВ составляет около трети от валовой продукции их фотосинтеза у склерактиний и около 20% у альционарий (Сорокин и др., 1983). Выделение ассимилятов фотосинтеза кораллами было доказано также с помощью радиоуглеродного метода (Сорокин и др., 1983; Сорокин, 1985). Согласно Кроссланду с соавторами (Crossland et al., 1980a), коралл Acropora acuminata выделяет в виде слизи в суточном балансе около 40% своей суточной фотосинтетической продукции.

На основании экспериментальных данных можно дать приблизительную оценку отдачи органического вещества донными сообществами рифа, в котором преобладают кораллы. При массе кораллов 5–10 кг/м^2 она будет выражаться величинами 0,4–0,8 г/м^3 органического вещества за сутки при глубине 1 м. В целом эти величины близки к оценкам суточной отдачи ЛОВ по результатам определений методом БПК-полного.

В соответствии с представленными выше данными, а также на основании расчетов энергетического баланса экосистемы рифа (см. 14.4) можно утверждать, что значительная часть создаваемой автотрофной продукции в процессе биотического круговорота проходит через пул РОВ и взвеси. Органическая взвесь обладает высокой пищевой цен-

Таблица 4.3

Выделение лабильного органического вещества мягкими и склерактиниевыми кораллами в расчете на сырой вес их колоний

Вид коралла	Интенсивность фотосинтеза, мкг С/(г · ч) (P)	Выделение РОВ кораллами		
		Пределы колебаний в опытах, мкг С/(г · ч)	Средняя величина по 4 опытам (*E*)	*E*/*P*, %
Lobophytum sp.	28	3,4–7,5	5,2	19
Alcyonium sp.	48	10,2–14,9	12,8	27
Sarcophyton sp.	29	4,7–8,5	6,2	21
Lythophyton sp.	48	12,3–23,7	17,1	36
Acropora squamosa	26	3,6–5,8	4,8	18
Pocillopora damicornis	28	6,1–8,2	6,9	25
Porites sp.	12	1,8–3,3	2,5	21
Мертвые кораллы, обросшие перифитоном	20	1,3–3,6	1,8	9

ностью. Взвесью питаются и сами кораллы (Johannes, Gerber, 1974; Lewis, Price, 1975). Она преобладает в пищевом комке зоопланктона рифа (Johannes, 1967; Gerber, Marshall, 1974a; Sumner et al., 1975; Gottfried, Roman, 1983). Хлопьями слизи питаются горгонарии (Russel, 1981), а также многие рыбы (Benson, Muscatine, 1974).

Использование запаса РОВ в пищевой цепи происходит главным образом при промежуточном участии планктонных и перифитонных бактерий и простейших, хотя важную роль в его использовании, несомненно, играет и прямое потребление его фильтрующими животными, обладающими ресничным эпителием: двустворчатыми моллюсками, губками, асцидиями и кораллами. За счет питания РОВ при его концентрации, близкой к естественной, эти животные могут покрывать до трети суточных трат на обмен (Sorokin, Wyshkwartzev, 1973; Сорокин, 1977, 1984a). Основное значение запаса ЛОВ в толще воды можно видеть в том, что, будучи подвижным компонентом экосистемы рифа, оно играет роль связующего звена между ее биотопами, и прежде всего между биотопами наветренного рифа, где преобладают процессы автотрофной продукции, и биотопами лагуны, где преобладают процессы гетеротрофной деструкции (Сорокин, 1971; Johannes et al., 1972; Sorokin, 1978).

Отдача органического вещества экосистемой рифа происходит также в составе агрегатов, РОВ и зоопланктона, уносимых течениями с подветренной его стороны (Murshall, 1965, Johannes, 1967; Quasim, Sankaranrayanan, 1970; Coles, Strathman, 1973; Zieman, 1979; Barnes, Crossland, 1983). Таким путем через отдачу органического вещества в воды океана, омывающие рифы, последние оказывают заметное влияние на продуктивность прилегающих акваторий океана (Darnell, Soniat, 1979; Сорокин и др., 1983).

ГЛАВА 5

БИОГЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ В ЭКОСИСТЕМЕ РИФА

Еще Ч. Дарвин, а затем и многие другие исследователи обращали внимание на загадку существования необычайно богатых жизнью сообществ коралловых рифов, омываемых олиготрофными тропическими водами (Stoddart, 1969; Andrews, Gentien, 1982; Wiebe, 1985). Действительно, мощные донные фотосинтезирующие системы рифа, автотрофная продукция которых достигает рекордного уровня среди морских сообществ (5–10 гС/м^2 в сутки), функционируют в условиях среды, обедненной биогенами. Уровень концентрации солевых форм азота и фосфора (нитратов, нитритов, аммония, фосфатов) в поверхностных тропических водах, омывающих коралловые рифы, как правило, очень низок и близок к уровню, лимитирующему развитие фитопланктона. Более того, оказалось, что уровень продукции фотосинтеза донных биотопов вообще мало зависит от абсолютной концентрации биогенов в окружающих их водах (Kinsey, 1977; 1983; Сорокин, 1984; Wiebe, 1985). На первый взгляд богатая экосистема рифа при интенсивном контакте с олиготрофными водами океана должна постепенно отдавать в них биогены и органическое вещество. Поэтому их баланс при таком контакте, казалось бы, не может быть положительным, тем более что отдача рифом планктона и органической взвеси в омывающие риф воды является установленным фактом (см. 4.2.3). И тем не менее само по себе существование высокопродуктивных экосистем коралловых рифов доказывает, что в действительности этот баланс положителен. Разгадку этого явного парадокса экосистемы рифа можно видеть лишь в том, что при контакте с омывающими водами океана экосистема рифа за счет использования различных биологических механизмов поставки биогенов из олиготрофных вод и сокращения их потерь в омывающие воды обеспечивает положительный баланс биогенных элементов, отдавая в проходящие над рифом воды океана обедненное ими органическое вещество. Сам факт независимости уровня продуктивности донных автотрофов рифа от концентрации солевых биогенов в омывающих их водах свидетельствует в пользу того, что процессы поставки и круговорота биогенных элементов регулируются в экосистеме рифа главным образом самими биологическими сообществами в большей степени, чем физическими факторами, такими, как движение воды, вертикальная стратификация водной толщи, турбулентный обмен, которые являются основными регуляторами поставки биогенов в зону фотосинтеза в пелагиали океана. Главным физическим фактором, который может существенно влиять на поставку биогенов в экосистему рифа, следует признать подъем к поверхности глубинных вод в результате взаимодействия набегающего океанского течения с островным или континентальным склоном рифа ("островной эффект", Штокман, 1966; Gilmartin, Relevante, 1974).

В настоящее время мы в общих чертах уже имеем представление об основных биологических механизмах, которые обеспечивают поставку, круговорот и положительный баланс биогенных элементов в экосистеме рифа (Wiebe, 1985; Сорокин, 1986). Накоплен также достаточно большой аналитический материал, характеризующий уровень концентрации солевых биогенов в водах коралловых рифов (D'Elia, 1978; Crossland, 1983). Сведения о запасе органических форм биогенов в воде и донных осадках, равно как и сведения об общем запасе биогенов в экосистеме рифа, включая живое вещество, пока весьма скудны (Hatcher, 1985). Имеются указания

на то, что одним из лимитирующих элементов в экосистеме рифа в некоторых районах может быть наряду с азотом и фосфором также железо (Entsch et al., 1983).

Вопросы круговорота биогенных элементов в экосистеме рифа и их роли в продуктивности его донных и планктонных сообществ обсуждаются в обзорах (Muscatine, 1980; Crossland, 1983; Wiebe, 1985; Hatcher, 1985).

5.1. КОНЦЕНТРАЦИЯ БИОГЕНОВ В ВОДАХ КОРАЛЛОВЫХ РИФОВ

Основной массив данных о концентрации биогенов касается главным образом вод рифов Тихого океана: Большого барьерного рифа Австралии (Relevante, Gilmartin, 1982; Andrews, 1983; Crossland, 1983; Crossland, Barnes, 1983; Hatcher, 1985), рифов французской Полинезии (Sournia, Ricard, 1976; Ricard, 1977в, 1981; Salvat, 1981; Ricard, Delesalle, 1981), некоторых атоллов (Johannes et al., 1972; Pilson, Betzer, 1973; Webb et al., 1975; Marshall et al., 1975; Sminh, Jokiel, 1975; Коннов, Щербинин, 1975; Kimmerer, Walsh, 1981; Royner, Drew, 1984), гавайских рифов (Gilmartin, Relevante, 1974; Henderson, 1981; Atkinson, 1981), высокоширотных рифов Аброльхос, Юго-Западная Австралия (Johannes et al., 1983; Crossland et al., 1984). Пределы колебаний величин концентрации солевых и органических форм биогенов в водах рифов в соответствии с данными перечисленных выше и некоторых других авторов представлены в табл. 5.1.

Анализируя данные табл. 5.1, нетрудно видеть, что пределы колебаний концентрации солевых биогенов мало меняются на разных рифах, расположенных в разных по уровню продуктивности водах и даже на загрязненных рифах (Smith, 1985). Эти данные показывают, что концентрация солевых биогенов является в значительной степени равновесной величиной, которая отражает лишь направленность процесса круговорота биогенов в момент проведения измерений, но мало говорит об их запасе или об обеспеченности биогенами автотрофных сообществ рифа.

Концентрация минерального фосфата в водах лагун атоллов и барьерных рифов (см. табл. 5.1) бывает близкой или несколько превышает содержание PO_4–P в окружающих поверхностных водах океана. В среднем она составляет 0,1–0,4 мкг ат./л, что ненамного выше уровня лимитирования роста фитопланктона (около 0,2 мкг ат./л). Поэтому фосфат, как правило, является основным лимитирующим биогеном в планктонных сообществах рифа. Что касается донных автотрофов, то они, по-видимому, вообще не испытывают биогенного лимитирования, поскольку они получают необходимые биогены преимущественно из их депо и зон регенерации, которые находятся в донных биотопах рифа (Entsch et al., 1983; Smith, 1984; Wiebe, 1985).

Общее содержание солевого азота в форме нитратов, нитритов и аммония в водах, омывающих рифы, и в водах лагун атоллов и барьерных рифов бывает, как правило, выше, чем в окружающих поверхностных водах океана (Webb et al., 1975; Andrews, Muller, 1983; Szamant-Froelich, 1983). В среднем оно составляет 0,6–1,5 мкг ат./л, что выше уровня лимитирования роста океанского фитопланктона, который близок к 0,5 мкг ат./л. Более половины имеющегося в водах рифа запаса солевого азота представлено аммонием, тогда как в водах открытого океана аммоний обычно присутствует в очень малых количествах, а часто не обнаруживается вовсе (Hatcher, Hatcher, 1981). Эти данные говорят в пользу того, что избыток аммония, присутствующий в водах рифа, образуется самими его сообществами за счет процессов азотфиксации, бактериальной аммонификации и метаболизма фауны. Наибольшие концентрации аммония – до 9–11 мкг ат./л – были зарегистрированы в водах высокоширотных рифов Аброльхос, где имеет место мощное развитие макрофитов и образуется много растительного детрита (Johannes et al., 1983, 1983а), а также в водах лагуны и флета рифа Уантри на юге Б. барьерного рифа Австралии, имеющего мелководную лагуну с интенсивным развитием в ней и на флете макрофитов и перифитона (Hatcher, Hatcher, 1981). В мелководных лужах, остающихся на флете

Таблица 5.1

Обобщенные сведения о пределах колебаний концентраций солевых и растворенных органических форм азота и фосфора (в мкг ат./л) в водах коралловых рифов и в окружающих их водах открытого океана (по литературным данным)

Регион	Солевые формы			Органические формы	
	PO_4-P	NO_3-N	NH_4	P	N
Лагуны океанических рифов (атоллы)	0,03–0,8	0,05–2,4	0,1–1,3	0,10–0,20	2,0–6,0
Лагуны барьерных рифов	0,02–0,7	0,02–2,7	0,05–2,7	0,15–0,25	3,1–4,6
Высокоширотные рифы восточной и западной Австралии	0,03–1,8	0,1–5,0	0,1–11,0	0,14–1,6	3,0–21,9
Лагуны загрязняемых рифов	0,16–1,36	0,05–2,6	0,4–2,4	0,37	3,4–7,5
Поверхностные воды открытого океана вне зоны апвеллинга	6,1–0,4	0,2–0,8	0–0,4	0,10–1,15	1,0–4,0

в период отлива и заросших макрофитами и перифитоном, концентрация аммонийного азота достигала 16 мкг ат./л при содержании нитратного азота всего 0,8 мкг ат./л. Эти данные показывают, что донное сообщество рифа производит за счет азотфиксации и выделяет в воду в большом количестве аммонийный азот, который нитрифицирующая микрофлора рифа, ассоциированная в основном с перифитоном и верхним слоем донных осадков, окисляет до нитратов (Webb, Wiebe, 1975; Webb et al., 1975; Atkinson, 1981, 1983).

Абсолютные концентрации солевых биогенов, как правило, мало меняются в разных участках рифа (Odum, Odum, 1955; Pilson, Betzer, 1973). Значительное увеличение их концентрации (до 1 мкг ат./л и более PO_4-P) отмечалось в лагунах барьерных рифов в сезон дождей под влиянием речного стока (Ricard, 1981) и в лагунах атоллов, расположенных в зоне подъема глубинных вод у экватора (до 3 мкг ат./л солевого азота; Kimmerer, Walsh, 1981). Существенное значение в экосистеме рифа имеют растворенные органические формы биогенов, которые обычно редко учитываются при анализе биогенного режима морских экосистем. Запас растворенного органического фосфата в водах рифов соизмерим с запасом минерального фосфата и составляет 0,1–0,2 мкг ат./л, т.е. примерно столько же, сколько в водах открытого океана (см. табл. 5.1). Судя по имеющимся данным, запас растворенных форм азота в водах рифов в среднем в 1,5–2 раза выше, чем в водах открытого океана. Органические формы биогенов находятся в морской воде преимущественно в виде трудноминерализуемых соединений. Фосфор присутствует главным образом в составе нуклеиновых кислот и фосфолипидов, а азот – в составе гуминового ядра водного гумуса и ассоциированных с гумусом белков и аминокислот. В водах открытого океана использование органических форм биогенов планктонными организмами затруднено тем, что для их утилизации необходима тесная ассоциация микроорганизмов с макромолекулами, которая облегчает действие их экзоферментов. Формирование таких ассоциаций возможно на поверхностях раздела фаз и на частицах детрита. Однако время жизни детритных частиц на планктонном сообществе ограничено в виду высокой фильтрационной активности населяющего его зоопланктона. На рифе активные микробные сообщества перифитона покрывают обширные поверхности пористого известкового субстрата и кораллового песка. Энергетической основной существования этих перифитонных сообществ служит растворенное органическое вещество вод океана, проходящих над рифом. Используя это органическое вещество, перифитон получает содержащиеся в нем биогены для собственного биосинтеза, включая их таким путем в общий пул биогенов экосистемы рифа (Сорокин, 1980).

Запас биогенных элементов во взвешенном органическом веществе можно оце-

нить в 0,03–0,06 мкг ат.Р и 0,5–1,8 мкг ат.N (Crossland, Barnes, 1983). Несмотря на относительно небольшую величину этого запаса, его роль в экосистеме рифа можно оценить как первостепенную в связи с тем, что на рифе существуют мощные ассоциации фильтрующих донных животных. Они отфильтровывают органическую взвесь из проходящих над рифом вод океана, включая содержащиеся в ней азот и фосфор, в биогенный пул экосистемы. Часть их они выделяют в виде фосфата, аммония и мочевины, а часть используют для собственного биосинтеза.

5.2. ФИЗИЧЕСКИЕ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ПОСТАВКИ БИОГЕНОВ В СООБЩЕСТВА РИФА

Существует целый ряд физических и биологических механизмов поставки солевых и органических биогенов в экосистему рифа извне, которые обеспечивают приходную часть их баланса. В числе физических механизмов поставки биогенов следует указать на их принос с постоянным потоком вод океана, проходящим над рифом (Johannes et al., 1972; Kimmerer, Walsh, 1981; Hatcher, 1985). Другим важным путем поставки могут быть апвеллинг и дивергенции вблизи островов, расположенных в зоне экватора или у западных побережий материков, а также локальные подъемы глубинных вод к поверхности, которые вызываются взаимодействием набегающих океанских течений с островными массивами (Штокман, 1966; Gilmartin, Relevante, 1974; Andrews, Gentien, 1982; Сорокин, Тяпкин, 1988). Воды барьерных и окаймляющих рифов, которые располагаются вблизи высоких островов и у побережья материков, получают значительный сток биогенов с суши с речными и грунтовыми водами (Marsh, 1977; Johannes, 1980; D'Elia et al., 1981).

На многих атоллах, располагающихся в продуктивных водах в зонах апвеллингов и дивергенций, существенным источником поступления биогенов и особенно фосфора является гуано рыбоядных птиц, которые образуют на таких островах значительные колонии. Концентрация фосфатов в воде может превышать на таких рифах 1 мкг ат./л (Христофорова, 1985). На некторых из островов древние рифы содержат залежи фосфоритов, возраст которых составляет 200–800 тыс. лет (Veeh, 1985). Такие фосфоритные руды в большом количестве имеются на островах Науру и Рождества. В малых количествах фосфориты встречаются в теле рифов многих атоллов. Вымываясь из этих рифов в процессах их эрозии, фосфаты с грунтовыми водами поступают в воды рифа, создавая в них повышенную концентрацию минерального фосфата (Gordon et al., 1971). Важную роль в поставке биогенов из их депо в донных осадках в толщу вод коралловых рифов играет постоянное их взмучивание на мелководьях рифа под влиянием волнения (Fanning et al., 1982; Entsch et al., 1983). В некоторых регионах одним из существенных путей поставки биогенов может являться ветровой нагон плавающих в поверхностном слое масс синезеленых водорослей Trichodesmium с окружающей рифы акватории открытого моря (Сорокин и др., 1982). Перечисленные выше процессы создают постоянный поток солевых и органических форм биогенов в экосистему рифа. Потребление биогенов из этого потока, их удержание и регенерация из органических форм обеспечиваются включением биологических механизмов, участвующих в поставке и круговороте азота и фосфора.

Один из таких механизмов – потребление солевых биогенов фитопланктоном и бактериопланктоном. Фитопланктон потребляет фосфаты пропорционально величине первичной его продукции в соотношении P:C по весу около 2–3% (Сорокин, 1985). Таким образом, при средних величинах первичной продукции в водах коралловых рифов от 30 до 300 мгС/г^2 в сутки скорость потребления фосфата сообществами фитопланктона можно оценить величинами от 0,02 до 0,2 мкг ат./м^2, или 0,002–0,02 мгк ат./л в сутки. Исследования с применением меченого фосфата позволили установить, что морской бактериопланктон усваивает солевой фос-

Таблица 5.2

Интенсивность суммарного потребления минерального фосфата микропланктоном (P_{at}) и его потребление только бактериями (P_{ab}) в водах атоллов Херон и Вистари (Б. барьерный риф Австралии) в фазе отлива (обозначения: $C_ф$ – фотосинтез фитопланктона, K_p – концентрация минерального фосфата в воде и T – время его оборота)

Место и время выполнения анализов воды, фаза прилива	№ станций	Местоположение станций	Глубина, м	K_p, мкг ат./л	$C_ф$, мгС/ (л·сут)	Скорость потребления PO_4 –Р, мкг/ (л·сут)		P_{ab}/P_{at}, %	T, сут
						P	P_{ab}		
Лагуна атолла Херон, август,	9	Глубоководная часть лагуны	6,5	0,9	14,5	0,33	0,27	83	9,3
	10	Зона патч-рифов и края лагуны	1,5	0,34	11,2	1,22			9,0
T – 21–22 °С	13	Северо-Западный угол лагуны	4,5	0,40	6,8	1,18	0,80	68	11,0
Разрез через флет у о-ва Херон, октябрь	1	Открытое море в 200 м от края рифа	18,0	0,18	13,7	3,44	2,33	68	1,7
	3	Над гребнем флета	0,2	0,13	14,2	1,57	1,17	74	2,5
T – 24–25 °С	19	Мелководье у берега острова в зоне турбазы	0,5	0,30	7,7	2,0	1,92	48	4,5
Лагуна атолла Вистари,	1	Глубоководная часть лагуны	6,0	0,38	9,5	2,91	2,50	86	4,1
август,	2	Среди патч-рифов у наветренного рифа	2,0	0,22	4,2	1,02	0,88	87	7,0
T – 21–22 °С	3	Мелководный участок лагуны у наветренного края	0,7	0,18	12,4	1,06	0,84	79	5,7

фат так же, как и фитопланктон, и примерно в той же пропорции по отношению к своей продукции. При его продукции 5–30 мг/С/м^3 интенсивность потребления минерального фосфата бактериопланктоном вод коралловых рифов можно было ожидать в пределах 0,003–0,03 мкг ат./л в сутки. Это было подтверждено прямыми анализами (табл. 5.2). Они показали, что при среднем уровне развития микропланктона в водах рифа суммарное потребление фосфата составляет вполне ощутимую величину: 0,03–0,15 мкг ат.Р/л в сутки. Аналогичный ориентировочный расчет вероятной скорости потребления солевого азота микропланктоном вод коралловых рифов дает величину 0,05–0,3 мкг ат./л в сутки. Микропланктон, потребляющий солевые биогены, выедается затем фильтраторами рифа. Таким путем солевые биогены через пищевую цепь включаются в биогенный фонд экосистемы в виде органических их форм в составе биомассы организмов и фекалий.

Большое значение в процессах поставки и круговорота биогенов в сообществах рифа имеют перифитон и микрофитобентос. Сообщества перифитона, необычайно пышно развитые во всех донных биотопах рифа, содержат в своем составе водоросли типа мелких макрофитов, нитчаток, кораллин, колоний синезеленых, богатую перифитонную микрофлору и простейших. Сообщества микрофитобентоса, обрастающие песчинки рыхлых осадков, также содержат в своем составе водоросли (диатомеи и синезеленые) и гетеротрофную микрофлору (см. 7.2). Этим сообществам, содержащим в одной слизистой структуре и автотрофов и гетеротрофов, свойствен полузамкнутый тип биогенного обмена, при котором лишь небольшая доля необходимых биогенов поставляется извне, а остальные потребности организмов сообщества в биогенах удовлетворяются путем регенерации их солевых форм из органических внутри самого сообщества. Значительная часть биогенов, которые образуются при деструкционной их регенерации гетеротрофными организмами, тут же, не покидая сообщества перифитона, усваивается автотрофами (Johannes et al., 1972). Такая внутренняя регенерация снижает потребность сообществ перифитона и микрофитобентоса в поставке в них биогенов из внешней среды. Особенно это касается азота, поскольку синезеленые водоросли и азотфиксирующие бактерии, обильно заселяющие эти сообщества, снабжают их связанным азотом. Поэтому в опытных условиях в этих сообществах почти постоянно наблюдается отдача биогенов в воду (Hanson, Gundersn, 1976). Что же касается фосфатов, то нашими опытами с меченым фосфором (см. далее, табл. 5.5) было показано, что сообщества перифитона потребляют минеральный фосфат и одновременно отдают часть его в окружающую среду. В некоторых образцах перифитона такой обмен биогенами со средой у перифитонных обрастаний рифа вообще практически незаметен, что указывает на высокую степень замкнутости в них биогенного цикла (Pomeroy et al., 1974).

Основную роль перифитонных обрастаний и микрофитобентоса в биогенном цикле экосистемы рифа можно видеть в поставке в нее азота за счет азотфиксации, а также в усвоении микрофлорой сообществ перифитона органических биогенов из вод океана, проходящих над рифом. Наши исследования показали, что перифитонная микрофлора рифа использует для своего роста преимущественно органическое вещество вод океана, в состав которого входят азот и фосфор. Таким путем перифитонные сообщества способствуют поставке внешних биогенов из вод океана в экосистему рифа. Что же касается биогенного питания микрофитобентоса донных осадков рифа, то значительную долю необходимых биогенов он получает за счет гетеротрофной их регенерации в толще осадка и за счет азотфиксации входящих в его состав в большом количестве синезеленых водорослей (Enhsch et al., 1983).

Солевые биогены потребляются из водной толщи также и макрофитами. Потребление происходит через поверхность их талломов (Pilson, Betzer, 1973; Nelson, 1985). Макрофиты способны запасать биогены впрок (Robishaux, 1985). Потребление биогенов можно заметить по убыли фосфата при прохождении воды через заросший ими флет (Webb et al., 1975). Однако даже при таких полях макрофитов на флете наряду с ними обитает достаточно много гетеротрофов, которые, выделяя фосфат,

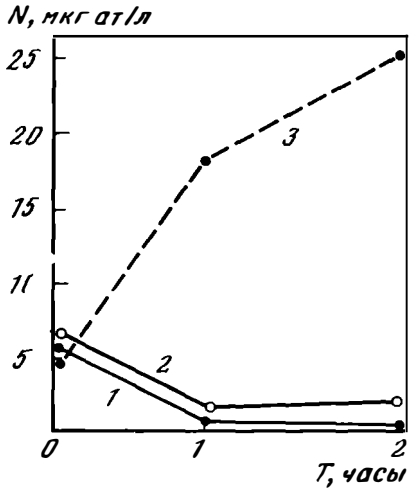


Рис. 5.1. Потребление аммония из воды герматипным кораллом Pocillopora на свету (*1*) и в темноте (*2*), а также его выделение агерматипным кораллом Tubastrea на свету (*3*); обозначения: *N* – концентрация NH_4 – в воде (Muscatine, D'Elia, 1978)
T – время экспозиции

маскируют его потребление растениями. По расчету поток фосфатов из водной толщи в донные биотопы рифа с преобладанием макрофитов должен быть в дневное время близким к 0,1 мг ат./м^2 в час. Прямые же измерения потока фосфора по изменению его концентрации в воде дают величину на порядок ниже. 0,012 мг ат./м^2 в час (Pilson, Betzer, 1973). Морские травы потребляют биогены главным образом непосредственно из донных осадков с помощью своей корневой системы (Patriquin, 1972). Поэтому из заросли не могут оказывать заметного влияния на концентрацию солевых биогенов в проходящих над ними водах.

Многочисленными исследованиями доказана способность симбиотических животных рифа кораллов, горгонарий и тридакн потреблять солевые биогены при их концентрациях, близких к естественным: 0,3–1 мгк Р/л, 0,4–2 мкг ат./л O_3 и 0,8–5 мкг/л PO_4. Поглощение биогенов кораллами было установлено как по убыли их концентрации (Kawaguti, 1953; Webb, Wiebe, 1978; Muscatine, D'Elia, 1978; Пропп. 1981) (см. рис. 5.1), так и по потреблению ими солевых форм азота и фосфора, меченных изотопами: P^{32}, P^{33} и N^{15} (Pomeroy et al., 1974; Sorokin, 1973; D'Elia, 1977; Burris, 1983; Wafar et al., 1985). Аналогичным образом ведут себя и тридакны, также содержащие в ткани своей мантии зооксантеллы (Burris, 1983; Propp, 1981). Способность к потреблению герматипными кораллами и тридакнами солевых форм биогенов непосредственно обусловлена наличием у них симбиотических водорослей зооксантелл. У кораллов с пониженным содержанием зооксантелл способность потреблять солевой азот резко снижается, а при их полном отсутствии прекращается вовсе. Агерматипные кораллы, не содержащие зооксантелл, такие, как Tubastrea, не поглощают солевых форм азота, а только выделяют их, как все другие животные, не имеющие растительных симбионтов (Muscatine et al., 1979; Muscatine, 1980). Зависимость интенсивности потреблении кораллами ионов аммония, нитратов и фосфатов от их концентрации в среде выражается кривыми, близкими к кинетической кривой Михаэлиса–Ментена (D'Elia, 1978; Webb, Wiebe, 1978; Muscatine, D'Elia, 1978). Сам по себе характер этой зависимости, по мнению некоторых авторов, говорит в пользу того, что ионы биогенов потребляются кораллами из внешней среды с использованием механизма активного транспорта путем их переноса через клеточную мембрану с помощью специальных ферментов – переносчиков пермеаз. Некоторое отличие кривых потребения кораллами ионов солевых биогенов от классической кривой Михаэлиса–Ментена указывает на то, что при их потреблении возможна и прямая диффузия внутрь клеток (Muscative, 1980).

Поступившие в клетки эпителия полипов кораллов ионы нитратов захватываются затем зооксантеллами и восстанавливаются в них до аммония (Crossland, Barnes, 1977a), включаясь в состав глютамина с помощью фермента глютамин-синтетазы. Затем через механизмы переаминирования образовавшаяся аминогруппа используется клетками зооксантелл для синтеза собственных аминокислот. Значительная доля произведенных таким путем зооксантеллами аминокислот транслоцируется в клетки полипа-хозяина (Muscatine, Cernichari, 1969; Trench, 1971; Lewis, Smith, 1971; Muscatine, 1980). Аккумуляция органических форм азота, помеченного изотопом

Таблица 5.3

Величины потоков фосфата при обмене PO_4–P между живыми кораллами и водой в условиях эксперимента, измеренные с помощью радиоизотопной метки P^{33} воды 22 °С; K_p – концентрация фосфата в воде в начале опыта, мкг ат./л; остальные обозначения см. табл. 5.5

Вид коралла	K_p	Элементы баланса обмена фосфата, мкг Р/кг сухого веса/ч		
		P_a	P_e	P_c
Pocillopora damicornis	2,0	170,3	82,5	–87,8
	0,3	75,1	46,5	–28,6
	0,06	3,6	6,4	+2,8
Stylophora pistillata	3,0	53,0	36,6	–16,4
	0,3	28,9	13,9	–14,5
Porites andrewsi	0,16	29,5	44,2	+14,7
Acropora squamosa	0,16	12,6	11,4	–1,2
Cladiella sp.	0,16	92,8	97,5	+4,7

N^{15}, в тканях кораллов, которые инкубировались в среде, обогащенной меченным N^{15} нитратом, была доказана прямыми опытами (Marian, 1979).

Обратная поставка конечных продуктов минерализации аминокислот из клеток полипа-хозяина в клетки симбиотических зооксантелл была доказана в опытах с актиниями Anthopleura (Marian, 1979), которым скармливался белок, содержащий N^{15} в составе азота аминогрупп. В изолированных из их тканей зооксантеллах в конце экспозиции обнаруживалась метка N^{15}. Таким путем у кораллов и у других обитателей рифа, имеющих растительные симбионты, образуется замкнутый цикл основных биогенных элементов азота и фосфора, благодаря которому существенно снижаются их потери в окружающую среду.

Значимость представленных выше результатов исследований потребления кораллами минеральных форм биогенов, основанных на прямом определении убыли их концентрации в присутствии коралла, для количественной оценки баланса биогенов весьма условна. Дело в том, что, несмотря на определенную замкнутость обмена биогенов и симбиотических животных, они одновременно с потреблением их солевых форм выделяют их во внешнюю среду в процессе обмена при участии других ферментных систем. Поэтому при изменении убыли концентрации солевого биогена в среде в присутствии коралла фактически измеряют не абсолютное его потребление, а некоторую меньшую неопределенную величину, отражающую равновесие процессов потребления и выделения и близкую к разности этих разнонаправленных потоков биогенов. Оценка истинной скорости потребления минеральных форм биогенов кораллами возможна лишь с применением меченных изотопами их форм (Pomeroy et al., 1974; Burris, 1983). Мы пытались измерить истинные скорости потоков фосфатов у кораллов при потреблении и выделении ими минерального фосфата, использовав для этой цели радиоизотоп P^{33}.

Результаты опытов показали, что при концентрациях PO_4–P в воде, близких к естественным (0,1–0,3 мкг ат./л), изменения абсолютной концентрации PO_4–P в воде вообще не отражают истинной скорости его потребления кораллами, поскольку потребление PO_4–P в этих условиях в значительной мере нивелируется его одновременным выделением. Часто выделение PO_4–P перекрывает его потребление. При этом наблюдается не убыль, а, наоборот, прирост фосфата в воде в присутствии коралла (табл. 5.3, рис. 5.2). При повышенных концентрациях фосфата в опытных аквариумах результаты определений потребления фосфата кораллами из воды по изменению его абсолютной концентрации занижаются в 2–10 раз. Общая интенсивность потребления фосфата кораллами в темноте

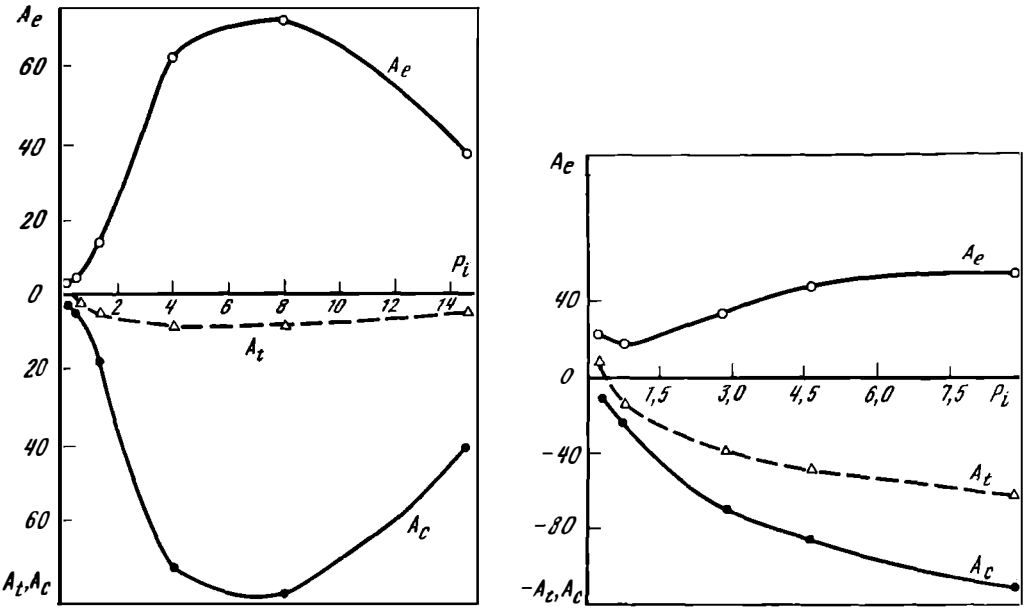


Рис. 5.2. **Зависимость скорости потребления (A_c) и выделения (A_e) минерального фосфата (мкг/ат Р/км в час) живым кораллом Pocillopora damicornis от его содержания в воде (P_i), (мкг/л), A_t – чистое потребление PO_4–Р кораллом, мкг Р/кг в час*)**

Рис. 5.3. **Зависимость интенсивности потоков PO_4–Р между обломочным материалом, обросшим перифитоном, и водной средой от концентрации фосфата в воде (обозначения см. на рис. 5.2)**

обычно была ниже, чем на свету. Интенсивность выделения ими PO_4–Р в темноте несколько возрастает (рис. 5.4) и, таким образом, уравновешивает его потребление. В этих условиях изменения концентрации фосфата в воде за время опыта практически не происходит, хотя интенсивность потоков в темноте фактически остается почти такой же, как на свету (см. рис. 5.2, 5.4).

Наряду с выделением минеральных биогенов кораллы выделяют в среду органические соединения азота и фосфора (Johannes, Webb, 1970; Muscatine, D'Elia, 1978). Чистая отдача азота и фосфора кораллами и другими симбиотическими животными рифа намного ниже, чем у обычных животных, не имеющих в своих тканях симбиотических водорослей (Lewis, D. 1973; Muscatine, Porter, 1977). Такой полузамкнутый обмен биогенов у кораллов способствует удержанию основного их запаса в пределах экосистемы рифа. Основным источником его пополнения является гетеротрофное питание кораллов. Потребление ими солевых биогенов имеет подчиненное значение, компенсируя отдачу биогенов в воду (Пропп, 1981).

В числе биологических механизмов поставки в экосистему рифа азота и фосфора из проходящих над ним вод океана следует также указать на потребление органической взвеси (в основном бактериопланктона и фитопланктона) донными и планктонными фильтраторами рифа из проходящих над рифом вод океана). Органические формы биогенов, содержащиеся в водах океана (см. табл. 5.1), потребляются планктонными бактериями, затем поставляются в экосистему рифа через их выедание животными-фильтраторами и седиментаторами. Этот путь поставки был продемонстрирован нами (Sorokin, 1973) прямыми опытами, из которых видно, что кораллы усваивают меченый

*) В графиках без литературных ссылок здесь и ниже представлены оригинальные данные автора.

минеральный фосфат через бактериальное звено интенсивнее, чем непосредственно в виде PO_4–P. Важное значение в поставке биогенов играет также выедание зоопланктона, поступающего с проходящими над рифами водами океана, хищниками рифа, в основном рифовым демерсальным хищным мезо- и макрозоопланктоном, кораллами и рыбами. Мелкие рыбы-планктофаги, а также планктонные личинки многих донных рыб рифа постоянно выедают зоопланктон из проходящих над рифом вод, поставляя азот и фосфор в донные биотопы рифа в виде фекального материала, который подвергается в них минерализации через пищевую цепь поедающими его донными беспозвоночными, включая сами кораллы (Meyer et al., 1983).

5.3. ФИКСАЦИЯ АТМОСФЕРНОГО АЗОТА

Среди биологических процессов, обеспечивающих положительный баланс биогенных элементов в экосистеме рифа, следует указать также фиксацию молекулярного азота в его перифитонных, эндолитических и планктонных сообществах (Potts, Whitton, 1977). Уже первые анализы динамики азота в воде над активно функционирующими рифами даже с преобладанием макрофитов, которые, казалось бы, должны потреблять солевой азот, выявили вместо этого постоянную и достаточно интенсивную отдачу ими азота, в основном в виде аммония и органического азота. Такая постоянная отдача азота могла быть лишь следствием развития азотфиксации в донных биотопах рифа (Johannes et al., 1972; Webb et al., 1975; Wiebe et al., 1975; Wiebe, 1976). Учитывая необычайно широкое развитие синезеленых водорослей, фиксирующих молекулярный азот, в донных биотопах рифа, в скелетах кораллов и в планктоне вод коралловых рифов, предположение о важном значении азотфиксации в поставке внешнего азота в экосистему рифа было вполне естественным (Wiebe, 1976; Hatcher, Hatcher, 1981; Paerl et al., 1981). В его пользу говорили также соображения о благоприятных условиях для развития азотбактера в сообществах рифа, характеризующихся высокой продукцией органического вещества. Это предположение было вскоре подтверждено прямыми определениями скорости азотфиксации в донных биотопах. Для ее определения применяли как косвенный ацетиленовый метод (Wiebe et al., 1975; Hansen, Gundersen, 1976; Capone, 1977; Penhale, Capone, 1981; Wilkinson et al., 1984) так и изотоп азота N^{15} (Burris, 1976). Исследования показали, что активная фиксация молекулярного азота имеет

Таблица 5.4

Интенсивность фиксации молекулярного азота в донных биотопах рифа, рассчитанная Вилкинсоном и др. по результатам определений ее в пробах донных осадков и перифитона (Wilkinson et al., 1984)

Субстрат, биотоп	Фиксация азота, кг/га за год		Литературный источник
	пределы колебаний	средняя	
Перифитон на обломочном материале	18–368	–	Maque, Hanson, 1975
	41–506	493	Wiebe et al., 1975
	3–14	–	Burris, 1976
Перифитон на скальном флете	41–2500	684	Hanson, Gundersen, 1976
То же, подветренный риф	0–20	4,4	Wilkinson et al., 1984
То же, внешний склон	2–153	20	"
Донные осадки	1,4–21	5,4	Hanson, Gundersen, 1976
	2,6–384	91	Potts, Whitton, 1977
	4–40	15	Одинцов, Пропп, 1986
Эпифиты на макрофитах	80–240	120	Capone, 1977
	30–80	50	Одинцов, Пропп, 1986

место прежде всего в перифитонных обрастаниях. Скорость фиксации азота в перифитонных обрастаниях рифов, по данным прямого метода N^{15}, достаточно велика и выражается величинами 1–9 мкг N/(г · ч). Ацетиленовый метод дает еще более высокие величины: 10–30 мкг N/(г · ч).

Исходя из найденных в опытах с естественными субстратами величин азотфиксации была вычислена ориентировочная продукция связанного азота из атмосферного в разнотипных донных биотопах рифа (табл. 5.4). Ее оценивают величинами 500–900 кг N/га (Webb et al., 1975). Эти данные, полученные с применением ацетиленового метода, могут быть завышенными в 1,5–2 раза (Burris, 1976). Но даже при средней величине годовой азотфиксации около 100 кг/га в зонах развития перифитона должно производиться около 30 мг N/м^2 в сутки. В расчете на водную толщу при глубинах 2–3 м суточная продукция связанного азота выразится величинами 0,2–0,3 мкг ат N/л, что составляет 30–40% от обычного его запаса в рифовых водах (см. табл. 5.1–5.3).

Долю азотфиксации в обеспечении донных растительных сообществ азотом можно оценить в 10–30%. Установлено, что процесс азотфиксации усиливается в зонах, где макрофиты выедаются рыбами и их место занимают быстро растущие сообщества перифитона, в которых фиксация азота идет наиболее интенсивно (Wilkinson et al., 1984). Азотфиксация обнаружена также в телах некоторых губок, имеющих симбиотические синезеленые водоросли (Wilkinson, Fay, 1979).

5.4. ДИНАМИКА БИОГЕНОВ В ЭКОСИСТЕМЕ РИФА

Выше уже отмечалось, что анализы солевых биогенов в воде не дают представления об обеспеченности автотрофных сообществ рифа биогенным питанием. Действительно, предельно высокая для естественных экосистем первичная продукция имеет место в биотопах рифа независимо от уровня их концентрации в воде. В связи с этим стало очевидным, что ключ к разгадке этого феномена может лежать в изучении динамики обмена биогенов, в измерении интенсивности их потоков в экосистеме, их поставки, регенерации и процессов азотфиксации.

Основой динамики биогенов в любой экосистеме является их биотический круговорот. Процессы динамики биогенов, протекающие в толще воды рифов, включают потребление солевых биогенов: фосфатов, нитратов и аммония микропланктоном (фитопланктоном и бактериопланктоном). При этом растворенные солевые биогены переводятся во взвешенную органическую форму, включаясь в состав их биомассы, а также частично в растворенные органические их соединения, которые экскретируются в воду микропланктоном. Процессы, обеспечивающие баланс солевых биогенов в толще воды, включают частичную дыхательную минерализацию их органических форм самим микропланктоном. Основная же их минерализация, перевод из органических соединений в солевую форму осуществляются за счет деструкционной переработки микропланктона в пищевой цепи в процессе его использования консументами–планктонными и донными фильтраторами рифа. До недавнего времени основные усилия исследователей были направлены на изучение динамики биогенов в донных биотопах рифа, при этом игнорировалось изучение процессов их круговорота, протекающих в толще воды. Однако даже простой расчет, основанный на величинах суточной деструкции в толще воды рифа (0,15–0,3 мг O_2/л), дает величину суточной регенерации фосфора 0,6–2 мкг/л, что при его запасе в воде 5–10 мкг/л обеспечивает время его оборота около 5–8 сут и без учета влияния донных сообществ. Учитывая, что интенсивность обмена минерального фосфата между донными биотопами рифа и водной толщей в целом невелика, эту оценку можно было вполне принять в качестве ориентировочной. Тем не менее непосредственные определения скорости потребления биогенов в водной толще, которые позволили бы составить представления о времени оборота из запаса в толще воды, были очень интересны. Для выяснения общей интенсивности круговорота биогенов в толще воды рифов и относительной роли в нем бактериопланктона мы выполнили необходимые исследования с применением меченого фосфата. Исследования

проводились на атоллах Херон и Вистари зимой и весной 1986 г. с использованием ранее описанной нами методики (Сорокин, 1985). Некоторые из полученных результатов представлены в табл. 5.2. Скорость потребления минерального фосфата микропланктоном в водах исследованных рифов оказалась очень высокой, несмотря на низкую фоновую концентрацию фосфата в воде. Она составляла в среднем около 1 мкг Р/л в сутки при колебаниях от 0,3 до 5 мкг/л. Зимой (в августе) при низкой температуре воды она в целом была ниже, чем весной (в октябре), когда начинался прогрев воды. Сезонную направленность процессов круговорота биогенов отмечали и другие авторы (Hatcher, 1985). Высокие величины часто отмечались в зоне флета во время отлива, а также в водах лагуны и прилегающих к рифам водах открытого моря, когда в последних отмечались высокие величины первичной продукции (см. табл. 5.2). В рифовых же водах над флетом величина P_{at} была часто достаточно высокой и при слабом развитии фитопланктона. Основная его часть (50–90%) потреблялась бактериопланктоном, составляя 50–90% от общего его потребления. Таким образом, бактериопланктон вод коралловых рифов выступает как один из основных агентов в круговороте биогенов. Его функция состоит в потреблении солевых биогенов из проходящих над рифом вод океана за счет использования энергии обедненной биогенами органики, которая поставляется в толщу воды фотосинтезирующими сообществами рифа. Произведенную таким путем биомассу бактериопланктона рифовых вод потребляют донные и планктонные фильтраторы, поставляя содержащиеся в нем биогены в донные биотопы в виде фекалий и растворенных фракций солевого и органического азота и фосфора.

В условиях относительной стабильности концентрации PO_4–Р в водах рифа и при сравнительно низкой скорости обмена фосфором между водной толщей и донными осадками величина потребления фосфата планктонным сообществом должна быть в значительной мере сбалансирована с процессом его новообразования в ходе деструкции органического вещества в водной толще, поскольку основной его круговорот должен протекать в этих условиях в толще воды. Попытка расчета интенсивности минерализации на основе полученных нами в тот же период данных о суточных величинах деструкции органического вещества (D) известного отношения С:Р, близкого к 40 (по весу), дает вероятную величину скорости минерализации фосфора в толще воды 1–3 мкг Р в сутки при $D = 50 \div 120$ мкг С/л в сутки. Как мы видим, вычисленная вероятная интенсивность поступления PO_4–Р в воду в результате минерализации планктоном органического вещества достаточно хорошо соответствует измеренной с помощью изотопного метода величине его суточного потребления микропланктоном (P_{at}), что еще раз доказывает высокую степень сбалансированности этих процессов в экосистеме кораллового рифа.

На первом этапе изучения динамики основных биогенных элементов азота и фосфора в экосистеме рифа представлялось возможным решить эту проблему, выявив изменение содержания биогенов в воде над донными биотопами, производящими основную долю автотрофной продукции на рифе, и водной толщей, а также измерив интенсивность их потребления отдельными группами донных растений и кораллов. Такие исследования были выполнены на атолле Эниветок на стандартных трансектах, через риф-флет в зоне доминирования кораллов и в зоне доминирования макрофитов (Johannes et al., 1972; Pilson, Betzer, 1973; Webb et al., 1975). Однако они дали пеструю и неопределенную картину изменения концентрации биогенов вдоль этих трансект. Аналогичная неопределенность направленности и абсолютных значений изменений концентрации биогенов в водах океана, проходящих над донными сообществами флета, была выявлена и другими работами (Hanson, Gundersen, 1976; Kimmerer, Walsh, 1981; Hatcher, Hatcher, 1981; Crossland, Barnes, 1983; Johannes et al., 1983). В большинстве случаев происходили отдача донными сообществами солевого и органического азота и слабое потребление минерального фосфата при отдаче его органических соединений (Atkinson, 1983). В суточном балансе изменение концентрации солевого фосфата чаще всего было близким к нулю. А в таких биотопах рифа, как лагунные патч-рифы

с преобладанием живых кораллов, была отмечена отдача солевого фосфора в суточном балансе (Andrews, Miller, 1983).

Таким образом, попытки оценить интенсивность потоков биогенов в сообществах рифа путем измерения динамики их концентрации в воде над рифом оказались в целом безуспешными (Atkinson, 1983; Hatcher, 1985), хотя и позволили сделать очень важный вывод о том, что одним из главных путей поставки азота в экосистеме рифа является процесс азотфиксации (Webb et al., 1975). Столь же неопределенные результаты дали попытки экспериментального определения динамики биогенов путем анализов изменения их концентрации в изолированных прозрачными пластиковыми или стеклянными колпаками участках дна (Henderson, 1981; Пропп, 1982, 1983; Harrison, 1983). Оказалось, что как на свету, так и в темноте концентрация солевых биогенов над дном, занятым обломочным материалом или коралловым песком, или вообще мало меняется, или чаще преобладает их слабая отдача, причем не только азота, но и фосфора.

В связи с дефицитом данных об истинной интенсивности и направленности потоков биогенов между донными биотопами рифа и водной толщей мы выполнили исследования динамики фосфата с применением изотопной метки на рифах о-ва Херон. Опыты с перифитонными обрастаниями скального флета, мертвых кораллов и крупного обломочного материала были выполнены в аквариумах. Анализы интенсивности обмена фосфора между дном и водной толщей в зоне кораллового песка производили с применением светлых и темных плексигласовых колпаков, снабженных вертушками для перемешивания в них воды после установки их на дно.

Типичные результаты определений потоков фосфата между перифитонными обрастаниями скального флета, обломочного материала и водой, выполненных в аквариумах, приводятся в табл. 5.5 и на рис. 5.4. Они показывают, что для перифитона, а также и для верхнего слоя рыхлых донных осадков рифа (кораллового песка), подобно и для самих кораллов, характерно наличие двух противоположно направленных потоков биогенов: потребления из воды и выделения. Это вполне понятно, поскольку в сообществах перифитона и в верхнем слое кораллового песка в составе слизистых структур находятся как потребляющие их автотрофы, так и выделяющие их в процессах деструкции и минерализации гетеротрофы (Сорокин, 1980). При этом, как видно из приведенных данных, общая интенсивность потоков фосфата между перифитоном и водной средой и даже соотношение интенсивностей потребления (A_c) и выделения PO_4–P весьма близки к таковым у живых кораллов (см. рис. 5.2, 5.3). В наибольшей степени показатели скорости обмена PO_4–P и его балансовых соотношений у живых кораллов и у сообществ перифитона как в расчете на сухой вес субстрата, так и в расчете на 1 $м^2$ дна при его среднем покрытии живыми кораллами и обломочным материалом, сказываются сходными между собой (см. табл. 5.5). Существенно при этом, что интенсивность обмена (фотосинтез, дыхание) у колоний мертвых кораллов, обросших перифитоном, и у живых колоний кораллов того же вида имеет близкое значение (см. 8.3).

Анализ табл. 5.5 показывает, что интенсивность потоков фосфатов между сообществом перифитона и водной средой, а также соотношением между их потреблением и отдачей в большой степени зависят от их концентрации в воде. При концентрации PO_4–P, (A_e), близкой к естественному, весьма низкому его содержанию в воде над рифами у о-ва Херон, где были выполнены нами исследования (0,1–0,3 мкг ат/л), интенсивность потребления фосфата из воды (A_c) перифитоном скального флета и обломочного материала колеблется в пределах 10–60 мкг Р/кг сухого веса материала в час, что, как отмечалось выше, близко к таковой у живых кораллов при сопоставимой концентрации PO_4–P (см. табл. 5.3, 5.5). При таких низких концентрациях PO_4–P скорость идущего одновременно выделения перифитоном фосфатов в среду (A_e) часто была соизмеримой со скоростью его потребления (A_c). Ввиду того что она в целом в меньшей степени зависит от внешней концентрации PO_4–P, при низком содержании фосфата в воде его выделение часто превосходило его потребление. В данном случае балансовая величина A_t, отражающая соотношение этих процессов, имеет

Таблица 5.5

Элементы баланса обмена минеральным фосфатом между водной средой и некоторыми компонентами донных биотопов рифов у атолла Херон в светлое время суток (A_c – скорость потребления PO_4 —Р из воды, A_e – скорость отдачи PO_4 –Р в воду и A_t – балансовая величина потоков фосфата)

Концентрация PO_4 –Р в воде мкг ат./л	Объект	Элементы баланса фосфата				
		Расчет на 1 кг сухого веса субстрата, час, мкг Р			Расчет на 1 м² поверхности дна, мг Р, сут	
		A_c	A_e	A_t	A_c	A_t
1,0	Куски скального флета, сколотые с его гребня	84,3	27,3	–57,0	10,1	–0,8
	Мелкие ветви отмершего коралла Stylophora	85,6	44,4	–41,2	18,5	–8,9
	Колония живого коралла Stylophora	110,5	31,9	–78,6	15,9	–11,3
	Коралловый песок с мелководной части флета	25,0	19,3	–5,7	4,8	–1,1
0,35	Куски скального флета с его гребня	18,2	15,1	–3,1	2,2	–0,4
	Крупные обломки мертвых кораллов с флета	31,0	18,0	–13,0	3,7	–1,6
	Обломки отмершего коралла Stylophora	56,0	53,9	–2,1	12,1	–0,5
	Живой коралл Stylophora	51,7	28,8	–22,9	11,2	–4,9
	Коралловый песок с флета	15,2	23,2	+8,0	2,9	+1,5
0,16	Крупный обломочный материал с флета	11,5	21,5	+10,0	1,4	+1,2
	Колонии живого коралла Stylophora	12,6	11,4	–1,2	2,3	–0,2
	Коралловый песок	6,1	11,2	+5,1	1,2	+0,9

положительное значение, т.е. имеет место чистая отдача перифитоном фосфата (см. табл. 5.5. рис. 5.4).

При концентрациях PO_4–Р 0,5–3,5 мкг ат./л интенсивность потребления PO_4–Р возрастает до 80–120 мкг Р/кг в час. При этом она значительно (в 1,5–3 раза) превосходит его выделение, которое мало повышается при росте концентрации PO_4–Р. Вследствие этого имеет место чистое потребление перифитоном PO_4–Р из воды. Величина A_t при высоких концентрациях PO_4–Р в воде всегда бывает отрицательной. Эта особенность зависимости баланса фосфата и скорости его потребления из воды от концентрации на первый взгляд не может иметь существенного экологического значения, поскольку такие высокие концентрации в рифовых водах, казалось бы, вообще бывают весьма редкими. На самом же деле это, по-видимому, не так. В донных сообществах рифа обитает богатая фауна малоподвижных крупных беспозвоночных, а также рыб с территориальным поведением. Эти животные обитают постоянно в каком-либо определенном месте донного биотопа и выделяют локально значительные количества солевых биогенов, концентрация которых в зонах их выделения, часто имеющих сложный рельеф, может быть весьма значительной. Поэтому способность сообществ перифитона (а также, как мы увидим ниже, и кораллов) значительно ускорять потребление биогенов из воды при повышении их концентрации следует рассмат-

Таблица 5.6

Элементы баланса обмена минеральным фосфатом между водной средой и донными осадками в разных биотопах рифов атолла Херон, по данным измерений in situ, t° воды 23–24° С; обозначения см. табл. 5.5

Характер биотопа	Глубина, м	Содержание PO_4–P в воде, мкг ат./л	Время постановки опыта, ч	Условия освещенности в опыте	Элементы баланса фосфора				
					расчет в мкг/(м² · ч)			расчет мкг/ (м² · сут)	
					A_c	A_e	A_t	A_c	A_t
Коралловый песок, покрытый налетом микроводорослей на флете у острова	0,5	0,28	11–14	Светл.	326,6	190,8	–135,8	7,68	–1,77
				Темн.	313,3	302,9	–10,4	–	–
Коралловый песок на флете у острова против турбазы	0,7	0,22	12–17	Светл	195,2	168,8	–26,4	3,58	+0,68
				Темн.	103,5	186,0	+82,5	–	–
Крупный коралловый песок в заливе Шарк Бей у острова	0,8	0,16	12–16	Светл.	165,8	145,4	–20,4	4,7	+0,92
				Темн.	117,9	197,3	+79,4	–	–
Коралловый песок, покрытый налетом водорослей, среди патч-рифов в заливе Шарк Бей	1,2	0,21	6–10	Светл.	201,9	282,5	+80,8	4,6	+3,81
				Темн.	136,1	373,9	+237,8	–	–
Тонкий коралловый песок в центральной части лагуны у патч-рифа	6	0,17	11–14,30	Светл	161,0	87,0	–74,7	3,79	–1,07
				Темн.	144,9	135,0	–9,3	–	–
Средний коралловый песок на внешнем рифе между грядами	8	0,19	12–15,45	Светл.	248,0	197,3	+50,7	4,70	+0,92
				Темн.	144,2	270,8	+126,7	–	–

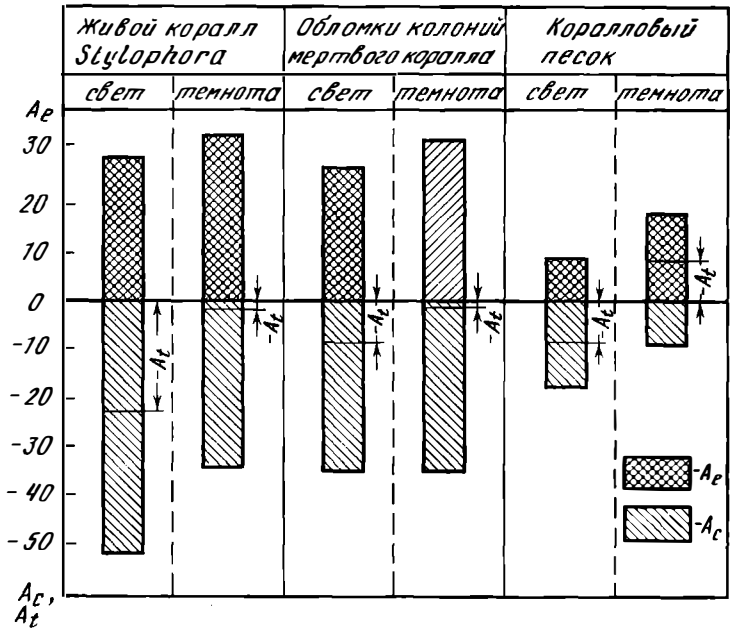


Рис. 5.4. Зависимость интенсивности потока фосфата между компонентами донных биотопов и водной средой от условий освещенности (обозначения: см. рис. 5.2)

ривать как важное их свойство, которое повышает возможность использования ими биогенных ресурсов экосистемы рифа.

Рост содержания PO_4–P в воде до 2–3 мкг ат/л сопровождается почти линейным ростом скорости его потребления перифитоном (A_c) (см.рис. 5.3), а также некоторым ростом его выделения (A_e). Дальнейшее увеличение концентрации PO_4–P вызывает перегиб кривой, которая имеет тенденцию выхода на плато при содержании PO_4–P более 9–10 мкг ат/л. Скорость выделения фосфата при этом стабилизируется, варьируя у разных типов субстратов от 30 до 70% от абсолютной скорости его потребления. Условия освещенности в целом мало влияют на общую скорость потребления PO_4–P перифитоном, а также альгофлорой и макрофлорой, населяющей коралловый песок (см. рис. 5.3, 5.4). В темноте, как и в опытах с живыми кораллами (см. рис. 5.2), наблюдалось некоторое снижение абсолютной скорости потребления PO_4–P при увеличении скорости его выделения. Поэтому в темноте баланс сдвигался, как правило, в сторону выделения PO_4–P. Чистое его потребление (P_c) при этом снижалось, а во многих случаях в темноте величина P_c меняла знак и вместо чистого потребления наблюдалась чистая отдача PO_4–P перифитоном. Особенно часто такая ситуация наблюдалась в опытах с коралловым песком в аквариумах и in situ (табл. 5.5, 5.6).

В расчете на 1 м^2 интенсивность потоков фосфата (A_c и A_e) между сообществами дна рифа, занятого обломочным материалом и водной толщей, можно оценить величинами 3–10 мг P/м^2 за сутки. Аналогичные величины потоков фосфата между дном, занятым коралловым песком, и водной толщей в соответствии с их определениями, выполненными в опытах in situ, составляют 2–7 мгP/м^2 в сутки. Балансовые их величины (A_t), отражающие в чистом виде интенсивность обмена фосфатом между дном и водной толщей, оказываются в целом очень низкими, что в конечном счете и отражает полузамкнутый характер биогенов в донных биотопах рифа, о чем уже говорилось выше. В донных биотопах, занятых живыми кораллами или перифитоном, при концентрациях PO_4–P в пределах их естественного уровня (0,1–0,5 мкг ат/л) в среднем величина A_t близка к нулю. Это как будто означает, что биотоп прак-

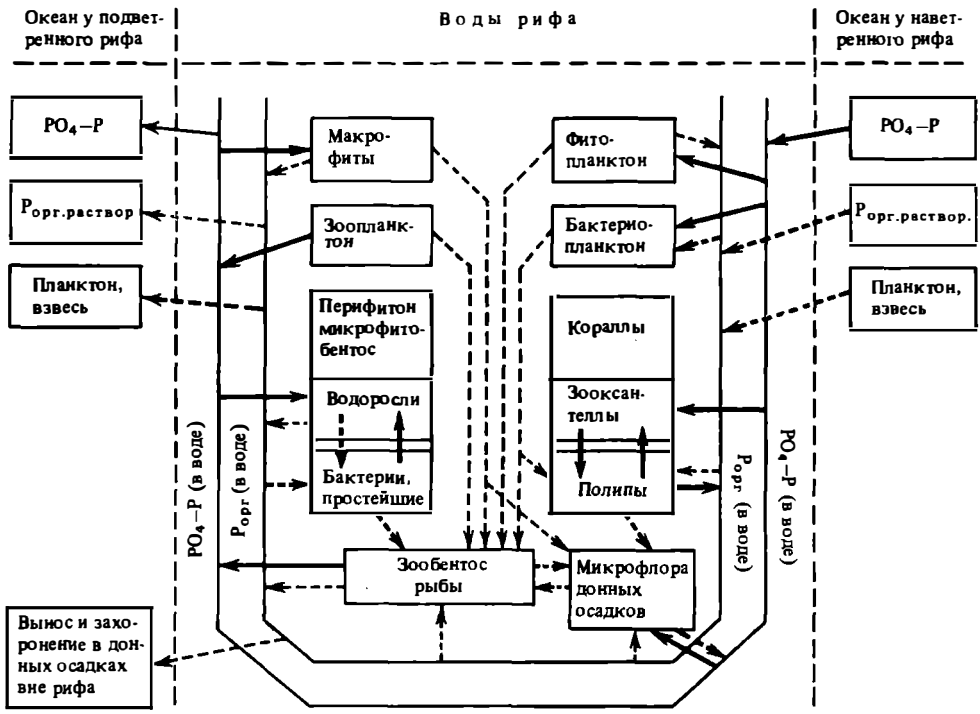


Рис. 5.5. Схема динамики фосфата в экосистеме рифа и связь пулов органического фосфора и минерального фосфата; прерывистые стрелки – потоки органического фосфора и сплошные – потоки P

тически не отдает в толщу воды солевого фосфора, несмотря на наличие интенсивных потоков PO_4–P между ним и водной толщей, которые при этом уравновешивают друг друга. Однако при оценке баланса следует учесть, что сообщества донных биотопов, занятые перифитоном и живыми кораллами, наряду с минеральным фосфатом интенсивно потребляют из водной толщи также и органические формы растворенного и взвешенного фосфора в виде растворенной органики, детрита и планктона. Эта не учтенная в описанных выше опытах приходная часть баланса фосфора и обеспечивает возможность некоторой чистой отдачи фосфата из биогенов дна в толщу воды, а также создание в донных осадках и скальных породах рифа запасов кристаллического неорганического фосфата в виде апатита и других фосфорсодержащих минералов (Entsch et al., 1983).

В донных биотопах, занятых коралловым песком, в суточном балансе в наших опытах преобладала отдача фосфата в толщу воды в размерах 1–3 мг/м^2 в сутки при интенсивности самих его потоков между дном и водной толщей (A_c и A_e) 2–7 мг/м^2 в сутки. В аналогичных опытах Харрисона (Harrison, 1983) балансовые потоки фосфата (A_t) составляли ±0,1–1,5 мг/м^2 в сутки, меняя знак в разных участках дна лагуны. Попытка расчета соотношений между потоками фосфатов, измеренных с помощью изотопной метки, и интенсивностью метаболизма компонентов донных сообществ дает следующие результаты. При средней интенсивности дыхания и фотосинтеза в донных биотопах, занятых кораллами и обломочным материалом 2–4 г C/м^2 и при величинах A_c 5–20 мг P/м^2 в сутки, отношение C:P будет варьировать в пределах 200–400, что в 5–10 раз выше нормального их соотношения (около 40) при биосинтезе и дыхании живых организмов, не относящихся к симбионтам и не имеющих полузамкнутого обмена фосфора.

Описанная выше сбалансированность потоков биогенов между дном и водной толщей

объясняет тот факт, что даже при интенсивном поступлении биогенов в экосистему рифа в условиях антропогенного загрязнения (Johannes, 1973; Kimmerer, Walsh, 1981; Crossland, 1983) или удобрения (Kinsey, Domm, 1974) уровень концентрации солевых биогенов в воде существенно не меняется и остается сравнительно низким, хотя при этом вследствие изменения биогенного режима происходят большие изменения в структуре его донных и планктонных сообществ и в соотношении продукционно-деструкционных процессов (Wiebe, 1985). Эти наблюдения подтверждают вывод о том, что основной мобилизуемый запас биогенов экосистемы рифа находится в составе живого вещества организмов и (в гораздо меньшем количестве) в органическом веществе детритных донных осадков (Hatcher, 1985), а также в составе запаса солевых форм и в водах, заполняющих пустоты скального тела рифа (Szamant–Froelich, 1983). Прямые измерения такого запаса не производились. Возможны, однако, ориентировочные его подсчеты, основанные на определениях общего запаса органического вещества в донных биотопах рифа (Bunt et al., 1975), который оценивается в 50–130 гС/м^2, и на известных соотношениях C:N и C:P в органическом веществе донных осадков: C:N = 12÷15 и C:P = = 50÷100. Расчеты дают вероятные средние величины запаса биогенов в органической форме: азота 3–10 г/м^2 и фосфора 0,5–2,5 г. При условии, что интенсивность потоков фосфора между водной толщей и донными биотопами составляет в среднем 3–10 мг P (см. табл. 5.6), и азота – в среднем 40–150 мг/м^2 в сутки, скорость оборота этого запаса оказывается достаточно высокой, несмотря на то что значительная часть этого запаса биогенов находится в составе биомассы крупных организмов: рыб, макрофитов, макробентоса. Среднее время оборота биогенов в донных биотопах рифа, согласно этим расчетам, должно быть близким к 2–4 мес. Результаты исследований динамики фосфата обобщены на схеме, рис. 5.5.

ГЛАВА 6

ПЛАНКТОН В ЭКОСИСТЕМЕ РИФА

Планктон является важнейшим компонентом экосистемы кораллового рифа. Это утверждение становится вполне очевидным, если учесть, что в составе донной фауны рифа преобладающее место занимают фильтраторы и седиментаторы, которые питаются планктоном (Glynn, 1973a). В составе сообществ рифовых рыб почти треть видов представлены планктофагами. Планктоном питаются и подавляющее большинство личинок рыб и донных беспозвоночных. В то же время планктон вод коралловых рифов изучен пока еще в гораздо меньшей степени, чем планктон открытых районов океана.

Представления о значении планктонного сообщества в последние годы быстро меняются. Происходит интенсивное накопление новых данных с применением современных методов. При этом особое значение имеет развитие исследований микропланктона и его продукции. Постепенно становится все более явной и основная функция планктона в экосистеме рифа, которая состоит в осуществлении энергетической взаимосвязи донных биоценозов между собой и их связи с сообществами пелагиали омывающих рифы вод открытого океана (Сорокин, 1986).

6.1. ПЛАНКОННАЯ МИКРОФЛОРА

Морская планктонная микрофлора представлена гетеротрофными и автотрофными бактериями, а также грибками (актиномицеты, плесневые грибки, дрожжи). Среди них преобладающее значение имеют гетеротрофные бактерии. Размеры их клеток варьируют в пределах от 0,1 до 1,5 мкм. Исследования, выполненные за последние два десятилетия, показали, что планктонная микрофлора (или бактериопланктон) играет первостепенную роль в продуктивности и метаболизме морских экосистем. На его долю в большинстве исследованных до настоящего времени морских планктонных сообществ приходилось от 30 до 80% суммарной гетеротрофной продукции и метаболизма (Sorokin, 1978a; Сорокин, 1982). Часто их продукция и биомасса бывают соизмеримы с биомассой и продукцией фитопланктона даже в пределах эвфотической зоны. В мезотрофных и эвтрофных водах морей и океанов биоамасса бактериопланктона составляет от 0,1 до 2 г/м^3 и их суточная продукция от 30 до 500 мг/м^3 в единицах сырой биомассы. Важная трофическая функция бактериального населения водной толщи состоит в переработке рассеянного, преимущественно растворенного органического вещества в вещество бактериальной биомассы, доступное для питающихся бактериями морских фильтрующих беспозвоночных и фаготрофных простейших. Бактериопланктон морской воды служит нормальным источником питания для инфузорий, губок, разнообразных планктонных рачков, двустворчатых моллюсков, полихет (Сорокин, 1982). Общеизвестна также роль бактериопланктона в деструкции органического вещества и в круговороте биогенных элементов азота и фосфора, а также ведущая роль бактерий в биогеохимических циклах многих элементов в морской среде (Сорокин, 1977a; Sieburth, 1978). В свете этих данных вполне естественным было предположение о важной роли бактерий в функционировании экосистем коралловых рифов, которые характеризуются рекордно высокой автотрофной продукцией органического вещества в виде биомассы донных растений и кораллов, а также в виде выделяемой ими растворенной органики и слизи (см. 4.2). Эта продукция лишь частично выедается фауной рифа. Большая ее часть поступает в донные осадки и в толщу воды в виде детрита и растворенного

органического вещества. Таким образом, в экосистеме рифа должна преобладать детритная трофическая цепь, в которой главным пищевым звеном являются бактерии (Сорокин, 1986).

Первые анализы концентрации гетеротрофных бактерий, растущих на белковых средах, в воде лагун атоллов были выполнены еще в 30-х годах (Gree, 1932). Они показали, что в лагунах численность этих бактерий в несколько раз выше, чем в водах открытого океана. Исследования, выполненные на Гавайском рифе Ди Сальво в 1969 г. и нами в 1969–1970 гг. на рифах островов Лайн и Гилберта, на Маршалловых островах и на Гавайях выявили богатую микрофлору как в донных осадках рифа, так и в толще воды (Di Salvo, 1969; Сорокин, 1971а). В дальнейшем такие исследования производились нами на многих коралловых рифах Тихого и Индийского океанов. Их результаты были обобщены ранее (Сорокин, 1971, 1972; Sorokin, 1973, 1978, 1981а). Исследования бактериального населения в донных осадках, детрите и перифитоне рифов методом эпифлуоресцентной микроскопии выполнены Мориарти с соавторами (Moriaty, 1979; Moriarty et al., 1985). Уилкинсон исследовал симбиотическую микрофлору губок (Wilkinson, 1978).

6.1.1. БАКТЕРИОПЛАНКТОН ПРИОСТРОВНЫХ ОКАЙМЛЯЮЩИХ И БАРЬЕРНЫХ РИФОВ И АТОЛЛОВ В БАССЕЙНЕ ТИХОГО ОКЕАНА

Анализы обилия бакертиопланктона и его распределения в воде над биотопами приостровных окаймляющих и барьерных рифов в бассейне Тихого океана были выполнены нами у островов Новая Гвинея, Гавайи, Лау, Новые Гебриды. Исследования бактериопланктона в водах кольцевых рифов производились на атоллах Маджуро (Маршалловы острова), Бутаритари и Тарава (острова Гилберта), Конфлик и Кальвадос (острова Луизиада) на атолле Фунафути (острова Эллис), на атолле Херон (Б. барьерный риф) и на некоторых атоллах архипелага Лау. В Тиморском море исследования выполнялись на рифах Скотта. Мориарти (1979) и Мориарти с сотрудниками (1985) исследовали микрофлору в воде рифов у о-в Лизард (Б.барьерный риф), Барнс и др. (Barns et al., 1984) – в заливе Канеохе (Гавайи).

Результаты измерений общей численности бактериопланктона и его биомассы в толще воды над разными рифами, расположенными в бассейне Тихого океана, обобщены в табл. 6.1, 6.2. Они показывают, что общая численность бактериопланктона в рифовых водах весьма высока и приближается к уровню его концентрации в водах эвтрофных морских бассейнов. Она составляет в среднем 0,5–1,5 млн/мл, поднимаясь в отдельных случаях до 2–3 млн/мл. Наибольшие величины численности бактерий отмечены в водах процветающих рифов с обильным ростом кораллов, а также над рифами, испытывающими антропогенное загрязнение, такими, как рифы в заливе Канеохе на о-ве Оаху (Сорокин, 1971). Существенно, что численность бактериопланктона в этом сильно загрязняемом заливе с большими пространствами, занятыми рифами, были ненамного выше, чем в водах над рифами атоллов и барьерными рифами, расположенных в открытом океане и омываемых олиготрофными водами, таких, как атоллы Херон, Маджуро и Тарава, риф Скотта и риф у островов Тувута и Лизард. В водах над угнетенными рифами с преобладанием мертвых кораллов или известковых водорослей ("водорослевые рифы") общая численность бактериопланктона снижается до 0,2–0,6 млн/мл (см. табл. 6.1). Примером таких рифов может быть атолл Нгеллелеву, где преобладают отмершие кораллы, "водорослевые" рифы у о-ва Паама и Пентакост, а также некогда процветающий риф атолла Фанафути, который был разрушен мощным тайфуном. Кораллы на нем были большей частью сметены, и голый его флет зарос перифитоном. При отсутствии рифа как такового общая численность бактериопланктона в прибрежной зоне тропических островов со скалистым берегом мало отличается от таковой в окружающих водах океана. Примером может служить побережье у о-ва Лопеви, где риф от-

Таблица 6.1

Пределы колебаний параметров развития бактериопланктона в воде над коралловыми рифами с разным уровнем роста на них кораллов (обозначения: N – общая численность бактерий, 10^6/мл. B, P_b – биомасса бактерий и их суточная продукция, мг/м³ (сырой вес), M – дыхание бактериопланктона, мкг O_2/л в сутки, R_b/P_p – отношение рациона бактериопланктона к продукции органического вещества фитопланктоном) (Сорокин, 1971, 1973, 1973а; Sorokin, 1978, 1979; Moriarty et al., 1985)

Местоположение	Уровень роста кораллов	N	B	P_b	P_b/B	M	R_b/P_p
Риф у о-ва Лизард (Б.барьерный риф)	Обильный	1–2,5	150–400	280–580	1,5–3,8	160–330	–
о-в Коконат, Гавайи	”	0,25–2,10	50–630	65–560	0.5–1,5	90–320	1,9–6,2
Атолл Тарава (острова Гилберта)	”	0,89–1,36	490–1100	140–420	0,2–0,4	80–240	1,8–2,5
Атолл Маджуро, (Маршалловы острова)	”	0,69–2,60	140–780	97–360	0,2–0,7	60–200	1,5–19,0
Барьерный риф у о-ва Били-Били (Новая Гвинея)	”	1,39–3,32	530–1230	140–300	0,2–0,3	80–180	5,6–24,5
Атолл Бутаритари (острова Гилберта)	”	1,97–2,83	790–1700	240–415	0,2–0,4	130–230	3,4–4,4
Атолл Херон (Б. барьерный риф Австралии)	”	1,26–1,78	400–720	250–380	0,5–0,6	140–215	2,1–11,0
Риф Сент Андрю (острова Адмиралтейства)	Средний	0,37–0,74	110–210	74–140	0,6–0,7	40–80	6,2–7,6
Атолл Ниниго (острова Адмиралтейства)	”	0,29–0,62	130–320	72–210	0,5–0,7	40–120	3,0–7,0
Атолл Фунафути (острова Эллис)	Средний (риф разрушен тайфуном)	0,22–0,45	80–180	24–65	0,3–0,6	14–37	3,1–5,0
Атолл Нгеллелеву (острова Лау)	Слабый (преобладают мертвые кораллы)	0,16–0,41	64–220	32–88	0,4–0,6	18–50	3,3–17,0
Окаймляющий риф у о-ва Паама (Новые Гебриды)	Слабый (водорослевый риф)	0,08–0,32	20–70	8–46	0,3–0,6	5–25	0,9–4,3
Поселения кораллов на лавовом склоне действующего вулкана, о-в Лопеви (Новые Гебриды)	Редкий (риф как таковой отсутствует)	0,11–0,14	27–35	17–22	0,5–0,8	10–12	0,5–0,9
Воды открытого океана	–	0,05–01	10–30	10–40	1–1,5	5–20	0,5–2

Таблица 6.2

Сравнительные показатели биомассы бактериопланктона и фитопланктона в толще воды над разными зонами рифа и в окружающих их прибрежных водах (обозначения: N – общее число бактерий в воде, тыс/мл, B_b и B_p – биомасса бактериопланктона и биомасса фитопланктона, мг/м³, сырой вес; сокращенные названия зон рифа: зона C_s – вне рифа в 100–200 м от его края в сторону открытого моря, остальные названия зон – см. текст, разд. 2.1)

Тип рифа	Местоположение рифа, острова	Зона рифа	Глубина, м	N	B_b	B_b/B_p
Окаймляющий	Новые Гебриды	*Fl*	1	400	150	7
	Панарора	*Bu*	10	860	340	21
		Cs	50	160	40	3
	Пентакост	*Fl*	0,5	91	22	5
		Mo	3	120	30	1
		Cs	30	60	15	1
Барьерный	Новая Гвинея,	*L*	2	640	250	3
	юго-восточное	*Fl*	15	860	640	12
	побережье	*Cs*	30	220	60	2
	Архипелаг Лау	*L*	2	640	490	50
	Тувута	*Fl*	3	1750	700	35
		Cs	30	120	30	1,5
Атолл	Катафанг	*L*	6	530	210	50
		Re	3	1060	600	200
		Fl	1	810	320	15
	Велангилала	*L*	5	560	180	36
		Fl	1	660	210	9
		Fr	15	170	40	1

сутствует и стенки застывших под водой потоков лавы только начинают заселяться кораллами (см. табл. 6.1).

Клетки бактериопланктона в воде над рифами заметно крупнее, чем в водах открытого океана: 0,5–0,8 × 1–1,2 мкм. Их объем обычно варьирует в пределах 0,1–0,5 мкм³. Биомасса бактериопланктона в рифовых водах соответственно весьма значительна и превышает таковую в водах открытого океана, как правило, почти на порядок величин. Над процветающими рифами она составляет обычно от 300 до 1000 мг/м³, тогда как в олиготрофных тропических водах открытого океана она бывает обычно 20–100 мг/м³. К таким процветающим рифам следует отнести атоллы Тарава, Маджуро, Бутаритари, Катафанг, Херон, риф Скотта и барьерные рифы у островов Лизард, Новая Гвинея и Тувута (см. табл. 6.1, 6.2). Высокая биомасса бактериопланктона была характерна также для рифовых вод загрязняемого залива Канеохе (до 630 мг/м³). Над рифами со средним уровнем развития кораллов биомасса бактерий варьирует в пределах 100–300 мг/м³. На рифах с преобладанием мертвых кораллов или известковых водорослей биомасса бактериопланктона обычно бывает ниже 100 мг/м³, составляя в среднем 30–70 мг/м³. Чтобы оценить значимость указанных выше уровней биомассы бактериопланктона в отношении возможности ее использования как пищи для фильтрующих беспозвоночных, приведем величины оптимальной концентрации бактериопланктона, необходимой для питания фильтрующих беспозвоночных рифа. Для грубых фильтраторов эта концентрация составляет 200–400 мг/м³ и для тонких – 60–100 мг/м³. Таким образом, даже на рифах со средним уровнем развития бактериопланктона его биомасса может практически полностью удовлетворять пищевые потребности населяющих их донных фильтраторов.

Значительное превышение концентрации бактериопланктона в водах над рифами по сравнению с концентрацией его в окружающих водах океана существует, несмотря на

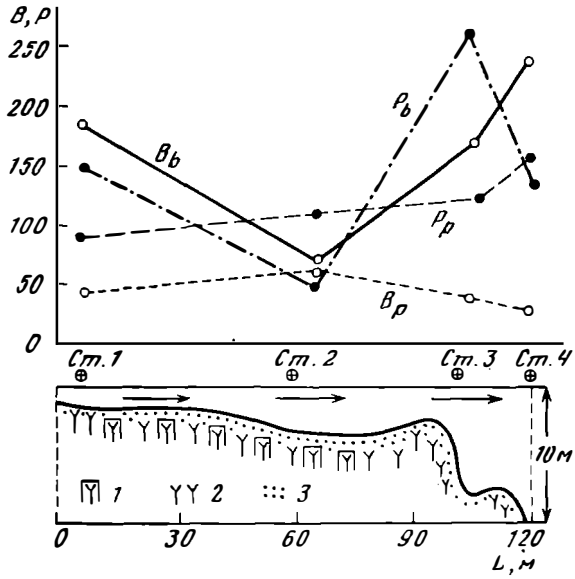


Рис. 6.1. Биомасса бактерий и фитопланктона (B_b, B_p) и их суточная продукция (P_b и P_p) в мг/м³ сырого веса на разрезе через риф Скотта (Индийский океан)

На нижнем рисунке – профиль разреза: *1* – патч-рифы, *2* – заросли живых кораллов, *3* – песок; *L* – расстояние от начала разреза, м

весьма интенсивный водообмен между рифом и океаном. Градиент концентрации бактерий поддерживается за счет интенсивной продукции бактериопланктона в водах над рифами, а также за счет счет поступления в толщу воды массы бактерий, вымываемых прибоем из донных осадков и перифитонных обрастаний рифа. Наиболее интенсивно размножение планктонной микрофлоры происходит у края рифа за счет сносимого в эту зону с флета органического вещества. Во время прилива эта вода, обогащенная микрофлорой, возвращается на риф, где содержащаяся в ней микробная биомасса используется донными фильтраторами.

Наибольшие величины бактериальной биомассы обнаруживались обычно у края флета, подверженного волнобою, у края лагунного рифа в зоне "Rear" и в самой лагуне, если последняя мелководна. Примеры распределения биомассы бактерий на разрезах в разных зонах рифа даны также в табл. 6.2 и на рис. 6.1. В табл. 6.1 и на рис. 6.1 представлены величины суточной продукции бактериопланктона в рифовых водах. Бактериальная продукция в воде над рифами и в водах лагун достигает 30–50 мгс/м³ в сутки, будучи соизмеримой с продукцией фитопланктона. Наибольшие величины бактериальной продукции отмечались в водах рифов с обильным ростом кораллов.

Коэффициенты суточной удельной продукции бактериопланктона (P/B) в рифовых водах, по нашим данным, ниже, чем в водах открытого океана. Они варьируют в пределах 0,3–0,7. Наибольшие их величины отмечались, как правило, у края внешнего рифа. Мы полагаем, что сравнительно низкие значения коэффициентов P/B у бактериопланктона в водах над рифами являются результатом присутствия в его составе значительного количества микрофлоры, вымываемой из донных осадков и перифитона под действием волнобоя и течений. Величины суточных коэффициентов P/B, измеренные в водах над рифами у о-ва Лизард (Morearty et al., 1985), летом оказались выше тех, которые были получены нами для сходных биотопов (до 4 за сутки).

Рассчитанные величины дыхания бактериопланктона в воде над процветающими рифами оказались достаточно высокими и составляли 0,1–0,3 мг O_2/л в сутки, что близко к аналогичным величинам в мезотрофных и евтрофных морских водах. Дыхание бак-

терий, по нашим определениям, составляет 60–80% от суммарной деструкции органического вещества в воде, определяемого кислородным методом склянок по убыли кислорода. Отношение пищевых потребностей бактериопланктона (рациона R_b) к первичной продукции фитопланктона (P_p) в рифовых водах почти всегда бывает выше 1, иногда достигает 2–4 (см. табл. 6.1). Таким образом, локальная продукция фитопланктона лишь в малой степени может компенсировать пищевые потребности бактериопланктона. Согласно определениям Барнса с сотрудниками (Burns et al., 1984), биомасса бактериопланктона в водах коралловых рифов у о-ва Оаху и в заливе Канеохе варьирует в пределах от 100 до 900 мг/м^3 и его продукция, определенная с помощью меченого аденина, составляет 600–900 мг/м^3 в сутки. Последние величины в 1,5–2 раза выше полученных нами на тех же рифах в 1970 г. радиоуглеродным методом (см. табл. 6.1).

6.1.2. БАКТЕРИОПЛАНКТОН РИФОВ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА, ЮЖНО-КИТАЙСКОГО МОРЯ И СИАМСКОГО ЗАЛИВА

Основные материалы по бактериопланктону рифов этого региона были получены нами в рейсе нис "Академик Несмеянов" в феврале–апреле 1984 г. В обобщенном виде они представлены в табл. 6.3. Исследования производились у южного побережья о-ва Сокотра, на рифах у Праслен и Коэтиви (Сейшельские острова). На рифах у Праслин и Коэтиви со средним уровнем покрытия живыми кораллами показатели развития бактериопланктона близки к таковым на рифах соответствующего типа в Тихом океане (см. табл. 6.1–6.3). При этом низкие величины коэффициентов P/B и высокие величины соотношения P_b/P_p характерны для самых мелководных зон рифа (зоны флета и "rear"), где вода находится в наибольшем контакте с донным сообществом.

Сходная ситуация наблюдалась и на рифах у островов Каргадос–Карахос, которые расположены на очень крупном полукольцевом рифе типа атолла. В воде, уходящей с его обширного наветренного флета, ширина которого достигает 600 м, отмечались наибольшая биомасса бактериопланктона и самые низкие величины коэффициента P/B. Сравнение уровня развития бактериопланктона на разных рифах Индийского океана позволяет сделать вывод о том, что он мало зависит от уровня продуктивности вод, омывающих рифы. Факторами, определяющими уровень развития бактериопланктона в рифовых водах, являются высокая продуктивность донных сообществ рифа и поставка ими органического вещества и микробной биомассы в толщу воды. Действительно, в водах интенсивно функционирующего, но омываемого олиготрофными водами рифа Каргадос–Карахос бактериопланктон богаче, чем в водах у о-ва Сокотра, где рифа как такового нет, но где побережье омывается мезотрофными водами с высокой первичной продукцией.

В прибрежных водах Центрального Вьетнама биомасса бактериопланктона варьировала в пределах 0,1–1,5 г/м^3. При этом наибольшая его биомасса отмечалась в биотопах, богатых коралловыми рифами, или в кутовой части бухт, таких, как Вунг-Ро или Ня-Фу, а также в водах Нячангской бухты, где вода обогащается органикой за счет нагона синезеленых и эвтрофирующего воздействия города Нячанг. Значительный запас бактериальной биомассы в прибрежных водах Центрального Вьетнама, несомненно, является важным источником питания зоопланктона.

Величины бактериальной продукции в прибрежных водах варьировали в пределах 100–400 мг/м^3 сырой биомассы в сутки. В среднем продукция бактерий была всего в 1,5–2 раза ниже продукции фитопланктона, а на отдельных станциях была с ней соизмерима. Суточный коэффициент P/B бактериопланктона был близок к 0,3–1, что в целом типично для бактериопланктона вод открытого океана (см. табл. 6.1).

В водах над рифами у островов Южно-Китайского моря Тху, Спратли и на атолле Синтон уровень развития бактериопланктона был в среднем несколько ниже, чем в рифовых водах у континента (см. табл. 6.3). Численность его составляла здесь 0,20–

Таблица 6.3

Пределы колебаний показателей развития бактериопланктона в воде над рифами Южно-Китайского моря, Сиамского залива и Индийского океана, обозначения см. табл. 6.1

Регион	Местоположение рифа	*N*	*B*	*P*	*P/B*
Центральный и Южный Вьетнам	Б. Вунгро	0,73–1,55	580–1290	200–450	0,2–0,8
	Гранд-банк у о-ва Тортю	0,97–2,42	970–1460	90–150	0,1
	Острова Тху и Сюд	0,17–0,62	86–540	63–255	0,5–0,8
Южно-Китайское море	О-в Синтон	0,16–0,32	80–360	36–72	0,2–0,5
	О-в Спратли	0,23–0,35	68–175	54–124	0,7–0,8
Острова Намзу	О-в Чуонг	0,36–1,10	66–153	100–169	1,1–1,5
Сейшельские острова	О-в Праслин	0,32–0,53	120–310	45–150	0,4–1,2
	О-в Коэтиви	0,75–1,17	560–880	40–180	0,1–0,2
Острова Каргадос–Карахос	У о-в Шарп-Пойнт	0,40–0,71	140–600	54–126	0,2–1,1
О-в Сокотра	Б. Губбет-Каллансия	0,20–0,50	35–130	36–80	0,4–1,0

0,63 тыс./мл и биомасса – 70–560 мг/м^3. Наибольшие ее величины были отмечены на рифах у о-ва Тху, где имел место нагон отмирающих синезеленых водорослей. Суточная продукция бактерий в большинстве случаев превышала 40 мг/м^3, а иногда достигала 250 мг/м^3 (коэффициенты *P/B* 0,2–0,8). Величины суточной продукции и биомассы бактериопланктона в водах над рифами атолла Синтон и о-ва Спратли были в среднем в 5–10 раз выше, чем в окружающих их олигтрофных водах. Острова Намзу, расположенные в мелководном высокопродуктивном Сиамском заливе, окружены процветающими окаймляющими рифами. В водах над этими рифами общее число бактерий приближалось к 1 млн/мл и их биомасса – к 200 мг/м^3.

6.1.3. СУТОЧНЫЕ КОЛЕБАНИЯ БИОМАССЫ И ПРОДУКЦИИ БАКТЕРИОПЛАНКТОНА

Наблюдения за изменениями биомассы бактериопланктона в толще воды, выполненные на рифах Скотта в Тиморском море (Сорокин, 1979), выявили резкие ее колебания в течение суток в зависимости от фазы прилива. При этом минимальные значения как биомассы, так и суточной продукции бактериопланктона были зарегистрированы в периоды полного прилива, максимальные – в конце отлива (рис. 6.2). На обширном и мелководном рифе у о-ва Коэтиви (Сейшельские острова) в периоды отлива над флетом и в зоне "rear", занятой патч-рифами, биомасса бактериопланктона была на порядок выше, чем в периоды прилива. Величина суточной продукции бактериопланктона в периоды отлива также возрастает, но в гораздо меньшей степени. На рифах Скотта она возрастала всего в 1,3–1,8 раза, тогда как биомасса бактерий увеличилась в 2–4 раза. На рифе в о-ва Коэтиви продукция бактерий в воде в периоды отлива увеличивалась в 4–6 раз. Прирост биомассы происходит не только за счет более интенсивной ее продукции, но в значительной степени за счет интенсификации их вымывания из донных осадков и перифитонных обрастаний, поскольку во время низкой воды воздействие волнения на дно резко возрастает. О том же свидетельствует и значительное снижение величины коэффициентов *P/B* бактериопланктона в периоды отлива. Возрастание активности микрофлоры в период отлива по показателю интенсивности потребления ею меченной C^{14} глюкозы было установлено на рифах у Филиппин (Mayer Reil et al., 1981).

По данным тимидинового метода, интенсивность размножения бактериопланктона

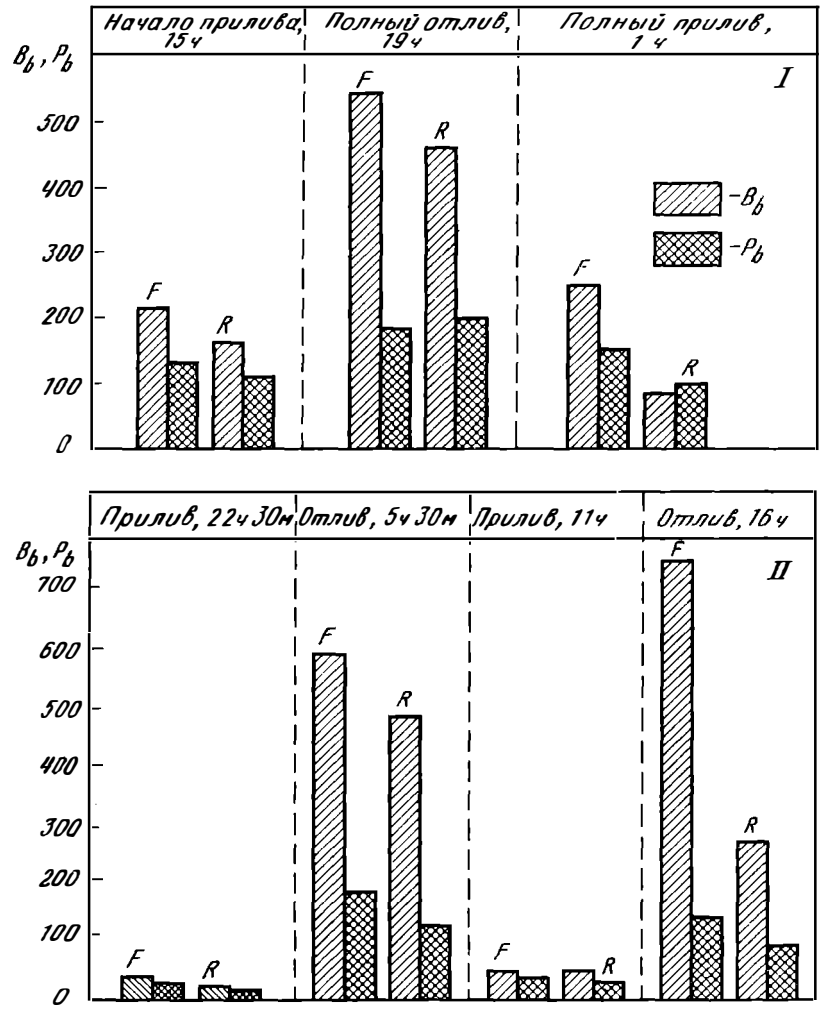


Рис. 6.2. Изменения биомассы (B_b) и суточной продукции (P_b) бактериопланктона (в мг/м³) в воде над разными зонами рифов в разное время суток в зависимости от фазы прилива; зоны рифа: *F* – флет, *R* – зона патч-рифов; I – риф Скотта, II – о-в Коэтиви

также была наибольшей в водах над флетом во время прилива (Moriarty et al., 1985). В воде на флетом время генерации составляло всего 8–9 ч, тогда как в водах лагуны – 16 ч и в водах у внешнего края рифа 29 ч. Те же авторы выявили также большие суточные колебания скорости размножения бактерий в воде над флетом. В течение суток она изменялась почти на порядок величин, причем максимум ее отмечался в 16 ч, а минимум – в 6 ч утра. Отмеченные колебания интенсивности размножения планктонных бактерий в воде над флетом, несомненно, связаны с суточной периодичностью фотосинтеза донных автотрофов рифа, которые поставляют в толщу воды органическое вещество, используемое бактериопланктоном (см. 8.3). В пользу такого вывода говорит тот факт, что в водах лагуны суточные колебания скорости размножения бактерий были гораздо ниже.

6.1.4. АГРЕГИРОВАННОСТЬ БАКТЕРИОПЛАНКТОНА

Исследователи давно уже заметили, что вода, которая уходит с рифов во время отлива, а также воды лагуны обогащены органическими хлопьями ("морским снегом"). Значительную часть этой хлопьевидной органики составляют органические агрегаты (Johannes, 1967; Marshall, 1968; Simmons, 1979). В свое время было высказано предположение, что органические агрегаты образуются в морской воде главным образом под воздействием пузырьков воздуха, на поверхности которых происходит абсорбция органических молекул. В результате образуются пленочки, формирующие органические агрегаты (Baylor, Sutcliffe, 1963; Johnson, Cooke, 1980). Опыты с применением меченого органического вещества показали, однако, что этот механизм образования агрегатов имеет подчиненное значение. Прочные и крупные агрегаты, не разрушающиеся под действием фильтрации, формируются в морской воде в результате роста планктонных бактерий. При этом образуются пленочки и микроколонии, из которых в основном и состоят агрегаты (Сорокин, 1970). Согласно Иоханнесу (1967) и Маршаллу (1968), значительная доля этой агрегированной органики в воде над рифами формируется из слизи, которая выделяется кораллами.

Механизм образования агрегатов в рифовых водах и участия в нем коралловой слизи изучался с помощью меченного C^{14} органического вещества (Sorokin, 1978). Установлено, что около 20% всей микробной биомассы в воде рифов находится в составе агрегатов крупнее 4 мкм. По данным Мориарти и др. (Moriarty et al., 1985), процент агрегированности бактериопланктона в водах коралловых рифов варьирует от 30 до 52%. Опытами с использованием гомогенных растворов свежей слизи, полученной из кораллов (Porites) и профильтрованной через плотный мембранный фильтр, было показано, что в растворе меченого органического вещества в присутствии антисептика образование органических агрегатов не происходит даже в присутствии коралловой слизи (Sorokin, 1978). Без антисептика их образование идет, однако, весьма интенсивно, что объясняется ростом бактерий. Добавка органического вещества, ускоряющего рост бактерий (сахарозы), заметно интенсифицировала и образование агрегированной органики. Добавка слизи стимулировала образование агрегатов лишь на пятый день экспозиции. По-видимому, сформировавшиеся в результате роста бактерий агрегаты более стабильны. Слизь постепенно заселяется микрофлорой (Ducklow, Mitchel, 1979; Rublee et al., 1980) и служит сама по себе питательным субстратом для бактерий, способствуя формированию бактериальных агрегатов. Существенно, что для их образования не является обязательным присутствие взвешенных частиц, которые, как полагали, могут являться "центрами" роста органических агрегатов. Их образование происходило и в предварительно профильтрованной воде.

Агрегированность значительной части бактериопланктона существенно увеличивает значение его в трофодинамике сообществ рифа, поскольку делает его доступным для потребления средними и грубыми фильтрующими беспозвоночными рифа (см. 6.1.6).

6.1.5. ВЛИЯНИЕ КОРАЛЛОВЫХ РИФОВ НА БИОМАССУ И ПРОДУКТИВНОСТЬ БАКТЕРИОПЛАНКТОНА ОКРУЖАЮЩИХ ВОД ОКЕАНА

Как было показано выше, биомасса и продукция бактериопланктона в водах, омывающих коралловые рифы, как правило, на порядок и более выше, чем в поверхностных водах окружающих их акваторий (см. табл. 6.1). В связи в этим возникает вопрос, на какое расстояние от рифа распространяется их влияние на биомассу бактериопланктона в окружающих водах океана. Для его выяснения нами была выполнена серия разрезов от центра лагуны атоллов или от края рифа в сторону открытого океана по направлению доминирующего течения. Типичные результаты измерения биомассы и продукции бактериопланктона поверхностных вод, полученные на таких разрезах, представлены на рис. 6.3 и в табл. 6.2. Они показывают, что влияние кораллового рифа

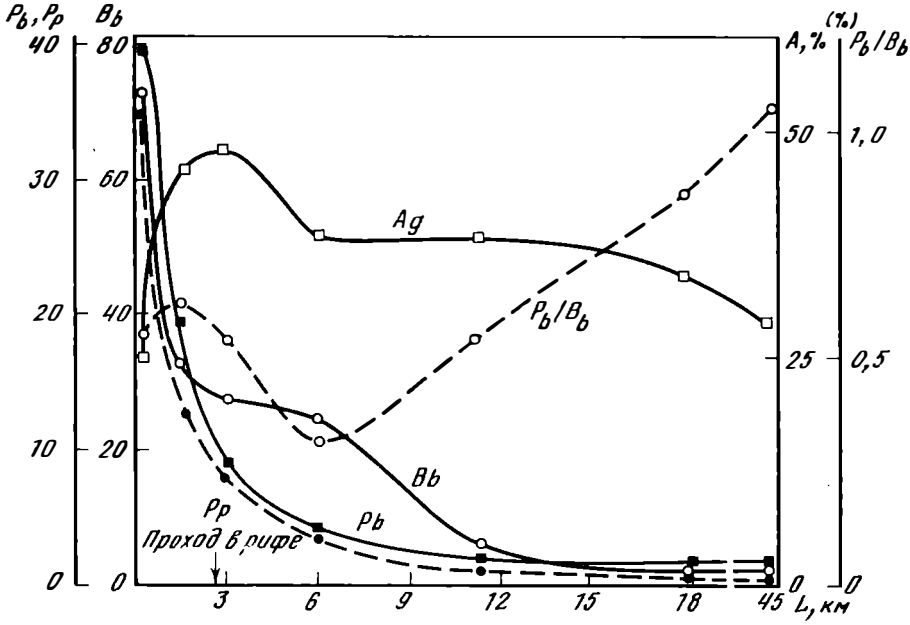


Рис. 6.3. Изменение показателей биомассы и продукции микропланктона на разрезе от центра лагуны атолла Херон на северо-восток в сторону открытого океана; B_b, P_b – биомасса и суточная продукция бактериопланктона (в мг С/м³), P_p – первичная продукция фитопланктона (мг С/м³ в сутки), A – процент бактерий в составе агрегатов; L – расстояние от центра лагуны, км

на микрофлору окружающих вод океана прослеживается на расстоянии до 10–12 км от рифа. На этом протяжении биомасса бактериопланктона снижается обычно более чем на порядок величин. Аналогичным образом снижается и суточная продукция бактерий, однако величина удельной продукции бактерий (P/B) в водах открытого океана, как правило, бывает выше, чем в рифовых водах, что связано с большей протяженностью трофических отношений организмов в олиготрофных водах по сравнению с мезотрофными и евтрофными (Сорокин, 1971а).

На разрезах были также выполнены измерения потенциальной продукции бактерий как показателя величины запаса усвояемого для бактерий органического вещества в морской воде (Сорокин, 1971). Влияние рифа на запас усвояемой органики в воде по этому показателю четко прослеживалось на расстоянии до 6 км от края рифа в направлении открытого океана (Sorokin, 1973). Таким образом, высокопродуктивные сообщества рифов обогащают воды прилегающего шельфа бактериопланктоном и усвояемым органическим веществом и тем самым способствуют поддержанию его кормовых ресурсов, используемых рыбами и промысловыми беспозвоночными (см. также 10.8).

6.1.6. РОЛЬ БАКТЕРИЙ КАК ПИЩИ ФАУНЫ РИФА

Фильтрующая фауна рифа, как правило, доминирует в составе сообществ беспозвоночных водной толщи и донных биотопов коралловых рифов (см. 9.12). Как было показано выше, бактериопланктон является одним из основных компонентов планктона рифа как по биомассе, так и по продукции. В связи в этим вполне естественным было предположение о его важном значении для питания фауны. Оно было подтверждено экспериментально Ди Сальво (Di Salvo, 1971, 1973), который наблюдал убыль концентрации бактерий, помеченных изотопом серы S^{35}, при помещении во взвесь этих бактерий колоний мертвых кораллов, заселенных разнообразной инфауной, в том

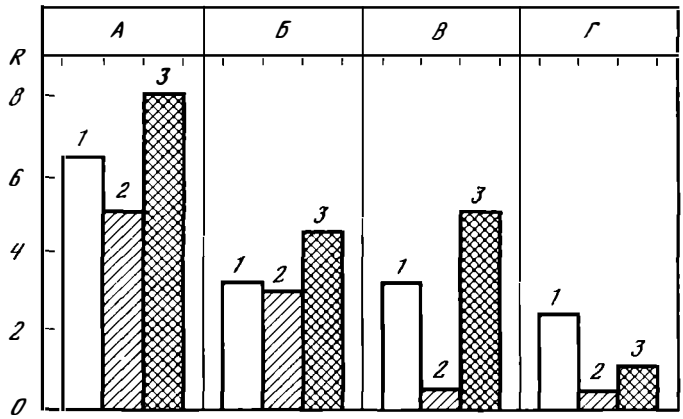


Рис. 6.4. Спектр питания фильтраторов рифа разными видами пищи

1 – естественный бактериопланктон, *2* – тот же бактериопланктон, из которого фильтрацией удалены агрегаты, *3* – фитопланктон; исходная концентрация пищи – 0,5–0,7 мг/л сырой биомассы. Виды животных: *А* – полихеты-сабеллиды, *Б* – губки Toxadocea, *В* – асцидия A. higra,, *Г* – устрица Crassostrea, *R* – суточный рацион в процентах от содержания углерода в теле животного

числе фильтрующими полихетами, губками, двустворчатыми моллюсками, асцидиями. К его удивлению, он обнаружил, что такой же способностью отфильтровывать бактерии из взвеси обладают и живые кораллы, которые всегда считались хищниками. С целью дальнейшего изучения роли бактерий как источника питания фауны рифа мы выполнили специальные исследования с применением радиоуглеродного метода (Сорокин, 1972, 1984а; Sorokin, 1978). В качестве пищи в опытах использовали естественный меченный C^{14} бактериопланктон, а также взвесь меченых бактерий, выращенных в культуре. Опыты выполнялись с моллюсками Crassostrea gigas Ostrea saudwiensis, асцидиями Ascidia nigra и Herdmania sp., с губками Toxadocea violacea, Myxiella rosacea, Halichordia melanodovia, полихетами Megalomma sp. (Sabellidae), Hydroides sp. (Serpulidae), Cladopterum sp. Было найдено, что эти фильтраторы наряду со своей способностью отфильтровывать фитопланктон (рис. 6.4) способны также отфильтровывать и бактериопланктон, но в разной степени (рис. 6.5). При этом тонкие фильтраторы губки, полихеты, сабеллиды и серпулиды отфильтровывали бактериопланктон с наибольшей полнотой и эффективностью, используя как агрегированную часть бактериопланктона, так и единичные клетки бактерий. Действительно, при удалении агрегатов путем фильтрации воды через фильтр с порами 3–4 мкм, пропускающий единичные клетки бактерий, интенсивность фильтрации и полнота отфильтровывания бактериопланктона губкой и полихетой не снижались (см. рис. 6.5). В то же время удаление агрегатов в 2–5 раз снижало интенсивность отфильтровывания бактериопланктона такими фильтраторами, как устрицы и асцидии, которые могут быть отнесены соответственно к средним и грубым фильтраторам. Последние хорошо отфильтровывают ту часть бактериопланктона, которая находится в составе агрегатов (см. 6.1.4).

Для определения полноты отфильтровывания бактериопланктона фильтраторами рифа в аквариумы с водой, взятой над рифом, помещали животных и наблюдали за снижением концентрации в ней бактерий методом прямого счета. Таким путем можно было установить тот минимум, до которого они могут снизить концентрацию бактерий за счет фильтрации. Опыты показали, что тонкие фильтраторы (губка Toxadocea и полихета Megalomma) снижают концентрацию бактериопланктона в воде рифа от $2 \cdot 10^6$ до $20–40 \cdot 10^3$ кл/мл, т.е. в 50–100 раз (рис. 6.6). Последняя концентрация даже ниже такой же в олиготрофных водах пассатного течения, омывающего гавайский риф, где производились эти опыты ($80–150 \cdot 10^3$ кл/мл). Полученные результаты

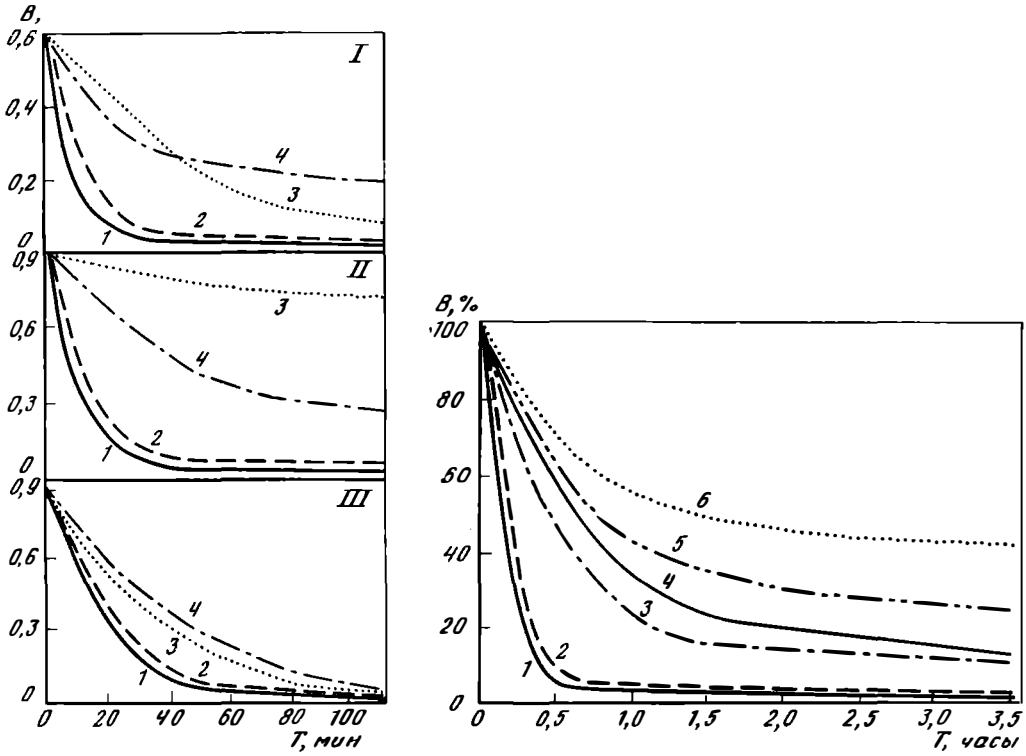


Рис. 6.5. Снижение концентрации взвешенной пищи в присутствии фильтраторов рифа

1 — губки Toxadocea, *2* — полихеты Megalomma, *3* — асцидии A. higra, *4* — устрицы Crassostrea. Виды пищи: I — натуральный бактериопланктон, II — бактериопланктон, из которого фильтрацией удалены агрегаты, III — фитопланктон (динофлагелляты); *T* — время экспозиции, минуты, B — биомасса бактерий в воде, мг/л

Рис. 6.6. Снижение концентрации меченого бактериопланктона в морской воде в присутствии фильтраторов рифа

1 — губки Toxadocea, *2* — губка Halichordia, *3* — колониальная асцидия Didemnium, *4* — асцидия A. nigra, *5* — асцидия Herdmania, *6* — устрица Crassostrea; исходная биомасса бактериопланктона (*B*), принятая за 100%, была равна 0,84 мг/л; *T* — время экспозиции, часы

показали, что тонкие фильтраторы рифа могут отфильтровывать бактериопланктон из вод открытого океана, приходящих на риф, тем более что ввиду "островного" эффекта (см. 6.3.3) трофность вод океана вблизи островов возрастает. Для грубых фильтраторов оказывается доступным от 20 до 70% всей биомассы бактериопланктона рифовых вод, включая его агрегированную часть и некоторые единичные клетки (см. рис. 6.5).

Опыты также показали, что как для тонких, так и для грубых фильтраторов бактериопланктон при его концентрации, соизмеримой с таковой в водах над рифами, является столь же полноценным источником взвешенной пищи, как и фитопланктон (табл. 6.4). Суточный рацион при питании меченым бактериопланктоном оказался для них соизмеримым с таковым при питании мечеными водорослями (динофлагеллятами). Сходные результаты были получены и в опытах с планктонными фильтраторами, обитающими в толще воды в зоне рифов. Судя по результатам опытов, в числе тонких планктонных фильтраторов могут быть названы пелагические личинки моллюсков — велигеры и аппендикулярии Oicopleura, которые в массе встречаются в планктоне вблизи рифов. Они питаются бактериопланктоном даже интенсивнее, чем фитопланктоном, при их концентрации, близкой к естественной в воде над гавайским рифом

Таблица 6.4

Скорость фильтрации (F) и суточный рацион (R) у донных фильтраторов гавайского рифа при их питании бактериопланктоном (исходная концентрация бактерий в опыте $2-3 \cdot 10^6$ кл/мл)

Вид животного	F		R, % от содержания углерода в теле животного
	л/г сырого веса в ч	л/г С/сут	
Полихеты:			
Cladopterum sp.	0,70	130	1,7
Megalomma sp. (Sabellidae)	3,0	650	8,4
Serpulidae sp.	4,0	670	8,7
Губки:			
Toxadocea violacea	0,45	380	5,7
Myxiella rosacea	0,10	85	1,1
Halichordia melanodovia	0,14	103	3,5
Устрицы:			
Crassostrea gigas	0,73	147	2,0
Ostrea sandwichiensis	0,18	33	0,43
Асцидии:			
Herdmania sp.	0,05	68	0,9
A. nigra	0,05	32	0,4
Didemnium sp. (колониальная)	0,3	410	5,6

(Sorokin, 1973). Промежуточное положение между грубыми и тонкими планктонными фильтраторами занимают рачки из рода Paracalanus. Большинство же других рачков Calanoida являются грубыми фильтраторами (род Calanus), организмами со смешанным типом питания (род Acartia) и хватателями-хищниками (род Oithona). Грубые планктонные фильтраторы, так же как и грубые донные фильтраторы, способны потреблять в основном лишь ту часть бактериопланктона, которая находится в составе агрегатов (Сорокин, 1977а; Rieper, 1978). Существенно, что даже рачки-хвататели потребляют некоторую часть особенно крупных бактериальных агрегатов, включая их в свой рацион (Петипа и др., 1971). То же самое делают и личинки рыб, непосредственно потребляя крупные бактериальные агрегаты.

Одним из основных показателей интенсивности и эффективности извлечения взвешенных в воде пищевых частиц животными-фильтраторами является скорость фильтрации. Ее определяют как объем воды, который освобождается животными-фильтраторами от взвешенных в ней пищевых частиц за единицу времени в расчете на единицу веса его биомассы. Мы определяли эту величину, измеряя убыль концентрации меченного C^{14} естественного бактериопланктона в экспериментальных аквариумах в присутствии подопытных животных, которых собирали на гавайском рифе. Опыты выявили необычайно высокую эффективность работы фильтрационного аппарата тонких фильтраторов, таких, как губки и полихеты (сабеллиды, серпулиды). Скорость фильтрации ими меченого естественного бактериопланктона, т.е. частиц с минимальным размером 0,2–0,3 мкм, достигает 400–600 л в сутки на 1 г $C_{орг}$ их биомассы (см. табл. 6.4). Это означает, что при средней плотности дна 200–300 г/м^2 они могут отфильтровать взвешенную пищу, включая бактериопланктон, из слоя воды толщиною 2–3 м. У грубых фильтраторов, таких, как устрицы и полихеты Cladopterum, скорость фильтрации бактериопланктона оказалась также весьма значительной – более 100 л/гС. Существенно, что скорости фильтрации естественного бактериопланктона морской воды не только у тонких, но и у грубых фильтраторов оказались вполне соизмеримыми со скоростью фильтрации ими планктонных водорослей, которые до

Таблица 6.5

Скорость фильтрации (F) и суточный рацион (R) донных фильтраторов гавайского рифа при потреблении ими разных видов взвешенной пищи (*a* – естественный бактериопланктон, содержащий 24% клеток в составе агрегатов; *b* – бактериопланктон, освобожденный от агрегатов; *c* – фитопланктон (динофлагелляты)

Вид животного	Вид взвешенной пищи	F, л/г углерода тела за сутки	R, % содержания углерода в теле животного
Губка Toxadocea violacea	*a*	276	3,6
	b	335	3,7
	c	426	5,8
Полихета Megalomma sp.	*a*	780	10,2
	b	755	8,3
	c	915	13,3
Асцидия A. nigra	*a*	182	2,4
	b	19	0,3
	c	120	5,9
Устрица Crassostrea gigas	*a*	152	2,0
	b	15	0,2
	c	231	3,2

Таблица 6.6

Рационы (R) и усвояемость пищи (I) при питании животных рифафильтраторов и седиментаторов меченым C^{14} бактериопланктоном (продолжительность опыта – 30 мин)

Вид животного	R		I, %	Вид животного	R		I, %
	мкг С/экз.	$C_{орг}$ тела за сутки			мкг С/экз.	$C_{орг}$ тела за сутки	
Губка	86,0	3,4	82	Устрица	22,0	2,2	68
Асцидия	41,0	1,6	83	Коралл	0,95	5,5	76
Полихета	7,2	7,8	73	Велигеры гастропод	0,013	51,0	74

недавнего времени считали главным, если не единственным, источником пищи донных фильтраторов (табл. 6.5).

Наряду со скоростью фильтрации важным показателем интенсивности питания водных животных является относительный суточный рацион. Мы определяли его величину двумя разными методами. Один из них состоял в расчете количества потребленной пищи по убыли биомассы бактерий в воде в присутствии животного. Другой способ заключался в учете накопления вещества меченого C^{14} бактериопланктона в теле консумента в кратковременном опыте (30–40 мин), срок которого был меньше времени переваривания порции потребленной пищи (Сорокин, 1971). Результаты определений суточных рационов, полученных обоими методами, приводятся в табл. 6.4–6.6. У устриц, губок и асцидий при питании бактериопланктоном рацион выражался величинами 0,5–5%. У полихет, сабеллид и серпулид, являющихся тонкими фильтраторами, суточный рацион достигал 8,7%, а у полихет – грубых фильтраторов Cladopterum он составлял 1,7% (см. табл. 6.4). Существенно, что суточный рацион при питании бактериопланктоном был ненамного ниже рациона при питании фитопланктоном даже у грубых фильтраторов, таких, как устрицы (см. табл. 6.5). Найденные величины

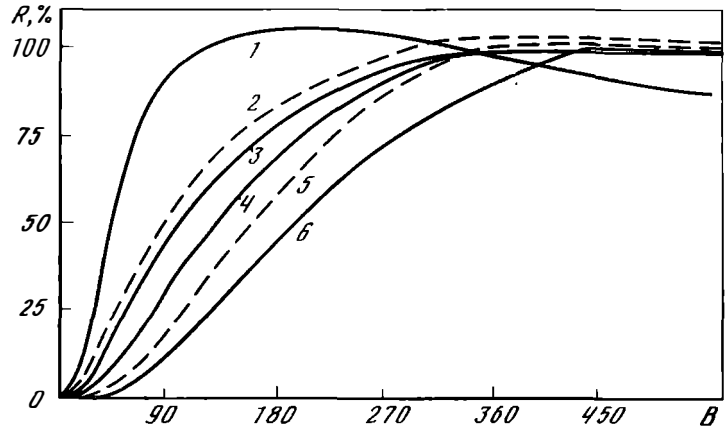


Рис. 6.7. Зависимость относительной интенсивности питания (R) некоторых фильтраторов от концентрации бактериопланктона (В, мкг/л)

1 — губка Toxadocea, *2* — велигеры гастропод, *3* — полихета сабеллида, *4* — коралл Pocillopora, *5* — устрица Crassostrea, *6* — копепода Eucalanus

суточных рационов при питании донных фильтраторов бактериопланктоном обычны для донных животных соответствующих размеров.

Экспериментальные определения зависимости интенсивности питания фильтраторов рифа бактериопланктоном от его концентрации в воде показали, что для самых тонких фильтраторов — губок и аппендикулярий оптимум концентрации бактериопланктона достигался уже при его биомассе 90–150 мг/м^3, что значительно ниже обычной его концентрации в рифовых водах, составляющей 200–600 мг/м^3. Для грубых фильтраторов, которые используют в основном агрегированную часть бактериопланктона, оптимум концентрации лежит в пределах 300–400 мг/м^3. Таким образом, в большинстве случаев не только тонкие, но и грубые фильтраторы рифа могут удовлетворять свои пищевые потребности полностью, питаясь одним только бактериопланктоном. Судя по результатам опытов (табл. 6.6, рис. 6.7), активными потребителями бактериопланктона являются и сами кораллы. Суточный рацион полипов массовых видов кораллов Pocillopora и Montipora при питании их бактериопланктоном достигает 5–6%, что близко к суточному рациону таких мощных донных фильтраторов рифа, как устрицы или полихеты. Усвояемость бактериопланктона донными и планктонными фильтраторами рифа составляет 70–80%.

Представленные материалы показали, что бактериопланктон, присутствующий в водах коралловых рифов, является основным источником питания фильтрующей фауны, которая занимает в донных, а также в планктонных сообществах рифов доминирующее положение, если учесть, что в ее состав входят и сами кораллы.

6.1.7. СВЕТЯЩИЕСЯ БАКТЕРИИ В СОСТАВЕ ПЛАНКТОННОЙ МИКРОФЛОРЫ РИФА

Среди гетеротрофных бактерий, населяющих воду морей и океанов, особо выделяется группа светящихся бактерий. Эти бактерии способны излучать свет без какой-либо внешней стимуляции за счет энергии своего метаболизма (Чумакова, Гительзон, 1975; Примакова, 1984). Они представляют собой подвижные палочки, близкие к группе энтеробактерий — обитателей кишечника животных. По своему систематическому положению отдельные их виды относятся к родам Photobacterium, Vibrio и Beneckia. Полагают, что основным ареалом обитания светящихся бактерий служит кишечник морских животных, а также их светящиеся органы. В состав бактериопланктона они попадают с фекалиями или покидая светящиеся органы животных. Находясь в воде,

они вместе с бактериопланктоном или частицами детрита потребляются водными животными и таким образом распространяются среди их популяции.

Светящиеся бактерии используются в настоящее время для получения ферментных препаратов люциферазы. Поэтому выделение культур этих бактерий представляет практический интерес. Исследования показали, что содержание светящихся бактерий в воде над рифами более чем на порядок выше, чем в водах открытого океана. Оно варьирует в пределах 10^3–10^4 кл/л при общей численности сапрофитных бактерий 10^4–10^6. Иногда до половины от общего числа сапрофитных бактерий представлено светящимися формами (Чумакова, Гительзон, 1975). Преобладающая часть светящихся бактерий находится на поверхности детритных частиц размером более 3–8 мкм. Они в большом количестве присутствуют на поверхности талломов макрофитов, а также в кишечниках и на поверхности тела многих морских животных, таких, как рыбы, кораллы, моллюски голотурий. Светящиеся бактерии составляют 1–4% от общего числа сапрофитных бактерий, которые высеваются из донных субстратов. Таким образом, светящиеся бактерии в значительной степени связаны с обитателями рифа.

6.2. ФИТОПЛАНКТОН И ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ

Фитопланктон является ключевым функциональным компонентом экосистем пелагиали океанов, поскольку его фотосинтетическая продукция формирует энергетическую основу экосистем и определяет уровень их продуктивности. В экосистеме кораллового рифа планктонные водоросли как первопродуцент занимают подчиненное место. В роли главного первопродуцента органического вещества здесь выступают донные хлорфильные автотрофы: макрофиты, морские травы, микрофитобентос и перифитонные водоросли, симбиотические водоросли – зооксантеллы. В среднем суточная продукция фотосинтеза донных автотрофов рифа на 1–2 порядка выше первичной продукции фитопланктона в толще воды: 3–10 г С/м^2 против 5–50 мг С/м^2 в сутки. Первые определения первичной продукции фитопланктона в водах коралловых рифов были выполнены с применением малочувствительного кислородного метода (Sargent, Austin, 1949) в лагуне атолла Ронгелап. Они дали величины несоизмеримо малые по сравнению с фотосинтезом фитобентоса (0,5 мг С/м^3 в сутки). Аналогичные данные были получены в водах этого атолла, а также атолла Эниветок с помощью радиоуглеродного метода (0,4–1,6 мг С/м^3: Doty, Capurro, 1956). В водах лагуны атолла Фаннинг (Gordon et al., 1971), в водах Гавайских и Карибских рифов, рифов Лаккадивских островов измерения первичной продукции этим методом также дали невысокие величины: 1–10 мг С/м^3 в сутки (Doty, Capurro, 1956; Jones, 1963; Quasim, Sankaranarayanan, 1970). Результаты этих определений на первый взгляд подтвердили распространенное тогда мнение о малой значимости фитопланктона, как и планктона вообще, в сообществах коралловых рифов. Однако в результате дальнейших исследований, выполненных в конце 60-х годов, было показано, что в воде над рифами фитопланктон может быть достаточно богатым и его развитие может достигать в них силы "цветения" (Maestrini, Pizarro, 1966; Burkholder et al., 1967; Sournia, 1968; Quasim, 1970; Glynn, 1973). В конце 60-х – начале 70-х годов французские исследователи стали проводить систематические исследования фитопланктона и первичной продукции на рифах Мадагаскара, Маврикия и на островах Полинезии (Sournia, 1968, 1976; Angot, 1968; Desrosieres, Wauthy, 1972; Michel et al., 1972; Ricard, 1970, 1976, 1977, 1977a). Исследования фитопланктона Б. барьерного рифа Австралии были выполнены Джеффри (Jeffrey, 1968), Криффитсом (Griffiths, 1976), Релеванте и Гилмартином (Relevante, Gilmartin, 1982). Начиная с 1968 г. мы выполнили серию измерений первичной продукции и биомассы фитопланктона на многих рифах Тихого и Индийского океанов, а также Южно-Китайского моря (Сорокин, 1971, 1973, 1979, 1982). В результате этих работ было найдено, что на многих рифах, особенно барьерных и береговых, расположенных на шельфе континентов

или крупных островов, биомасса и первичная продукция фитопланктона могут быть на порядок и более выше, чем в водах открытого океана.

Определение первичной продукции в толще воды коралловых рифов производится с применением радиоуглеродного метода склянок по Стиману Нильсену. В том оригинальном варианте, в котором этот метод использовался ранее большинством авторов при работе на рифах (и используется до сих пор), происходит занижение истинной величины продукции в 2–3 раза (Сорокин, 1971а; Eppley, 1981). В ходе наших исследований мы пытались устранить эти недостатки методики, что позволило получить более адекватные данные о составе, численности и продукции фитопланктона в водах коралловых рифов. Учет состава численности фитопланктона производили с применением вначале окрашенных мембранных фильтров (Сорокин, 1979), а затем ядерных фильтров типа "Нуклепор" (Сорокин, 1979а; Орлова, 1985). При измерении первичной продукции мы применяли собственный вариант радиоуглеродного метода, сводящий к минимуму возможные потери C^{14} при фильтрации проб (Сорокин, 1987).

6.2.1. СОСТАВ СООБЩЕСТВ ФИТОПЛАНКТОНА В ЗОНЕ КОРАЛЛОВЫХ РИФОВ

В систематическом отношении наиболее изученной группой рифового фитопланктона, так же как и вообще морского фитопланктона, являются диатомеи, хотя далеко не всегда они доминируют в составе фитоцена. Так, в лагуне барьерного рифа у о-ва Таити на их долю приходилось всего 10–30% первичной продукции. Преобладающую ее часть создавали нанопланктонные формы, представленные мелкими (менее 10 мкм) жгутиковыми и кокколитофоридами (Ricard, 1977b). В водах коралловых рифов Полинезии Рикардом (1976, 1977, 1977а) было описано 580 видов диатомей. Значительную их долю составляли бентосные и перифитонные виды. В числе массовых видов диатомовых водорослей, которые встречались в течение круглого года, Рикард (1977b) выделил следующие их виды: Actinocyclus ehrenbergii, A. subtilis, Ethomodiscus appendiculatus, Gyrosigma balticum, Melosira sulcata, Navicula longilyra, Nitzchia seriata, N. longissima, Surirella fastuosa. В отдельные сезоны года в числе доминирующих видов диатомей он выделяет: Chaetoceros curvisetum, Ch. atlanticum, Ch. messinense, Ch. compressum, Trachyneis asfera, Synedra acus, Rhabdonema adriaticum, Coscinodiscus moelleri, Ampohora lineolata, A. angulata, Mastigolia peraculata, Surirella gemma, Asterinella notata, Caloneis fiber. В лагунах Фааа и Ваирао диатомовые водоросли по численности доминировали в составе фитопланктона во все сезоны года (рис. 6.8). Лишь в январе с ними конкурировали динофлагелляты, которые были представлены в основном родами Ceratium и Peridinium. В составе фитопланктона лагун заметное место занимают представители синезеленых водослей, такие как Lyngbia, Nostoc, Oscillatoria. Иногда значительную численность дают кокколитофориды.

Исследования, выполненные французскими учеными на атоллах островов Общества и Туамоту (Sournia, Ricard, 1975, 1975a, 1976a) показали, что в составе фитоплактона их лагун преобладающее место занимают не диатомовые водоросли, а динофлагелляты. Наблюдения показали, что в их лагунах с ноября по март бывают настоящие "цветения" фитопланктона. Такие "цветения" отмечались в лагунах других атоллов Тихого океана: Рангироа и Моруроа, о-ва Туамоту (Michel et al., 1972), Ронгеллап, Маршалловы острова (Johnson, 1954). Отмечены значительные сезонные колебания состава и численности фитопланктона, регистрация которых окончательно подорвала прежние представления о преобладании гомеостаза в планктонных сообществах тропических вод, поставленные под сомнение еще в 1969 г. (Sournia, 1969).

В лагуне Б. барьерного рифа максимумы численности биомассы фитопланктона в течение сезона поочередно формировали диатомеи (осень весна) и синезеленые водоросли Trichodesmium (Relevante, Gilmartin, 1982). Среди диатомей доминировали Chaetoceros compressus, C. tetrastycon, Bacteriastrum comosum, Nitzschia pungens, Thalassiotrix frauenfeldii, Rhizosolenia setigera, R. fragilissima, Dactylosolen mediter-

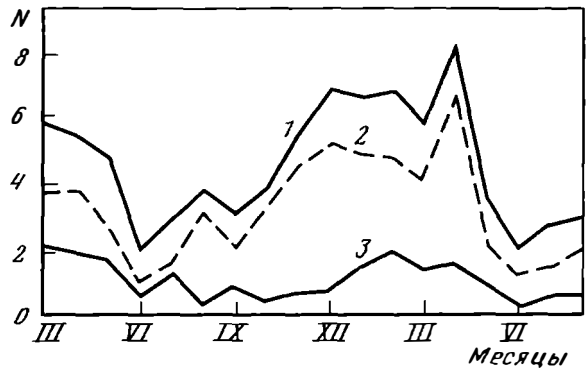


Рис. 6.8. Сезонные изменения общей численности (*N*, 10^3 кл/л) фитопланктона (*1*), численность диатомей (*2*) и численность динофлагеллят (*3*) в лагуне Ваирао (о-в Таити) (Ricard, 1977b)

ranea. Значительная доля фитопланктона была представлена нанокпланктонными формами, численность которых достигала $3 \cdot 10^7$ кл/л. Развитие Trichodesmium в периоды максимумов достигало силы "красного прилива". Наши наблюдения, выполненные в разных регионах, также показали, что эта синезеленая водоросль является важным, а иногда доминирующим компонентом фитопланктона вод в зоне коралловых рифов. Она часто дает вспышки развития в олиготрофных тропических водах океана и образует массовые скопления в зоне коралловых рифов (Bowman, Lancaster, 1965; Quasim, 1970; Сорокин, Цвсткова, 1972). Доминирующее значение синезеленой водоросли Trichodesmium было выявлено нами для вод архипелагов Луизиада и Лау, а также для рифов у островов Новая Гвинея и Новые Гебриды (Сорокин, 1979). Массовые ее скопления мы наблюдали с самолета также в лагуне Б. барьерного рифа между Гладстоном и Таунсвилем. Площадь лагуны, занятая скоплением Trichodesmium, может достигать 50 тыс. км^2, протянувшись на расстояние до 1000 км вдоль побережья. Развитие этой водоросли происходит в открытом океане у верхней части слоя термоклина на глубинах 40–60 м. На поздней стадии сукцессии отмирающие водоросли образуют ценобии размером 0,5–2 X 3–6 мм, которые всплывают на поверхность. В этой стадии они слабо фотосинтезируют и переходят к гетеротрофному питанию (Карнаухов, Яшин, 1980). Всплывшие водоросли сгоняются ветром и течениями в большие массы в виде полос протяженностью в десятки километров (Quasim, 1970).

Коралловые рифы являются естественным барьером на пути дрейфующих масс синезеленых водорослей. Поэтому в зоне рифов они часто скапливаются в больших количествах и в массе выбрасываются в зону супралиторали. Важное условие для появления скоплений синезеленых водорослей в водах лагуны барьерных рифов это маловетрие, при котором слой всплывших синезеленых водорослей, образующихся у поверхности, не нарушается и перемещается вместе с поверхностным ветровым дрейфом из океана к окраинам барьерных рифов. Отмечено, что в зонах скопления синезеленых водорослей угнетается развитие других форм фитопланктона, особенно диатомей (Relevante, Gilmartin, 1982).

На рифах у побережья Мадагаскара и Маврикия в составе фитопланктона вод в зоне коралловых рифов существенную долю фитопланктона составляют нанопланктонные формы размером 3–10 мкм, которые представлены кокколитофоридами, мелкими жгутиковыми, силикофлагеллятами, а также находится пикопланктон (Johnson, Sieburth, 1979). Эта часть фитопланктона в значительной степени теряется при его учете осадочным методом и не отражается при подсчетах его численности. Согласно данным сезонных наблюдений Анго (Angot, 1968), выполненных вблизи о-ва Носи Бе, в составе фитопланктона в годовом цикле доминировала синезеленая водоросль Trichodesmium. В период ее максимального развития в марте ее биомасса достигала 1,6 г/м^3 (рис. 6.9). Массовые скопления синезеленых водорослей были от-

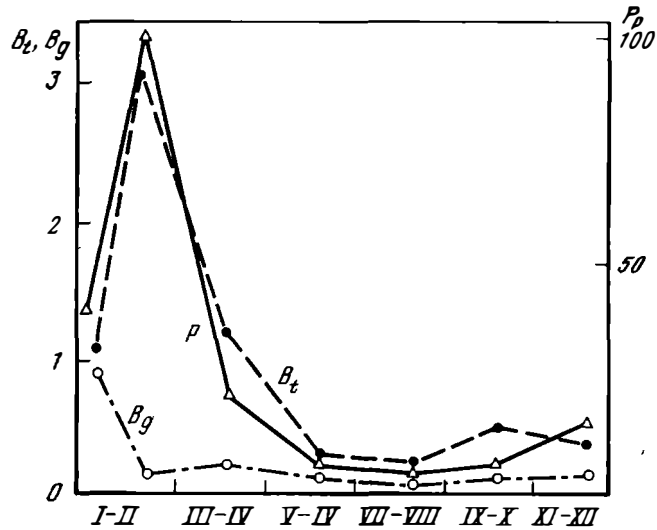


Рис. 6.9. Сезонные изменения общей биомассы фитопланктона и биомассы синезеленых водорослей (B_t и B_g, г/м³), а также первичной продукции (P_p, мг С/м³ в сутки) в зоне рифов залива Д'Амбаро, острова Носи-Бе (Мадагаскар) (Angot, 1968)

мечены также в водах лагуны атолла Каваратти – Лаккадивские острова (Quasim, 1970).

Подробные исследования состава и численности фитопланктона рифов ряда островов Индийского океана выполнены в 6-м рейсе нис "Академик Несмеянов" в 1984 г. (Орлова, 1985). В водах бухты Сент Анс Бей (о-в Праслен, Сейшельские острова) развитие фитопланктона достигало силы "цветения" даже в ее мелководной зоне, занятой живыми патч-рифами с преобладанием крупных колоний кораллов Porites. Основными водорослями, вызывавшими столь необычное в рифовых водах "цветение" фитопланктона, были обычные океанские диатомеи Nitzschia delicatissima и N. closterium, а также синезеленые водоросли Trichodesmium. Численность фитопланктона в водах бухты достигала 4,2 млн кл/л, биомасса – 8,9 г/м³, что в среднем на 2–3 порядка выше обычной его численности и биомассы в водах коралловых рифов. Вне бухты в проливе у о-ва Праслин численность фитопланктона была ниже, что говорит о его развитии в водах самой бухты. В водах подветренного рифа о-ва Коэтиви также из группы Сейшельских островов численность фитопланктона (около 40 тыс. кл/л) почти на порядок выше величин, ранее зарегистрированных в рифовых водах. При этом динофлагелляты составляли в этих водах 18% всех видов и около 20% общей численности фитопланктона. Всего в рифовых водах у островов Праслин и Коэтиви было обнаружено 78 видов водорослей, в том числе 58 видов диатомей, 16 видов динофлагеллят, 2 вида хризомонад и 2 вида синезеленых. Состав популяций диатомовых водорослей и динофлагеллят был близок к описанному Сурниа в рифовых водах у Мадагаскара (см. выше). Фитогеографический анализ показал, что на долю видов с космополитическим и тропическим распространением приходится 84% общего числа обнаруженных видов. Тропическо-бореальные виды составляли около 16% и арктобореальные – 3% видов. Наиболее разнообразно в таксономическом отношении были представлены роды диатомей Chaetoceros (8 видов), Rhizosolenia (8 видов) и Nitzschia (7 видов) В составе динофлагеллят были отмечены Exuviaella cordata, Amphidinium extentum, Peridinium granii, Glenodinium pilula, Goniaulax minima, Gymnodinium simplex. Пикопланктон, учтенный методом эпифлуоресценции, был представлен главным образом мелкими синезелеными водорослями Synechococcus. Его биомасса оказалась весьма значительной – до 570 мг/м³, составляя до 70% суммарной биомассы фитопланктона вод

рифов у Праслин и Коэтиви. Пользуясь тем же методом, Мориарти с соавторами (1985) обнаружили высокую численность пикофитопланктона в рифовых водах у о-ва Лизард (Б. барьерный риф). В летний период она достигала сотен тысяч на один миллилитр. Результаты учета пикофитопланктона указывают на то, что он может быть существенным компонентом и должен учитываться при анализе его биомассы в водах коралловых рифов.

В водах обширных процветающих коралловых рифов у о-ва Каргадос Карахос Т.П. Орловой было зарегистрировано 74 вида водорослей, включая 57 видов диатомей, 15 видов динофлагеллят и 2 вида синезеленых. В составе фитоцена преобладали тропические виды (47%) и космополиты (35%). Тропическо-бореальные виды составляли 15% общего числа видов. Популяция диатомей была представлена в основном родами Rhizosolenia (9 видов), Chaetoceros (9 видов), Nitzschia (7 видов). Численность фитопланктона в водах лагуны вне прямого контакта с рифом достигала 1 млн/м^3, что на 2–3 порядка выше обычной концентрации фитопланктона в водах тихоокеанских атоллов.

В зоне коралловых рифов Вьетнама фитопланктон изучали французские, японские и вьетнамские специалисты в Институте морских исследований в г. Нячанг (Davydoff, 1936; Nguen Thuong, Le Thi Ngoc 1974; Shirota, 1966). Наши наблюдения в этой зоне были выполнены в период сезонного минимума фитопланктона в марте–мае (Сорокин и др., 1982). Тем не менее в пробах был обнаружен весьма богатый по численности фитопланктон. В его составе доминировали мелкие формы перидиней из родов Peridinium, Gymnodinium, Prorocentrum и мелкие пеннатные диатомеи (Nitzschia delicatissima). В марте у побережья Центрального Вьетнама появились синезеленые водоросли Trichodesmium rubrum. К концу апреля их массовое развитие происходило вдоль всей полосы прибрежных вод от г. Нячанг до устья р. Меконг. В месте их скопления число нитей варьировало от 10 до 300 тыс в 1 л, что соответствовало их биомассе 13–40 г/м^3. Аналогичное явление нагона синезеленых водорослей Trichodesmium из открытого моря в зону коралловых рифов мы наблюдали на рифах Скотта в Тиморском море (Сорокин, 1979).

Сведения о фитопланктоне рифов Атлантики весьма скудны (Glynn, 1973a; Hargraves, 1982). Последний автор исследовал флору диатомей барьерного рифа Белиз в Карибском бассейне. Для сборов он пользовался планктонной сетью с ячеей 10 и 65 мкм. Естественно, что при этом большая часть мелких пеннатных форм диатомей терялась. Тем не менее в составе флоры диатомей им зарегистрировано 73 вида. Самыми массовыми были представители родов Chaetoceros (16 видов), Rhizosolenia (10 видов), Coscinodiscus (7 видов) и Triceratium (1 вид).

Анализ имеющихся материалов о таксономическом составе фитопланктона прибрежных тропических вод в зоне коралловых рифов показывает, что основная масса формирующих его истинно планктонных водорослей представлена широко распространенными представителями океанского и неритического фитопланктона, которые относятся к тропическим, тропическо-бореальными и космополитическим видам. Эти виды, представленные преимущественно диатомовыми водорослями, по-видимому, способны достаточно легко приспосабливаться в жизни в измененных условиях среды, попадая из районов открытого моря в мелководные зоны коралловых рифов.

Важным источником формирования фитоцена рифового планктона, несомненно, является перифитонная и бентосная альгофлора, вымываемая волнобоем и приливно-отливными течениями из донных биотопов. Вместе с водорослями из донных биотопов вымывается детрит, обрыки нитчаток и макрофитов, линечные шкурки донных рачков и т.п. Эта взвесь образует так называемый псевдопланктон (Johannes, Gerber, 1974). В зонах рифа с повышенной турбулентностью его масса может быть намного выше биомассы фитопланктона (Sournia, Ricard, 1976a).

6.2.2. БИОМАССА, ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ФИТОПЛАНКТОНА И ХЛОРОФИЛЛ

В таблицах 6.7–6.9 суммированы результаты измерений первичной продукции в водах разных рифов. Как видно из таблиц, первичная продукция сильно варьирует даже в пределах вод одного и того же рифа. Однако эти последние колебания вполне закономерны и связаны прежде всего с изменениями концентрации фитопланктона на разрезах от мелководных зон рифа в сторону центра лагуны.

В лагунах атоллов с низкой первичной продукцией (атоллы о-ва Лау и Маршалловых островов, островов Туамоту) нижний предел (2–4 мг С/м^3 в сутки) близок к ее величинам в омывающих их олиготрофных тропических водах пассатных течений, где она составляет обычно 1–5 мг С/м^3 в сутки (Сорокин, 1971а). Однако и в таких атоллах в водах их лагун возможны сезонные вспышки развития фитопланктона, которые могут достигать силы "цветения" (Sournia, Ricard, 1976a). Как видно из данных табл. 6.7, в лагунах атоллов, даже в тех из них, которые омываются олиготрофными тропическими водами с крайне низким уровнем развития фитопланктона, первичная продукция чаще всего соответствует среднему, а иногда и верхнему уровню продуктивности фитопланктона в мезотрофных морских бассейнах (15–50 мг С/м^3 в сутки). В лагуне крупного кольцевого рифа Каргадос–Карахос, расположенного в стрежне очень малопродуктивных вод Южного пассатного течения Индийского океана, первична продукция достигала 250 мг С/м^3 в сутки при биомассе водорослей (преимущественно диатомей) более 5,2 г/м^3 (табл. 6.10). Высокая продукция (70–100 мг С/м^3 в сутки) была зарегистрирована в закрытой лагуне атолла Фаннинг (острова Лау) в период развития там динофлагеллят и кокковидных синезеленых водорослей (Gordon et al., 1971). Этот атолл также располагается в олиготрофных водах пассатного течения. Таким образом, даже в лагунах отдельных кольцевых рифов, расположенных в потоке олиготрофных вод, могут существовать достаточно высокопродуктивные сообщества фитопланктона, продукция и биомасса которых на 1–2 порядка выше, чем в омывающих их водах океана.

Сведения о биомассе фитопланктона в лагунах кольцевых рифов открытого океана очень скудны (см. табл. 6.10). В лагунах атоллов центральной части Тихого океана в период наших наблюдений она была очень мала и была соизмерима с его биомассой в окружающих олиготрофных водах: 5–40 мг/м^3. Однако это не означает, что в них не бывает сезонных максимумов, для обнаружения которых необходимы более продолжительные наблюдения, как это было сделано на атолле Такопото (Sournia, Ricard, 1976a). Эти исследователи обнаружили сезонный максимум, когда продукция фитопланктона в лагуне достигала 30 мг С/м^3 в сутки, т.е. была на уровне мезотрофных вод. В то же время измерения биомассы фитопланктона на аналогичных кольцевых рифах Индийского океана, расположенных в олиготрофных водах, дали очень высокие величины биомассы: до 600 мг/м^3 в лагуне у о-ва Коэтиви и до 5,2 г/м^3 в лагуне рифов островов Каргадос–Карахос (см. табл. 6.10).

Судя по результатам имеющихся немногочисленных измерений, концентрации фотосинтетически активного хлорфилла "а" в воде лагун кольцевых рифов открытого океана в среднем в 5–10 раз выше, чем в окружающих водах океана. По данным единичных измерений, она варьировала в лагунах разных рифов в пределах от 0,2 до 1 мг/м^3. В лагуне атолла Такапото, по результатам длительных наблюдений (Sournia, Ricard, 1976a), концентрация хлорфилла менялась в пределах от 0,26 до 0,77 мг/м^3, причем она заметно варьировала и в разных частях лагуны в зависимости от интенсивности поступления в них вод океана во время приливов.

Существенный вклад в изучение фитопланктона и его продукции дали сезонные наблюдения, выполненные в водах барьерных и береговых рифов вблизи крупных островов, где были основаны биологические станции для изучения жизни рифов и прелегающей неритической зоны океана. В числе таких хорошо изученных рифов следует упомянуть рифы у о-ва Носи Бе и у Тулеара (Мадагаскар), Гавайский риф

Таблица 6.7

Пределы колебаний суточных величин первичной продукции фитопланктона в воде лагун атоллов и кольцевых рифов в верхнем слое воды (R_s) и в толще воды под 1 м² (R_t)

Название атоллов и рифов (их местоположение)	R_s, мг С/м³	R_t, г С/м²	Литературный источник
Атоллы:			
Ронгелап (Маршаловы острова)	5,0		Sargent, Austin, 1949
Эниветок (там же)	2,0	0,63	Там же
Фаннинг (острова Лау)	70–100	0,3–0,7	Gordon et al., 1971
Такапото (острова Туамоту)	4–31	0,02–0,40	Sournia, Ricard, 1976a
Нгеллелеву (острова Лау)	1,2–2,6	0,01–0,03	Сорокин, 1979
Тарава (острова Гилберта)	28–52	0,03–0,50	Сорокин, 1971
Бутаритари (там же)	20–35	0,02–0,30	Там же
Маджуро (Маршаловы острова)	4–36	0,01–0,40	Сорокин, 1973а
Синтон (Южно-Китайское море)	10–40	0,02–0,48	Сорокин и др., 1982
Риф (атолл) Херон (Б. барьерный риф Австралии)	20–65	0,02–0,25	Сорокин, 1971
Рифы:			
Скотта (Тиморское море)	5–29	0,01–0,20	Сорокин, 1979
Спратли (Южно-Китайское море)	6–10	0,02–0,20	Сорокин и др., 1982
острова Коэтиви (Сейшельские о-ва)	9–16	0,02–0,24	Сорокин и др., 1986
Островов Каргадос–Карахос (Индийский океан)	6–250	0,01–1,0	Там же
Куртаун (Карибский бассейн)	0,5–4	0,01–0,05	Milliman, Mahnken, 1972
Альбукере (там же)	0,5–8	0,01–0,10	Там же

Таблица 6.8

Суточная первичная продукция фитопланктона в зоне береговых и окаймляющих коралловых рифов у побережья Центрального Вьетнами (залив Бенгой и Нячангская бухта) и вьетнамских островов в Южно-Китайском море и в Сиамском заливе

Время наблюдений	Местоположение рифа	Продукция в верхнем слое воды, мг С/м³		Продукция в толще воды у внешнего края рифа, г С/м³
		На флете или у берега	У края рифа	
Март–май 1981 г.	В бухте Куаван	125	89–92	0,65–1,15
	У о-ва Хонке	74	62	0,74
	У бухте Вунг-Ро	4	28	0,28
	У о-ва Тортю	6	19	0,21
	У о-ва Хондой	16	32	0,45
	В бухте Че	0,8	61	0,61
	Атолл Синтон (наветренный риф)	5	27	0,16
	Там же (подветренный риф)	3	40	0,48
	У о-ва Тху (острова Тху)	27	23	0,30
	У о-ва Сюд (там же)	62	55	0,44
Апрель–май 1984 г.	У о-ва Монгтай, северный риф (острова Намэу)	14	77	0,38
	У о-ва Чуонг, северный риф (там же)	26	92–162	0,97
	У о-ва Чуонг, южный риф	17	109	0,32–0,6
	В проливе между островами Сюд и Тху	58	64	0,35–0,48
	В бухте Вунг-Ро (п-ов Хонгом, Центральный Вьетнам)	79	91	0,95
	Там же, у о-ва Хонмижанг	25	19	0,30

Таблица 6.9

Пределы колебаний величин первичной продукции вод в зоне барьерных и береговых рифов

Типы рифов	Название рифов (их местоположение)	Суточная первичная продукция		Литературный источник
		мг С/м³	г С/м²	
Барьерные	Ваирао (о-в Таити, июль 1974 г.)	9–16	0,01–0,42	Ricard, 1976
	(там же, апрель 1975)	8–58	0,10–0,68	Там же
	Тиаура (о-в Муреа, (острова Общества), июль 1974 г.)	4–27	0,01–0,64	"
	(там же, апрель 1975 г.)	7–15	0,18–1,02	"
	Фааа (о-в Таити)	15–57	0,08–0,23	"
	У о-ва Лакеба (острова Лау)	9–28	0,03–0,19	Ricard, 1977
	У о-ва Паама (там же)	3–4	0,01–0,05	Сорокин, 1979
	У о-ва Новая Гвинея	3–9	0,01–0,1	Там же
	У о-ва Оаху (Гавайи)	12–60	0,01–0,3	Сорокин, 1971
	Там же	1–50	–	Gilmartin, Relevante, 1974
	У о-ва Лизард (Б. барьерный риф, Австралия)	8–27	0,05–0,15	Griffith, 1976
	Б. Барьерный риф (лагуна у Таунсвиля)	10–130	0,15–1,0	Relevante, Gilmartin, 1982
	Рифы Флориды	–	0,04–0,06	Jones, 1963
	Там же, в период "цветения" фитопланктона	–	0,84	Там же
	у Пуэрто-Рико	–	0,1–0,2	Margalef, 1961
	У Тулеара (Мадагаскар)	46–67	0,2–0,7	Maestrini, Pizarro, 1966
Береговые и окаймляющие	У о-ва Носи Бе (Мадагаскар)	4–103	0,1–2,4	Angot, 1968
	У о-ва Праслин (Сейшельские острова)	213–245	0,50–2,80	Sournia, 1972
	У о-ва Сокотра, южное побережье	14–357	0,03–3,6	Собственные данные
	Ла Паркуэра (Карибский бассейн)	100–700	–	Burkholder et al., 1967

у о-ва Оаху, Б. Барьерный риф Австралии, рифы Ваирао, Тиаура и Фааа на островах Таити и Муреа, рифы центрального Вьетнама вблизи г. Нячанг. Результаты измерения первичной продукции и биомассы фитопланктона барьерных и береговых рифов обобщены в табл. 6.8, 6.9, 6.10. Представленные в них данные очень сильно варьируют почти для всех изученных рифов. Они отражают закономерные измерения первичной продукции в разных зонах одного и того же рифа. При этом наименьшие величины ее (так же как и наименьшие величины биомассы фитопланктона: рис. 6.10) соответствуют мелководным зонам рифа, где вода находится в интенсивном контакте с донным населением и альгофлорой рифа. В этих зонах (флет, патч-рифы, литораль) фитопланктон, как правило, бывает обедненным и его продукция здесь резко падает. Максимальные величины продукции и биомассы фитопланктона, представленные в указанных таблицах, на каждом рифе соответствуют зонам лагуны или внешнего склона окаймляющего или берегового рифа с глубинами более 15–20 м, где вода находится вне прямого контакта с донным населением рифа. Величины первичной продукции в этих зонах, как правило, бывают значительно выше, чем в водах прилегающей акватории открытого моря. В среднем они выше, чем в воде лагун атоллов и кольцевых рифов открытого океана.

Высокие величины первичной продукции, достигающие уровня евтрофных вод, были отмечены в воде ряда береговых и барьерных рифов Индийского океана, таких,

Таблица 6.10

Биомасса фитопланктона в водах зоны коралловых рифов (B) и ее удельная суточная продукция (P/B)

Типы рифов	Название рифа (его местоположение)	B, мг/м^3	P/B*	Литературный источник
Атоллы	Велангилала (Новые Гебриды)	5–39	0,2–0,9	Сорокин, 1979
	Фунафути (острова Лау)	5–12	0,5–0,8	Там же
	Нгеллелеву (острова Лау)	10–40	1,0–1,9	"
Ленточные и полукольцевые открытого океана	Риф Скотта (Тиморское море)	28–100	0,4–3,9	"
	Острова Каргадос–Карахос (Маврикий)	30–5200	0,3–2,6	Орлова, 1985; Собственные данные
	О-в Коэтиви (Сейшельские острова)	80–640	0,3–1,0	Там же
Береговые и окаймляющие	У о-ва Панарора (Новые Гебриды)	13–23	0,8–1,2	Сорокин, 1979
	У о-ва Паама (там же)	25–90	0,7–1,4	Там же
	У о-ва Праслен (Сейшельские острова)	450–8750	0,5–1,5	Орлова, 1985; Собственные данные
	У южной оконечности о-ва Сокотра	600–8300	0,3–0,7	То же
	В заливе д'Амбаро, о-в Носи Бе (Мадагаскар)	190–3300	0,02	Angot, 1968
Барьерные	У о-ва Тувута (острова Лау)	6–20	0,4–1,1	Сорокин, 1979
	У о-ва Новая Гвинея	34–78	1,4–2,1	Там же

*Величина B для расчета удельной продукции выражена в единицах углерода, принимая его содержание в водорослях в 6% от сырой биомассы.

как рифы у Мадагаскара, у Сейшельских островов и у о-ва Сокотра, а также в лагуне Б. барьерного рифа в периоды "цветения" синезеленых водорослей (см. рис. 6.9). Суточная продукция достигала здесь 50–300 мг С/м^3 в сутки в верхнем слое воды, или 0,7–2,8 г С/м^3. При этом в водах барьерных рифов островов, омываемых олиготрофными водами океана (Таити, Оаху, Лизард), первичная продукция в лагунах может достигать 50–60 мг С/м^2, или 0,4–0,7 г углерода в 1 м^2 в сутки, что соответствует верхнему уровню продуктивности мезотрофных вод. В рифовых зонах побережья Центрального Вьетнама и его стровов в Южно-Китайском море (острова Тху) и в Сиамском заливе (острова Намзу) (см. табл. 6.8, рис. 6.10) величины первичной продукции фитопланктона были высокими, несмотря на то что наблюдения производились в период сезонного минимума фитопланктона (Сорокин и др., 1982). Наибольшие величины первичной продукции, как правило, наблюдались в водах у внешнего края рифа на расстоянии 10–100 м от него над глубинами 5–15 м (см. рис. 6.10). Она обычно превышала здесь 30–40 мг С/м^3 в сутки. На отдельных разрезах в этой зоне в 1984 г. была зарегистрирована первичная продукция выше 100 мг С/м^3 в сутки.

Сведения о биомассе фитопланктона береговых и барьерных рифов пока еще весьма отрывочны. Наиболее подробные измерения биомассы фитопланктона в течение сезона были выполнены Анго (Angot, 1968) у о-ва Носи Бе (Мадагаскар). В обобщенном виде результаты этих измерений приводятся на рис. 6.9. В табл. 6.10 представлены имеющиеся в литературе данные о биомассе фитопланктона ряда крупных рифов Индийского и Тихого океана. Как видно из таблицы, биомасса фитопланктона в водах барьерных и береговых рифов может достигать 3–8 г/м^3. Самые низкие виличины ее были отмечены в воде береговых и барьерных рифов центральной части Тихого океана, находившихся в угнетенном состоянии (рифы у островов Панарора и Паама, Новые Гебриды, риф у о-ва Тувута, острова Лау).

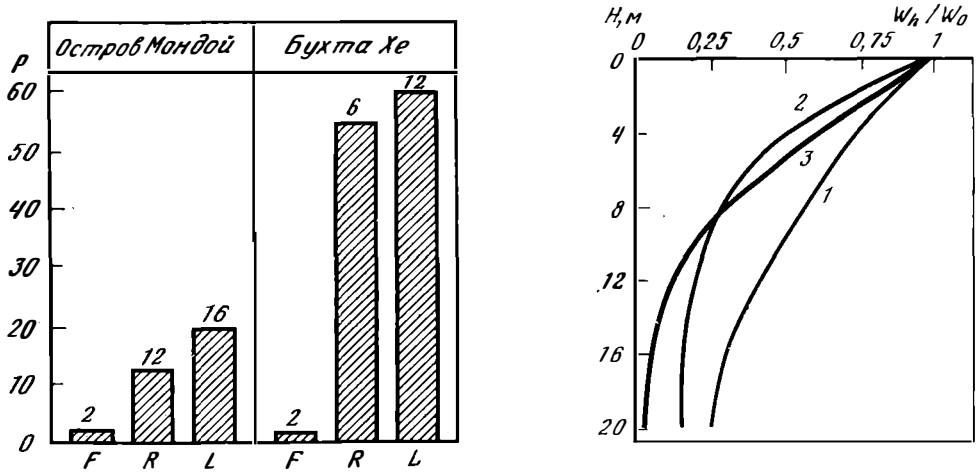


Рис. 6.10. Первичная продукция фитопланктона (P, мг С/м^3 в сутки) на разрезах через прибрежные окаймляющие рифы у побережья южного Вьетнама; остальные обозначения см. рис. 6.13

Рис. 6.11. Ослабление солнечной радиации (W_h/W_0) в толще воды в зоне рифов у островов Праслен (*1*), Коэтиви (*2*), Каргадос–Карахос (*3*); H_m – глубина

Столь же ограниченны сведения о содержании хлорофилла "а" в водах барьерных и береговых рифов (табл. 6.11). Наиболее подробные ее измерения были выполнены в водах лагун островов Муреа и Таити французскими исследователям (Ricard, 1976; Sournia, Ricard, 1976). Эти измерения показали, что концентрация хлорофилла в них в разные сезоны года варьирует в пределах 0,03–0,17 мг/м^3. В лагуне Гавайского рифа у остра Оаху, а также в лагуне Б. барьерного рифа зимой концентрация хлорофилла была близка к таковой в мезотрофных морских водах: 0,1–0,3 мг/м^3. В периоды осенне-летних максимумов развития фитопланктона в лагуне Б. барьерного рифа, а также в водах рифа у о-ва Носи Бе (Мадагаскар) концентрация хлорофилла в воде была выше на 1 мг/м^3, что близко к его содержанию в евтрофных водах (Angot, 1968). Установлено влияние взмучивания всего слоя донных осадков, обогащенного микробентосом, в зоне волнобоя на концентрацию хлорофилла в водах рифа (Walker, 1981).

Как уже отмечалось выше, величины первичной продукции и биомассы фитопланктона сильно варьируют в разных зонах одного и того же рифа. В большинстве случаев самые низкие величины биомассы и продукции фитопланктона характерны для мелководных зон рифа и особенно для риф-флета, где вода, проходя над рифом во время приливов и отливов, находится в наибольшем контакте с донным населением рифа. Причину убыли фитопланктона на мелководных участках флета следует видеть в его выедании донными фильтраторами рифа (Glynn, 1973a). К тому же клетки диатомей, таких, как Nitzschia delicatissima или ветвистные клетки Chaetoceros, могут травмироваться в турбулентных водах рифа, особенно при столкновениях с твердой поверхностью рифа и с частицами взвеси. В водах же приглубых частей лагуны или за внешним краем рифа, где контакт вод с рифом уменьшается, происходит интенсификация развития фитопланктона за счет отдачи части биогенов в оду донными сообществами рифа.

По количественным показателям его биомассы и продукции, по концентрации хлорофилла фитопланктон в зоне рифа богаче, чем в окружающих водах открытого океана (Michel, 1969; Сорокин, 1971; Ricard, 1976; Sournia, Ricard, 1976a). На рис. 6.3 была представлена типичная картина изменения первичной продукции фитопланктона на разрезах от рифа Херон (Б. барьерный риф) в открытый океан. Уже на расстоянии 6–9 км она убывает более чем на порядок величин.

Прозрачность вод по белому диску в приглубых участках рифов обычно достаточно

Таблица 6.11

Концентрация хлорофилла "а" (*Ch*) и суточное ассимиляционное число (*P/Ch*) в воде лагун атоллов и барьерных рифов

Название атоллов (их местоположение)	*Ch*, мг/м^3	*P/Ch*, мг С/мг хлорофилла	Литературный источник
Атоллы:			
Такапото (острова Туамоту)	0,26–0,77	20–50	Sournia, Ricard, 1976
Фаннинг (острова Лау)	0,23–0,63	30	Gordon et al., 1971
Кантон (острова Феникс)	0,8	–	Smith, Jokiel, 1975
Бикини (Маршалловы острова)	0,16–0,60	–	Marschall, 1965
Эниветок (там же)	0,08–0,4	–	Marschall, 1965
Рифы:			
Тиаура, о-в Муреа (острова Общества)	0,03–0,08	140–200	Sournia, Ricard, 1976; Ricard, 1977
Ваирао (о-в Таити)	0,0–0,09	140–230	Ricard, 1977
Фааа (о-в Таити)	0,12–0,17	250–400	Там же
О-в Оаху (Гавайи)	0,05–0,08	–	Gilmartin, Relevante, 1974; Doty, Oguri, 1961
Океанические воды в районе островов Таити и Муреа	0,03–0,05	160–220	Ricard, 1976, 1977
О-в Лакеба (острова Лау)	0,08–0,11	100–190	Griffiths, 1976
О-в Лизард (Б. барьерный риф)	0,13–0,20	60–130	Angot, 1968
Залив д'Амбаро, о-в Носи Бе (Мадагаскар)	0,16–1,20	25–160	Там же
Там же, океанские воды над глубинами 2000 м	0,05–0,35	10–80	Forsbergh, Broenkov, 1965
Риф Лаурель (Пуэрто-Рико)	0,1–0,95	–	Glynn, 1973a
Рифы Ла Паркуэра (там же)	0,2–1,86	50–160	Gonzales, 1965; Burkholder et al., 1967
Б. барьерный риф (лагуна у г. Таунсвиль)	0,05–2,5	20–140	Relevante, Gilmartin, 1982

велика и составляет в среднем 10–15 м, хотя в отдельных случаях она может быть меньше (5 м на атолле Кантон) и больше 30 м (атолл Маджуро). Таким образом, фотосинтез фитопланктона практически не лимитируется светом во всей их толще. На рис. 6.11 приводятся типичные кривые ослабления падающей радиации в водах некоторых рифов Индийского океана со средней прозрачностью (10–18). Как видно из этого рисунка, фитопланктон может испытать некоторый недостаток света лишь у самого дна лагуны.

Примеры сезонной изменчивости фитопланктона представлена на рис. 6.9, 6.12, 6.13. Они показывают, что в разные сезоны года не только меняется его состав (см. 6.2.1), но происходят изменения его биомассы и функциональной активности. Колебания величин первичной продукции фитопланктона и концентрации хлорофилла на рифах в течение сезона достигали порядка величин (Angot, 1968; Sournia, 1972). При этом даже в лагуне атолла Такапото, расположенного в районе олиготрофных вод, концентрация хлорофилла в период сезонного максимума достигала уровня, характерного для мезотрофных вод (Sournia, Ricard, 1976). В водах барьерного и берегового рифов его концентрация была близка к 1 мг/м^3, что соответствует его содержанию в евтрофных водах, а биомасса фитопланктона в зоне рифов у о-ва Носи Бе превышала 3 г/м^3. Значительные сезонные колебания концентрации хлорофилла в воде (от 0,13 до 0,5–2,5 мг/м^3) были отмечены в лагуне Б. барьерного рифа Австралии у г. Таунсвиль (Sammarco, Crenshaw, 1984). Максимум был отмечен в летне-осенние месяцы с декабря по апрель. Он совпадал с периодом дождей и увеличением поверхности стока (рис. 6.14). В этот период в водах лагуны отмечалось интенсивное раз-

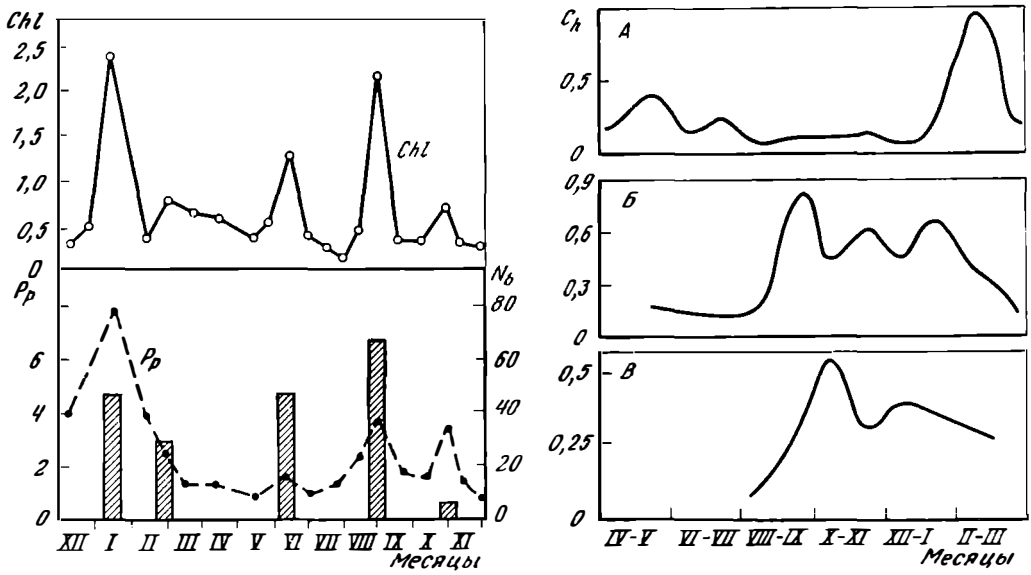


Рис. 6.12. Сезонные изменения развития фитопланктона в водах лагуны Б. барьерного рифа у г. Таунсвиля (Relevante, Gilmartin, 1982)

Chl – хлорофилл, мг/м³, P_p – первичная продукция, мг С/м³ в сутки. N_B (столбики) – число синезеленых водорослей Trichodesmium (10^3 нитей/л)

Рис. 6.13. Сезонные изменения содержания хлорофилла (C_h мг/м³) в водах коралловых рифов (Angot, 1968; Glynn, 1973; Sournia, Ricard, 1976)

А – у о-ва Носи-Бе (Мадагаскар), *Б* – риф Лаурель (Пуэрто-Рико), *В* – лагуна атолла Такапото (острова Туамоту)

витие фитопланктона, значительную долю которого составляли синезеленые водоросли Trichodesmium (Relevante et al., 1982). Стимулирующее влияние речного стока на развитие фитопланктона отмечено и для вод рифов у Новой Каледонии (Binet, 1984). Представленные данные указывают на неосновательность тезиса (Parsons et al., 1977) о том, что планктонные сообщества тропических вод в отличие от умеренных находятся в состоянии некоего гомеостаза и не испытывают существенных сезонных изменений. Такие представления были, по-видимому, следствием недостатка соответствующих сезонных циклов наблюдений в тропических водах (Sournia, 1969). Причина сезонных максимумов в развитии фитопланктона прибрежных тропических вод состоит прежде всего в изменении циркуляции вод на прилегающей к рифам акватории океана, которые имеют годовую периодичность. Причем эти изменения даже в тропической зоне чаще всего имеют место в осенний и весенний периоды. Не случайно поэтому и сезонные максимумы развития фитопланктона отмечены осенью или весной.

В ходе изучения развития фитопланктона в водах рифов установлено наличие значительных суточных колебаний состава и численности его сообществ, а также его продуктивности (Milliman, Mahnken, 1972; Sournia, Ricard, 1976; Сорокин, 1979). Такие колебания имеют место и в сообществах фитопланктона открытого океана. Они вызываются там суточной периодичностью роста фитопланктона и интенсификацией выедания водорослей ночью зоопланктоном, мигрирующим из нижележащих слоев воды в эвфотическую зону. Те же причины действуют и в прибрежных водах в зоне коралловых рифов, вызывая суточную периодичность развития фитопланктона. Но в этих водах на них накладывается еще влияние суточного приливного цикла. Как показали результаты суточных наблюдений на рифах у островов Намзу, под влиянием выедания

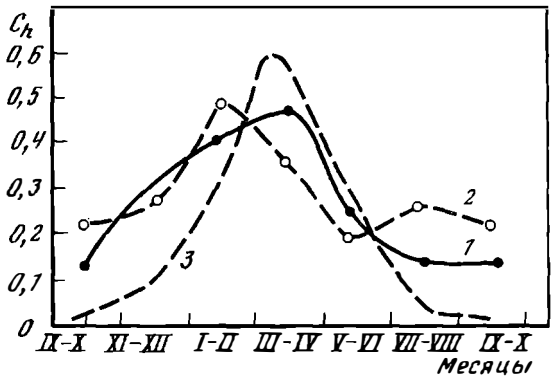


Рис. 6.14. Сезонные изменения содержания хлорофилла (C_h, мг/м³) в водах Б. барьерного рифа (Sammarco, Crenchaw, 1984)

1 – у г. Таунсвиль, *2* – в центре лагуны, *3* – сток р. Будекин (относительные величины)

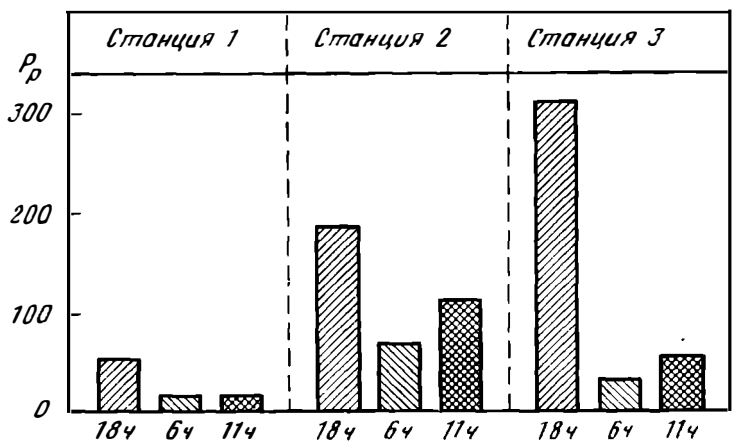


Рис. 6.15. Суточные изменения первичной продукции фитопланктона (P_p, мг С/м³ в сутки) на разрезе через южный окаймляющий риф у о-ва Чуонг (острова Намзу, Сиамский залив)

Станции: *1* – риф-флет, глубина 1 м; *2* – край рифа, 4 м; *3* – в 100 м от края рифа в водах пролива, 18 м; цифры под столбиками – часы времени суток

мигрирующего ночью в толщу воды фитопланктона зоопланктоном рифа суточная его продукция ранним утром снижается на порядок величин. Однако уже к 11 ч популяция фитопланктона в значительной степени восстанавливается, особенно у края рифа, где фитопланктон интенсивно размножается (рис. 6.15).

Каковы же причины возрастания биомассы и продукции фитопланктона в рифовых водах по сравнению с окружающими водами открытого океана? Вопрос этот достаточно сложен, особенно ввиду того, что такое возрастание имеет место при очень низких абсолютных концентрациях биогенов, мало отличающихся от таковых в открытом океане, а также в условиях необычайно интенсивной эксплуатации сообществ фитопланктона фильтрирующей фауной рифа. Высказанные по данному поводу мнения весьма противоречивы (Sournia, Ricard, 1976; Sournia, 1976б; Salvat 1982). Большая часть авторов в качестве основной причины указывают на так называемый островной эффект ("island mass effect"). Этот эффект заключается в обогащении биогенными элементами вод прибрежной зоны у островов за счет взаимодействия их массы с набегающим потоком океанских течений, в результате чего возникает подъем глубинных вод к поверхности. Эффект обогащения неритической зоны у островов, распо-

ложенных в стрежне пассатных течений, таких, как, например, Маркизские острова (Sournia, 1976в). Б. барьерный риф (Gilmartin, Relevante, 1974), Гавайи (Doty, Capurro, 1959), Сейшельские острова (наши наблюдения), несомненно, имеет место. Под его воздействием первичная продукция в неритической зоне у таких островов бывает достаточно высокой, что влияет на уровень продуктивности и самих рифовых вод. Однако и в этих условиях продукция и биомасса фитопланктона в водах лагун рифов обычно выше, чем в прилегающих к ним и находящихся с ними в состоянии интенсивного обмена водах неритической зоны (Marshall, 1965; Michel, 1969; Sournia, Ricard, 1976, 1976а; Thompson, Golding, 1982). В свете этих данных можно сделать вывод о том, что основная причина повышенной продуктивности фитопланктона в рифовых водах состоит в постоянной отдаче в толщу воды донными и планктонными гетеротрофами биогенных элементов (прежде всего азота, фосфора), которые образуются в результате процессов деструкции органического вещества, протекающих на рифах с большой силой. В то же время ввиду очень высокой скорости оборота биогенов в толще воды рифов далеко не всегда можно зарегистрировать прирост абсолютных концентраций солевых биогенов в водах в зоне рифа по сравнению с прилегающими водами океана (рис. 5.1.).

6.3. ЗООПЛАНКТОН В ВОДАХ КОРАЛЛОВЫХ РИФОВ

Первое фундаментальное исследование вод коралловых рифов было выполнено Крамером на рифах островов Самоа еще в 1893 г. Его результаты были обобщены в монографии (Kramer, 1897), полузабытой и редко цитируемой в настоящее время, хотя она содержит основополагающие выводы об особенностях зоопланктона рифов. Главными из них являются выводы о том, что зоопланктон рифов включает как океанские, так и эндемичные рифовые виды и что зоопланктон в зоне рифов количественно богаче, чем в окружающих водах открытого океана. Эти выводы были подтверждены исследователями, изучавшими зоопланктон атоллов Маршалловых островов, где американцы испытывали ядерные бомбы (Johnson, 1949, 1954; Bakus, 1964). Значительный вклад в изучение состава рифового зоопланктона, его количественного распределения и сезонной динамики внесли исследования, выполненные на Б. барьерном рифе (Russel, 1934; Farran, 1949), на рифах Гавайских островов (Edmondson, 1937), в лагуне островов Палау (Motoda, 1940), а позднее в лагунах тихоокеанских атоллов Муруроа и Рангироа (Michel, 1969; Michel et al., 1972) и атоллов Индийского океана (Tranter, George, 1969, 1972). Все перечисленные исследователи пользовались для сбора зоопланктона планктонными сетями, которыми производились горизонтальные и вертикальные ловы главным образом в дневное время в приглубых участках рифа: в лагунах или с внешней стороны рифа в прилегающих водах океана. При этом многие отмечали, что такая методика учета недостаточна, поскольку значительную долю зоопланктона вод коралловых рифов составляют демерсальные и меропланктонные виды беспозвоночных и личинки рыб, которые днем прячутся в убежищах на дне, а ночью выходят в толщу воды (Renon, 1977). Поэтому дневные сетные сборы, которые легли в основу перечисленных выше работ по зоопланктону рифов, не дают полного представления ни о составе, ни о количестве зоопланктона рифов.

В ходе дальнейших исследований внимание было обращено на разработку новых методов сбора зоопланктона в разных биотопах рифа с учетом перечисленных его особенностей (Johannes et al., 1970). Важным этапом в развитии исследований зоопланктона рифов была работа Эмери (Emery, 1968). Этот автор использовал новые методы ловов зоопланктона. Им были применены ловы (в том числе ночные) сеткой, которая протягивалась аквалангистом над дном, а также сборы зоопланктона между кораллами или в пещерах с помощью эрлифта. Применялись и визуальные наблюдения за роением зоопланктона у дневных убежищ на дне. Использование этих приемов позво-

лило Эмире установить ряд фундаментальных фактов, касающихся состава, суточных миграций и поведения зоопланктона рифа.

Для учета демерсальных зоопланктеров, которые мигрируют ночью со дна в толщу воды, используют ловушки, которые представляют собой конус из пластика, прикрепленный к раме, устанавливаемой на дно (Porter, 1977, 1978). На горловине конуса укрепляется трубка диаметром 2–4 см, которая ведет в полиэтиленовую банку, куда и собирается поднимающийся с рифа зоопланктон. В ловчую банку иногда добавляют $MgCO_3$ в качестве наркотизирующего агента, чтобы предотвратить выедание хищниками скапливающегося в банке зоопланктона (Porter, Porter, 1977; Porter, 1978). Ловушка ставится прямо на дно (Alldredge, King, 1977; McWilliam et al., 1981) или укрепляется на некотором расстоянии от дна на якорях (Porter et al., 1977). Последние авторы на одной раме размером 2 × 2 м устанавливали одновременно 4 ловушки с базой по 1 $м^2$. Использовались также световые ловушки (Sale et al., 1976). В этом случае в верхней части конуса для привлечения мигрирующих со дна демерсальных зоопланктеров укреплялся источник света.

В целом применение ловушек открыло путь к более подробному изучению зоопланктона рифов, особенно его качественного состава (Rutzler et al., 1980). Однако при неполном прилегании ко дну ловушки могут давать сильно завышенные результаты. Для увеличения репрезентативности ловов в дно врезают квадратную рамку из согнутого листа с острыми краями, а к ней уже плотно крепится рамка самой ловушки (Hobson, Chess, 1979). В другом случае к краям рамки крепится нечто вроде "юбки" из полиэтиленовой пленки, с помощью которой уплотняется контакт краев ловушки с дном в его неровных местах (Alldredge, King, 1980). Мы собирали количественные пробы зоопланктона на рифе путем процеживания через планктонную сетку с плотным газом № 76 с ячеей 50 мкм 100–200 л воды, черпаемой ведром. При таком способе учета потери фауны за счет избегания орудия лова минимальны.

Значительным пробелом в наших представлениях о зоопланктоне коралловых рифов является недостаток сведений о микрозоопланктоне, который включает планктонных животных с размером до 0,2 мм. В их составе: ранние личиночные стадии копепод (науплиусы) с размерами 40–60 мкм, модель аппендикулярий с размерами 50–200 мкм, а также разнообразные простейшие – инфузории с размерами 20–150 мкм, зоофлагелляты с размерами 2–15 мкм, а также мелкие радиолярии и фораминиферы. Количественно с помощью обычных сетей они не ловятся. Для их учета необходимо применение специальных методов, которые были разработаны относительно недавно (Сорокин, 1982). Для учета разных групп микрозоопланктона применяются разные методы. Многоклеточный (личиночный) микрозоопланктон можно учитывать в пробах, сконцентрированных на ядерных фильтрах типа "Нуклепор" с порами 1–2 мкм. Численность простейших и зоофлагеллят учитывают, микроскопируя свежевзятые пробы воды в камерах типа пенала (Сорокин, 1980) или с применением эпифлуоресцентной микроскопии на ядерных фильтрах (Sherr, Sherr, 1983).

6.3.1. СОСТАВ ЗООПЛАНКТОНА РИФА

В соответствии с современными представлениями, зоопланктон рифа имеет свои особенности, отличаясь от зоопланктона омывающих рифы вод открытого океана по составу, важным чертам поведения, а также по своему обилию (Emery, 1968, Sale et al., 1976; Renon, 1977, Porter, Porter, 1977; Binet, 1984). Рифовый зоопланктон является полноценным компонентом экосистемы кораллового рифа, который приспособлен к жизни в биотопах рифа и включен в систему ее трофических и информативных связей. Главная особенность зоопланктона рифа, которая отличает его от сообщества зоопланктона пелагиали окружающих риф вод океана, заключается в том, что в его составе преобладают формы, жизнь которых так или иначе связана с донными биотопами. В их числе есть представители голопланктонных видов (калянид, мизид, амфипод, сагитт),

которые постоянно находятся в толще воды, но днем держатся чаще всего у дна в виде роев или мелких стай вблизи возможных убежищ (Emery, 1968; von Hentig, 1971). Поэтому их численность в ночных ловах планктонной сетью в несколько раз выше, чем в дневных (Renon, 1977; см. рис. 6.8). Однако основную массу крупных зоопланктеров рифа, связанных с дном, формируют виды демерсального зоопланктона. В эту группу входят беспозвоночные (преимущественно ракообразные), которые часть своей жизни (в основном дневные часы) во взрослом состоянии проводят в субстрате дна или на его поверхности. Днем они прячутся от выедания на дне, а ночью выходят питаться в толщу воды. Среди этих демерсальных зоопланктеров можно выделить бенто-планктонные их виды, которые поднимаются в толщу воды только на короткое время и плавают у самого дна. Эти животные не питаются в толще воды, а поднимаются в нее только для размножения или в целях расселения на новый субстрат. Истинно демерсальные виды, такие, как многие амфиподы, декаподы, мизиды, полихеты, кумовые раки, креветки, многие копеподы, проводят в толще воды значительную часть ночи, а иногда выходят в толщу воды даже днем (Alldredge, King, 1980). Важная группа зоопланктеров рифа, связанных с дном, представлена меропланктоном. В его состав входят виды донных беспозвоночных, которые часть своего жизненного цикла, как правило личиночные стадии развития, проводят в толще воды и питаются, как планктонные животные. Типичными их представителями являются личинки моллюсков (велигеры), крабов (зоеа), иглокожих (эхинокардиумы, эхиноплютеусы, бипиннарии), полихет (трохофоры), кораллов (планулы), а также планктонные стадии гидроидов (гидромедузы).

В литературе по зоопланктону коралловых рифов эти достаточно четко ограниченные типы планктеров многие авторы часто путают между собой. Следствием этого может оказаться и неверная трактовка получаемых результатов. Особенно часто смешивают понятия демерсального планктона и меропланктона. Так, Портер (Porter, 1974) и Портер и Портер (Porter, Porter, 1977) всех донных беспозвоночных, которые в ночное время поднимаются в толщу воды и улавливаются ловушкой, относят к демерсальному зоопланктону. Сюда попадает и личиночный меропланктон и прилавливаемый ловушкой голопланктон (особенно копеподы и голопланктонные мизиды). Другие авторы (Ricard et al., 1979) называют меропланктоном всех планктеров, которые прячутся днем в субстрате дна или на его поверхности. Такое смешение понятий и особенно отнесение к меропланктону или к демерсальному планктону всего зоопланктона, улавливаемого донными ловушками (Porter et al., 1977; Alldredge, King, 1977), может затруднить оценки трофических взаимоотношений сообществ рифа и океана.

Общее число видов, регистрируемое в составе рифового планктона, варьирует у разных авторов в зависимости от применяемых орудий лова. Дневные ловы сеткой в приглубых местах рифа, особенно в зонах достаточно интенсивного водообмена с океаном, недоучитывают локальную фауну рифа, особенно демерсальные и меропланктонные ее компоненты, а учитывают в значительной степени голопланктонные виды океанского зоопланктона, приносимого на риф извне (Johnson, 1954; Gerber, Marshall, 1975; Moore, Sander, 1976; Ferraris, 1982; Goswami, 1983). При такой методике сбора число видов зоопланктона, обнаруживаемое в водах лагун, бывает близким к 100–120. При использовании ночных ловов это число значительно возрастает за счет видов, мигрирующих ночью со дна (табл. 6.12, 6.13). Оно достигает максимума (до 260 видов) при использовании ловушек (Sale et al., 1976; Mc William et al., 1981). Хотя даже ловы сетью уже выявляют заметное отличие состава лагунного зоопланктона от зоопланктона океана благодаря обогащению его фауны демерсальными видами (табл. 6.14, 6.15), значительные вариации состава зоопланктона получаются при использовании световых ловушек или ловов с использованием отсасывания зоопланктеров, привлекаемых ночью светом (Emery, 1988). В таких пробах, например, вместо обычного доминирования копепод преобладают личинки крабов, амфиподы, стоматоподы, полихеты, кумовые рачки, мизиды. Такое же доминирование демерсальных форм зоопланктона, а также мизид и амфипод в зоопланктоне рифа было установлено нами при использовании ночных

Таблица 6.12

Численность основных групп зоопланктона в водах лагуны атолла Бикини и в окружающих его водах открытого океана по усредненным данным результатов ловов сетью Кларка–Бампуса (*по*: Johnson, 1949)

Зоопланктеры	Численность, экз/м³		
	Океан, наветренная сторона	Лагуна	Океан, подветренная сторона
Копеподы	32,8	66,3	45,2
Аппендикулярии	1,8	25,2	14,4
Сагитты	1,3	7,5	1,8
Личинки декапод	0,2	4,4	3,0
Зоса крабов	0,2	3,3	0,9
Птероподы	0,04	11,3	1,3
Фораминифера Tretomphalus	0,03	200,0	50,0
Фораминифера Globigerina	2,7	5,0	7,3
Личинки рыб	0,04	0,6	0,3

Таблица 6.13

Численность отдельных групп зоопланктона в толще воды лагуны атолла Такапото в дневное и ночное время (данные: Renon, 1979)

Тип зоопланктеров	Зоопланктеры	Численность, экз./м³	
		Днем	Ночью
Голопланктон	Копеподы	91	1460
	Аппендикулярии	4	54
	Хетогнаты	0,6	32
	Амфиподы	0	26
	Остракоды	0,3	23
	Весь голопланктон	96	1600
Меропланктон и демерсальный планктон	Декаподы	0,7	43
	Велигеры	10	24
	Фораминиферы	4	7
	Личинки рыб	0,3	10
	Весь меро- и демерсальный планктон	14	84

его ловов путем процеживания 150 л воды через планктонную сетку (табл. 6.15–6.18). Сейл и др. (Sale et al., 1976), пользуясь световой ловушкой для сборов зоопланктона в воде над рифами, идентифицировали в собранных пробах 106 видов (табл. 6.19). При этом преобладающее их число (66 видов) встречалось только в воде над рифом и отсутствовало в пробах, полученных в прилегающих водах открытого моря. Остальные виды были общими для зоопланктона рифа и для вод открытого моря.

Состав фауны зоопланктона (табл. 6.20; рис. 6.16, 6.17) значительно варьирует при его сборах над разными биотопами рифа (von Hentig, 1971; Sale et al., 1976; Alldredge, King, 1977; Porter et al., 1977; Mc William et al., 1981; Birkeland, Smalley, 1981), а также в разных зонах лагуны (Sammarco, Crenshaw, 1984; см. табл. 6.18, 6.19 и рис. 6.16, 6.17). Это и неудивительно, поскольку разные виды рифового зоопланктона, включая многие голопланктонные виды, выбирают в качестве дневного убежища разные типы донного субстрата (Emery, 1968; von Hentig, 1971).

Среди голопланктонных форм зоопланктона рифовых вод, так же как и среди

Таблица 6.14

Демерсальные зоопланктеры, пойманные ловушкой Хобсона и Чесса в дневное и ночное время у дна атоллов Кюре и Мидуэй (по: Hobson, Chess, 1979)

Организмы (названия доминирующих особей)	Число организмов на 1 лов (среднее по 7 ловам)		Организмы (названия доминирующих особей)	Число организмов на 1 лов (среднее по 7 ловам)	
	Днем	Ночью		Днем	Ночью
Фораминиферы (Tretomphalus)	3	19	Амфиподы гаммариды (Aoroides,	0	40
Полихеты (Polyophthalmus)	0,5	7	Dexaminoides)		
Гастроподы (Prosobranchia)	0,1	7	Каридей (Decapoda) личинки,	0	88
Каляниды (Paramisophria)	0	18	молодь		
Гарпактициды (Peltidiilae)	0	31	Зоеа (личинки Reptania)	0	17
Танаиды (Leptochelia)	0	12	Хетогнаты (Spadella gaetanoi)	0	6
Изоподы (Cirolana, Munna)	0	3	Молодь крабов (мегалопы)	0	7

Таблица 6.15

Состав зоопланктона в водах лагуны атолла Моруроа и в окружающих его водах открытого океана по усредненным данным сетных ловов (по: Michel, 1969)

Тип зоопланктеров	Зоопланктеры	Численность, экз/м^3		N_1/N_2
		В лагуне (N_1)	В океане (N_2)	
Голопланктон	Сифонофоры	0	0,7	0
	Эвфаузииды и амфиподы	0,1	0,7	0,1
	Копеподы	52,5	17,9	2,9
	Личинки ракообразных	7,0	2,0	3,5
	Медузы и гребневики	2,1	0,05	42,0
	Хетогнаты	23,0	0,7	32,8
	Аппендикулярии	4,8	0,1	48,0
Мероплактон	Личинки аннелид	0,36	0,26	1,4
	Зоеа крабов	0,7	0,1	7,0
	Велигеры моллюсков	1,7	0,2	8,5

зоопланктона открытого океана, доминирующими по численности обычно бывают каляноидные и циклопоидные копеподы и их личиночные стадии-науплиусы и копеподиты (см. табл. 6.13, 6.15, 6.18, 6.19). Значительную численность дают и другие планктонные ракообразные: кладоцеры, амфиподы, мизиды, гарпактициды, остракоды (Renon, 1977). Многочисленными в составе голопланктона рифа бывают хетогнаты, птероподы, а также аппендикулярии и их модель (см. табл. 6.17, 6.18). В лагуне барьерного рифа у о-ва Новая Каледония копеподы играют подчиненную роль в составе зоопланктона (Champalbert, 1981). В составе голопланктона лагун многочисленны кладоцеры и аппендикулярии. Многочисленны также гипонейстонные копеподы понтеллиды. Важным компонентом голопланктона рифов является микрозоопланктон: инфузории, зоовлагелляты, мелкие науплиусы копепод, но в рифовых водах до недавнего времени он практически не изучался (см. 6.3.4). В табл. 6.21 представлен список основных таксонов голопланктона вод коралловых рифов по результатам обработки сетных проб. Из табл. 6.21 видно, что главное место по видовому разнообразию в составе голопланктона рифов занимают каляноидные копеподы. Весьма

Таблица 6.16.

Распределение биомассы сетного зоопланктона и численность его основных групп на разрезе у о-ва Чуонг (полигон "Намзу") в разное время суток

Время съемки	№ станции	Местоположение станций на разрезе	Глубина, м	Численность основных групп зоопланктона, экз./м³					
				Copepoda	Ostracoda	Mysida	Zoea	Polychaeta	Sagitta
Днем	1	Над живым рифом	1	190	0	20	0	0	0
(16 ч –	2	У края рифа	4	80	0	10	0	0	0
16 ч	3	В 80 м от края рифа	10	120	0	10	0	0	0
30 м)	4	В 300 м от рифа	15	850	0	0	0	20	10
Ночью	1	Над живым рифом	1	1700	510	750	20	30	20
(21 ч –	2	У края рифа	4	1360	150	960	50	5	120
22 ч)	3	В 50 м от края рифа	6	4500	0	550	80	20	60
	3а	В 80 м от края рифа	10	3100	0	160	20	50	60
	4	В 300 м от края рифа	13	4200	0	70	50	80	120
	5	У судна	16	4300	0	80	60	20	60

Таблица 6.17

Изменение численности отдельных групп зоопланктеров в разное время суток на разрезе через северный риф у о-ва Коэтиви (ст. 1 – в 30 м от берега над песчаным дном, глубина 2 м; ст. 2 – в 60 м от берега над патч-рифом, глубина 4 м; ст. 3 – в 250 м от берега над патч-рифом, глубина 6 м)

Время отбора проб	№ станции	Численность зоопланктеров, экз./м³						Биомасса, мг/м³
		Копеподы	Эвфаузииды и мизиды	Зона крабов	Полихеты	Велигеры	Яйца рыб и прочие	
11 ч	1	24	0	0	0	8	16	50
	2	24	0	0	0	16	8	20
	3	16	0	8	8	24	16	40
22 ч	1	190	700	300	22	130	60	1820
	2	220	1290	840	65	1150	40	1650
	3	120	980	380	15	240	110	2800
5 ч	1	150	900	600	8	40	16	1510
	2	100	240	24	16	115	80	290
	3	65	190	90	16	80	32	260

разнообразны также циклопоидные копеподы, гарпактициды и более крупные представители планктонных раков–мизиды и амфиподы. При этом большая часть видов представленных в голопланктоне рифов входит в состав зоопланктона окружающих вод открытого океана (Goswami, 1983). Однако из этого не следует, что зоопланктон рифа является частью зоопланктона океана, который транспортируется ими на риф. Несмотря на присутствие большого числа океанских видов в его составе, зоопланктон рифа, как отмечалось выше, образует вполне обособленное сообщество, которое является частью экосистемы рифа и участвует в системе ее трофических отношений. Обособленность сообщества зоопланктона рифа, включая входящий в его состав голопланктон, следует уже из того, что численность тех же океанских видов в водах рифов в несколько раз, а иногда и на порядок величин

Таблица 6.18

Биомасса и групповой состав мезозоопланктона в водах атолла Херон в ночное время; (обозначения: фракции зоопланктона: Н – голопланктон, D – демерсальный планктон, М – меропланктон; таксономические группы: Cop. – копеподы, Harp. – гарпактициды, Mys. – мизиды, Gam. – гаммариды, Decl. и Mysl. – личинки декапод и мизид, Ap. – аппендикулярии, Ch. – хетогнаты, Si. – сифонофоры; биотопы: н.ф. – наветренный флет, п.ф. – подветренный флет, п.р. – патч-рифы, к.р. – край внешнего рифа, м.л. – мелководная лагуна, о.м. – открытое море в 300 м от края рифа)

Время отбора проб, фаза прилива	Местоположение станций (биотоп)	Фракционный состав, %	Доминирующие таксономические группы	Биомасса, мг/м^3
9 сентября,	п.ф.	H > 90	Cop. Ch. Ap.	189
20 ч – 22 ч,	п.ф.	H – 100	Ap. Si. Cop.	400
середина	п.ф.	H > 90	Cop. Ap. Si.	223
прилива	п.ф.	H > 90	Cop. Ap	500
	н.ф.	H – 80%, D – 20	Ap. Cop.	138
	м.л.	H > 90	Cop. Ap.	124
	о.м.	H–100	Ch. Cop. Ap.	835
25 сентября,	н.ф.	M ~ 100	Decl. Harp.	1150
22 ч – 23 ч,	п.р.	M ~ 100	Decl. Gam. Mys.	312
середина	п.р.	M ~ 100	То же	358
прилива	п.р.	M–80, H–20	Decl. Gam. Mys. Cop.	253
	п.ф.	M–70, H–30	Decl. Mysl. Cop.	72
5 октября,	о.м.	H > 90	Cop. Ch.	490
19 ч – 20 ч,	п.ф.	H > 90	Cop. Decl.	240
полный	п.р.	H–70, D–30	Cop. Decl.	116
прилив	п.р.	H–50, D–50	Decl, Gam. Mys. Cop.	266

Таблица 6.19

Роль отдельных массовых таксонов копепод в формировании их фауны в составе зоопланктона вод над разными участками рифа о-ва Херон и в проливе вне рифа по результатам анализа ночных ловов с помощью световых ловушек (по: Sale et al., 1976)

Местоположение станций	Доминирующие виды копепод	Таксон (порядок)	Процент от суммарной численности копепод
В проливе вне рифа в	Eucalanus crassus	Calanoida	31
300 м от его края	Undinula vulgaris	Calanoida	13
	Acartia sp. "g"	Calanoida	9
	Сумма трех видов		53
Над внешним склоном	Calanopia elliptica	Calanoida	35
рифа	Thaumaleus sp.	Monstrilloida	12
	Acartia sp. "g"	Calanoida	8
	Сумма трех видов		55
В лагуне	Thaumaleus sp.	Monstrilloida	36
	Oncea sp. "F"	Cyclopoida	10
	Calanopia elliptica	Calanoida	9
	Сумма трех видов		55

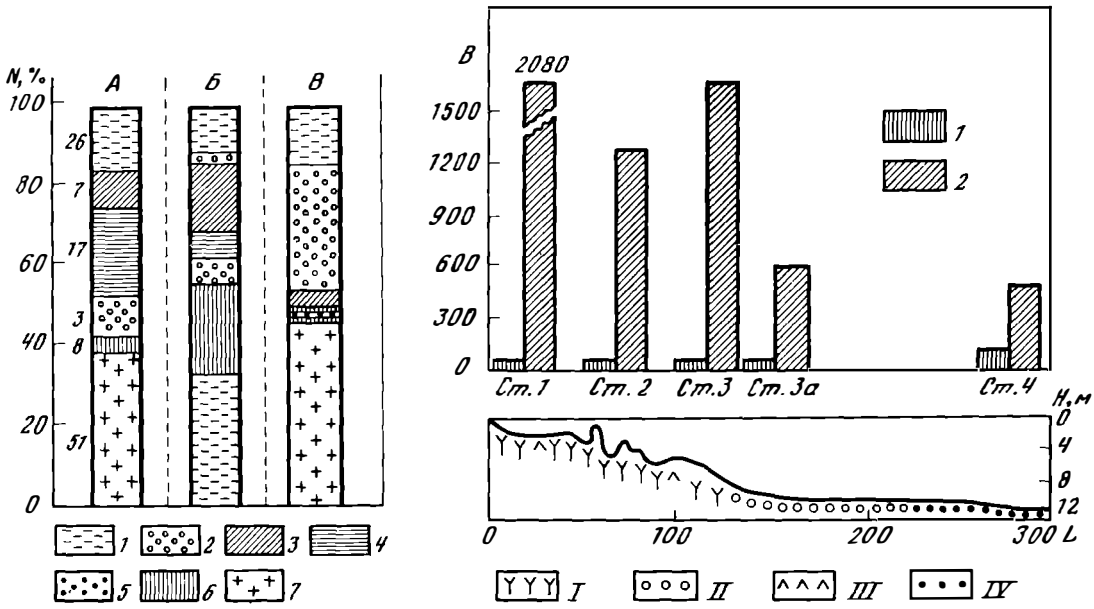


Рис. 6.16. Таксономический состав зоопланктона, пойманного световыми ловушками, установленными над разными биотопами рифа у атолла Херон (Sale et al., 1976)

А – у дна лагуны, *Б* – склон внешнего рифа, *В* – в 300 м от края рифа в проливе; группы зоопланктона

1 – смесь редких видов, *2* – личинки декапод, *3* – амфиподы, *4* – изоподы, *5* – кумовые (молодь), *6* – копеподы, *7* – N – доля отдельных групп в % от общей численности в улове; цифры у столбика – число видов данной группы в улове

Рис. 6.17. Биомасса зоопланктона *B* (в мг/м³) в дневных (*1*) и в ночных (*2*) ловах в воде над северным рифом у о-ва Чуонг (о-ва Намзу)

Положение станций – см. на схеме профиля рифа; обозначения биотопов на схеме: I – живые кораллы, II – обломочный материал, III – скальный флет, IV – коралловый песок; *L* – расстояние от берега, м, *H* – глубина, м

и более выше, чем в окружающей риф пелагиали океана (см. табл. 6.15). Из этого следует, что голопланктон вод рифа воспроизводится в пределах экосистемы рифа за счет ее энергетических ресурсов, а не заносится пассивно из океана. Наоборот, вода, уходящая с рифа в океан на его подветренной стороне, заметно обогащает зоопланктоном сами океанские воды (Johnson, 1949). В районах, где прибрежные воды богаты зоопланктоном, в ночное время с приливными течениями в зону рифа с окружающей акватории поступает в большом количестве голопланктон, который довольно быстро выедается донным сообществом рифа (см. табл. 6.18).

Существенно, что в условиях рифа океанские воды зоопланктона, например акарции, оитоны, начинают вести себя как другие компоненты типично рифового зоопланктона. В дневное время подавляющее большинство океанских видов голопланктона рифовых вод, как и весь остальной зоопланктон рифа, мигрирует ко дну, избегая выедания. При этом мигрируют не только быстро плавающие ракообразные и хетогнаты, но и медленно плавающие виды, такие, как аппендикулярии (см. табл. 6.13, 6.14, рис. 6.18). Многие представители голопланктона, включая океанские виды, ищут специфические убежища на дне и используют для этого неровности рельефа, колонии донных животных или образуют днем рои у дна (Emery, 1968; von Hentig, 1971; Hamner, Carleton, 1979).

Обособленные сообщества с преобладанием голопланктонных видов копепод могут образовываться даже в пределах одной и той же крупной лагуны в разных ее

Таблица 6.20

Биомасса (*B*) зоопланктона, пойманного ловушками, установленными над разными участками дна барьерного рифа Бохол (Филиппины) в разное время суток (данные: Porter et al., 1977)

Субстрат дна	*B*, г/м² за час		*B*, г/м² за сутки лова
	день (10 ч – 16 ч)	ночь (16 ч – 10 ч)	
Ветвистые кораллы	0,14	0,68	13,1
Плоские кораллы	0,09	0,41	7,9
Обломочный материал	0,08	0,24	6,7
Песок	0,05	0,21	4,1

Таблица 6.21

Список основных таксонов представителей голопланктона, встречающихся в пробах зоопланктона коралловых рифов, полученных с помощью ловов планктонными сетями (по: Emery, 1968; Johnson, 1949; 1954; Glynn, 1973a; Moore, Sander, 1976; Goswami, 1983; Binet, 1984)

Копеподы-каляниды
Acartia spinata, A. negligens, A. lilljeborgii, A. tonsa, A. fossae, A. hamata, A. australis, A. bispinosa, Undinila vulgaris, Paracalanus parvus, P. crassirostris, P. aculeatus, Pseudocyclops rostratus, Calocalanus parvus, Canthocalanus pauper, Clausicalanus arcuicornis, C. navonicornis, Calanopia elliptica, C. americana, C. minor, Centropages violaceus, C. orsinii, C. furcatus, Euchaeta marina, E. rimana, Lucicutia ovalis, Labidocera acutitrons, Nannocalanus robuster, N. minor, Temora stylifera, T. turbinata, T. discaudata, Candacia pachydactyla, C. catula, Clausicalanus furcatus, Eucalanus monachus.

Копеподы-циклопоиды
Oithona nana, O. simplex, O. oculata, O. psendofrigida, O. setigera, Coricaeus amazonicus, C. flacus, C. catus, C. subtilis, C. limbatus, C. tenuis, Farranula gracilis, F. carinata, Scolecetridentata, Sapphirina angusta, Oncaea venusta, O. mediterranea, Sapphirina opalina.

Копеподы-гарпактициды
Metis sp., Euterpina acutiformis, Macrosetella gracilis, Microsetella rosea, Miracia efferata, Harpacticus gurneyii, Dactylopsis maldiviensis

Мизиды
Monstrilla sp., Thaumaleus sp.

Амфиподы
Mysidium gracile, M. integrum, M. columbiae, Halichoeres bifittatum, Thalassosoma bifasciatum, Synopia ultramarina, Hyperietta vosseleri, Hypenia atlantica, Eupronoe sp., Lestrigonus bengalensis, Brachyscelsus crusculum

Кладоцеры
Penilia avirostris, Evadne tergestina, Podon sp.

Сагитты
Sagitta oceania, S. enflata, S. hospida, S. serratodentata, S. padella

Сальпы
Doliolium sp., Thalia sp, Salpa sp.

Аппендикулярии
Oicopleura dioica, O. longicauda, O. fusiformis, Fritillaria sp.

Сифонофоры
Abylopsis sp., Diphyes sp., Chelophyes sp.

участках, отличающихся условиями среды. Так, путем математической обработки данных о составе зоопланктона в разных участках лагуны Б. барьерного рифа у г. Таунсвиль было доказано наличие в ней двух четко различимых сообществ зоопланктона. При этом локализация этих двух сообществ в пределах лагуны и их появление во времени в значительной степени зависят от объема речного стока, попадающего в лагуну (Sammarco, Crenshaw, 1984).

Как уже отмечалось выше, характерной особенностью сообществ рифового зоопланктона является присутствие в нем, а часто и преобладание по биомассе (и реже по численности) демерсальных видов, которые появляются в составе зоопланктона рифа преимущественно ночью (см. табл. 6.15–6.18). Днем они уходят в субстрат рыхлого грунта или на поверхность, а также прячутся в колониях горгонарий, в макро-

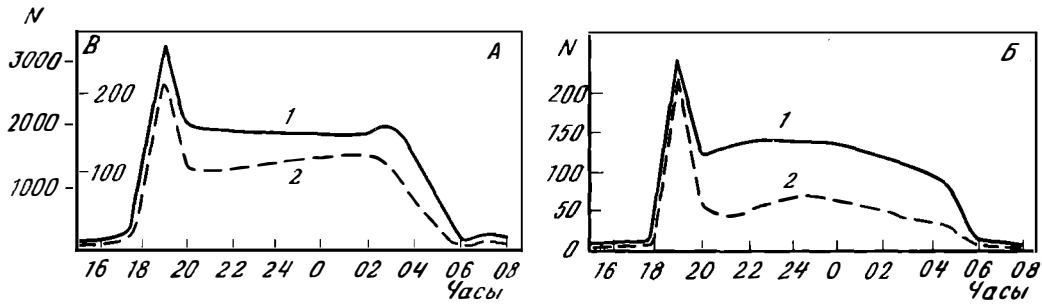


Рис. 6.18. Численность (N, экз/м³) и биомасса (*B*, мг/м³) зоопланктона в лагуне атолла Такапото (Туамоту) в разное время суток (Renon, 1977)

А – весь зоопланктон, *Б* – массовые голопланктеры Acarthia fossae (*1*) и Sagitta oceania (*2*)

фитах и перифитонных обрастаниях скального грунта. Но главным их убежищем на рифе служат пористый известняк скальной поверхности флета и обломочный материал, который в большом количестве всегда присутствует в его донных биотопах (см. табл. 6.20, рис. 6.17). Вследствие миграции со дна крупных демерсальных планктеров в толщу воды биомасса зоопланктона рифа возрастает ночью в десятки и сотни раз. Во много раз возрастает и его численность (см. табл. 6.13, 6.14). В составе демерсального зоопланктона коралловых рифов доминирующее положение как по числу видов, так и по численности занимают различные ракообразные, и прежде всего копеподы, амфиподы и мизиды (Birkeland, Smalley, 1981). Многочисленными бывают и полихеты (табл. 6.14, 6.16).

Значительную долю ночного, а также и дневного зоопланктона коралловых рифов составляют мероланктонные организмы, представленные главным образом личиночными стадиями и молодью ракообразных, моллюсков и полихет, а также личинками иглокожих, асцидий, кишечнополостных (кораллов, гидроидов). К мероланктону рифа относят и личинок рыб на ранних стадиях развития, а также икринки. Как видно из данных о суточных изменениях в составе зоопланктона рифов (табл. 6.14), мероланктон, как и демерсальный зоопланктон, днем прячется в убежищах на дне и выходит в толщу воды преимущественно в ночное время, хотя некоторые его представители, такие, как, например, личинки моллюсков велигеры, часто в большом количестве встречаются и днем в планктоне рифа (см. табл. 6.15, 6.17). В табл. 6.22 представлен список основных таксонов беспозвоночных, формирующих демерсальный зоопланктон и мероланктон вод коралловых рифов. Как уже отмечалось, доминирование тех или иных групп этих планктеров в пробах зоопланктона и сам его видовой состав находятся в большой зависимости от применявшихся орудий лова, от времени и места сборов (Alldredge, King, 1977, 1980; Hobson, Chess, 1979; Mc William et al., 1981). Поэтому у разных авторов заключения на этот счет весьма неоднозначны. Особенно это касается значения копепод как компонента демерсального зоопланктона, мигрирующего ночью в толщу воды из донного субстрата.

Заключения таких авторов, как Портер и Портер (Porter, Porter, 1977), Портер и др. (Porter et al., 1977), Олдридж и Кинг (Alldredge, King, 1977), о значительном преобладании копепод по численности над всеми другими видами демерсального зоопланктона, попадающего в ловушки, установленные на дне, явно некорректны (Hobson, Chess, 1979). Последние авторы убедительно показали, что ловушки, которые упомянутые ранее авторы использовали для учета зоопланктона, поднимающегося со дна, прилавливали в большом количестве со стороны голопланктонные копеподы и мизиды. В уловах демерсального зоопланктона, полученных с помощью усовершенствованных ловушек, конструкция которых снижала (но, по-видимому, не исключала полностью) возможность прилова, процент ко-

Таблица 6.22

Список основных таксонов демерсального зоопланктона и меропланктона коралловых рифов, встречающихся в пробах, полученных главным образом с помощью ловушек и ночных ловов зоопланктона планктонными сетями
(по: Johannes, Gerber, 1974; Emery, 1968; Alldredge, King, 1977; Sale et al., 1976; Mc William et al., 1981; и др.)

Демерсальный зоопланктон	Меропланктон
Копеподы – каляниды и циклопиды Stephos sp., Pseudodiaptomus cornutus, Lichmolgidus sp., Paramisophria sp., Cyclopina schneideri **Копеподы-гарпактициды** Peltiidium sp., Tisbe sp., Thalistridus sp., Eudactilopus striatus, представители сем. Tegasteridae **Амфиподы-гаммариды** (в планктоне встречается преимущественно молодь) Synopia variabilis, Aoroides sp. представители сем. Eusiridae, Oedocerotidae, Caprellidae, Ampeliscidae, Phoxocephalidae, Dexaminidae, Melphidippidae **Изоподы** Euridice littoralis, Munna sp., представители сем. Anthuridae, Corolana sp. молодь Gnatia sp. **Мизиды** Siriella chierchiae, Mysidium gracile **Остракоды** Conchoecia spinorostris, представители сем. Cylindroleberdinae **Эвфаузииды** E. tenera **Декаподы** Lucifer chacei **Фораминиферы** Globigerina sp., Tretomphalus sp.	**Эвфаузииды** Pseudoeuphausia latifrons (молодь) **Декаподы** Natantia sp., Raptania sp., (личинки), Lucifer sp. **Гидромедузы** Lirope sp., Aglaura, Eirene **Немертины полихеты** Syllidae, Hesionidae, Exogene sp., Armandia sp., (молодь), Serpulidae, Sabellidae, Nereidae (личинки) **Личинки и молодь** Планулы кораллов; велигеры моллюсков; молодь и личинки донных ракообразных (карид, кумовых, стоматопод, танаид, таласснид, крабов, усоногих раков), личинки асцидий, сипуикулид, немеретин, морских звезд и ежей, личинки и молодь полихет, молодь нематод

пепод составлял не 80–90, а 55–60% (см. рис. 6.16; Mc William et al., 1981; Birkeland, Smalley, 1981).

Учет зоопланктона рифа в ночных уловах световых ловушек (Sale et al., 1976) показал четкие различия в таксономическом составе копепод, обитающих в зоне рифа и в прилегающих водах открытого океана. В уловах, сделанных над патч-рифом в лагуне, доминировали не каляниды, как это обычно бывает в открытом море, а циклопиды и монстриллиды (Thaumallus sp.). Последние в водах открытого моря встречаются крайне редко. Даже над внешним склоном рифа, где должно происходить интенсивное смешение фаун зоопланктона рифа и открытого моря, доминировали виды, живущие в рифовых водах (Calanopia elliptica Thaumaleus sp.), а не обычные для вод открытого океана Eucalanus crassus и Undinula vulgaris. В пробах из ловушек, полученных на флете барьерного рифа у о-ва Муреа в зарослях макрофитов, преобладали каляниды и гарпактициды. В аналогичных пробах из биотопов лагуны атолла Такапото доминировали амфиподы и танаиды (Birkeland, Smalley, 1981).

В наших ночных уловах планктона в водах над рифами в одном случае (риф у островов Намзу) доминировали копеподы, численность которых достигала очень

высоких величин – до 4500 экз/м^3 (см. табл. 6.16). На рифе у о-ва Коэтиви в составе ночного зоопланктона доминировали крупные мероланктонные и голопланктонные виды ракообразных (мизиды, амфиподы, эвфаузииды (см. табл. 6.17). В первом случае (у островов Намэу) протяженность окаймляющих рифов была наибольшей – около 80 м. В этих условиях следовало ожидать значительного влияния богатого копеподного зоопланктона прилегающих вод Сиамского залива на состав зоопланктона рифов. Однако даже в этих условиях, несмотря на преобладание копепод на всех станциях ночного разреза у о-ва Чуонг, основную биомассу формировали рифовые виды мероланктонных и голопланктонных миэид и амфипод, численность которых у края рифа была близка к численности копепод при общей биомассе рифовых видов, более чем на порядок превышавшей биомассу последних.

6.3.2. НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ ОСНОВНЫХ ГРУПП ЗООПЛАНКТОНА РИФА

Выше уже подчеркивалось, что концентрация зоопланктона, как в приглубых участках рифовых вод в лагуне или над внешним склоном рифа, так и в мелководных участках лагуны и флета, в ночное время бывает в 10–100 раз выше, чем днем. При этом не только демерсальные организмы, способные нормально жить и питаться на поверхности дна или в его рыхлом субстрате, но и голопланктонные формы днем в большинстве своем мигрируют ко дну. Эта миграция голопланктонных форм имеет, по-видимому, единственной своей причиной избегание выедания днем активными пелагическими хищниками, преимущественно рыбами, их молодью и личинками, а также сагиттами, плотность которых в водах коралловых рифов очень высока (Vivien, 1973). Правда, некоторые рифовые рыбы способны питаться планктоном и ночью (Davis, Birdsong, 1973), но их численность относительно невелика. Аналогичные суточные миграции совершает и зоопланктон пелагиали океана. Опускаясь днем в более глубокие, малоосвещенные слои воды, он таким путем в значительной степени избегает выедания. Особенность миграции представителей голопланктона рифов состоит в том, что они не могут при этом уйти в темноту, поскольку дно в зоне рифа хорошо освещено. Поэтому, чтобы избежать выедания, они ищут на дне убежища, куда они могут заплывать при приближении хищников. Такими убежищами служат для них норы, которые роют рыбы, крабы и креветки в мягком грунте, пещеры, выемки, козырьки и промоины в скальном флете, расщелины между крупными колониями массивных кораллов или пространство между ветвями их ветвистых форм, колонии горгонарий, заросли морских трав и макрофитов, пространство между иглами морских ежей и т.п. Поскольку количество таких убежищ ограничено, отдельные виды образуют вблизи этих убежищ небольшие, но очень плотные стаи или рои, в которых численность их достигает 1000 экз./л и более.

Роение само по себе снижает вероятность выедания особей хищниками (Emery, 1968). Рои образуют не только рачки-эндемики рифовых вод, такие, как некоторые голопланктонные мизиды и гарпактициды, но и многие представители пелагических видов открытого океана. Например, пелагические копеподы Acartia spinata, Acartia tonsa, Oithona nana образуют днем плотные рои с численностью 10–100 тыс. экз. в промежутках или на "полянках" между зарослями морской травы, а также у края ее зарослей (von Hentig, 1971). Эти пелагические рачки ведут себя в роях как типичные стайные животные. Рои передвигаются как одно целое. Они поддерживают свое единство против движений воды. Если рой разогнать, через некоторое время он собирается снова у своего убежища. Acartia spinata иногда образует большие рои диаметром до 2 м в зоне патч-рифов над обломочным материалом. Отмечалось образование этим видом копепод очень крупных роев объемом в несколько десятков кубометров в пространствах продольных каналов (рвов) на внешнем склоне рифа в зоне опор ("buttress"). Плотность рачков в стаях была столь высока, что в них заметно снижалась прозрачность воды.

На внешней стороне рифа стаи образуют и другие виды пелагических копепод, например Oithona oculata и некоторые гарпактициды, такие, как Metis sp. Перечисленные выше пелагические виды копепод в стаях-роях, которые они образуют у рифа, ведут себя не как планктеры, а как стайные животные, скажем, как стайные рыбы. Ночью же эти рои рассыпаются и планктеры рассредоточиваются в толще воды. Голопланктонные мизиды, которые днем обычно образуют стаи вблизи убежищ на дне, такие обнаруживают весьма любопытные особенности своего поведения. Небольшие стаи обычной на рифах мизиды Mysidium gracile роятся вблизи скоплений морских ежей-диадем с очень длинными иглами. В случае опасности стая мгновенно уходит в гущу игл. Стайки тех же мизид часто выбирают в качестве убежища гнезда рыб-помацентрид. В случае опасности стая прячется в гнезде рыбы. При этом рыба-хозяин гнезда в этот момент мизид не трогает, а бросается в атаку на преследующую их рыбу.

То обстоятельство, что разные виды рифового голопланктона предпочитают свои типы дневных убежищ, влияет на состав не только дневных, но и ночных уловов зоопланктона в разных биотопах рифа (von Hevtig, 1971). Так, например, в районе зарослей горгонарий в уловах преобладала копепода Acartia, рои которой днем прячутся в ее колониях над песчанным дном; в зонах скоплений ежей-диадем в уловах преобладали мизиды, которые днем прячутся в их иглах.

Если биологический смысл дневных миграций голопланктона и его роения вблизи убежищ вполне очевиден, то причины ночных миграций демерсального зоопланктона менее очевидны. Большинство демерсальных планктеров (более 90% всех их видов) мигрирует из донного субстрата в толщу воды только ночью. Раньше всех выходят в толщу воды кумовые раки и полихеты, взрослые и молодь. Их миграция начинается сразу же после захода солнца и продолжается до 2–3 ч ночи. Многие амфиподы и изоподы выходят в толщу воды на относительно короткое время и часто многократно среди ночи, причем их миграционную активность тормозит лунный свет (Alldredge, King, 1980). Биологический смысл миграций демерсальных видов в толщу воды в ночное время различен у разных видов. Хищные рачки, такие, как декаподы, мизиды, кумовые раки, хищные демерсальные копеподы, идут в толщу воды охотиться за другими демерсальными и голопланктонными зоопланктерами, которые поднимаются ночью из укрытий в толщу воды. Фильтрующие формы, такие, как эвфаузииды, каляниды и большинство личиночных стадий – представителей меропланктона, идут ночью питаться в толщу воды наросшим в течение дня фитопланктоном, бактериями, простейшими и детритом. Многие демерсальные виды донных животных, мигрируя со дна в толщу воды, могут избегать таким путем пресса выедания донными хищниками – креветками, моллюсками, рыбами, которые активны в ночное время. Некоторые виды демерсального зоопланктона выходят в толщу воды преимущественно для размножения. Таковы, например, амфипода Ampelisca и многие полихеты (Allen, 1957). Еще одна причина миграций в толщу воды некоторых демерсальных видов заключается в том, что они таким путем расселяются и захватывают новый субстрат. Такова, вероятно, главная причина относительно коротких миграций бенто-планктонных видов амфипод-гаммарид и особенно их молоди. Поднявшись в толщу воды, они разносятся течениями по акватории рифа и оседают в новом субстрате (Alldredge, King, 1980). Наконец, некоторые хищные копеподы мигрируют днем со дна в толщу воды, куда они идут охотиться за роящимися у дна голопланктонными копеподами.

Существенное влияние на распределение зоопланктона в водах рифов оказывает особая поведенческая реакция многих видов зоопланктеров двигаться к центру вихревых образований (Alldredge, Hamner, 1980). В результате зоопланктон имеет тенденцию концентрироваться в центрах вихрей и водоворотов, которые в большом числе образуются при взаимодействии рифа с набегающим течением, особенно с подветренной его стороны. В центрах такого водоворота концентрация зоопланктона может быть в десятки раз выше, чем вне его на расстоянии 10–20 м (Hamner, Hauri, 1981).

6.3.3. ЧИСЛЕННОСТЬ И БИОМАССА ЗООПЛАНКТОНА РИФОВ

Первые реальные представления о биомассе зоопланктона в водах рифов были получены после того, как были обнаружены массированные ночные его миграции. Ночные ловы в водах лагун и в толще воды над рифами дали величины общей численности и биомассы зоопланктона в среднем в 10–50 раз выше тех, которые были известны по дневным ловам (Renon, 1977). Численность его в ночных пробах при протягивании сетки составляла обычно выше 1000 экз./м^3 и варьирует в пределах от 1000 до 6000 экз./м^3 (см. табл. 6.13–6.16, рис. 6.17). Биомасса ночного зоопланктона рифов оказалась на 2–3 порядка выше величин, принятых ранее (например, Johannes et al., 1970). Они составляют обычно от 1 до 10 г/м^3 (табл. 6.23), что близко к максимальным значениям даже для эвтрофных и гипертрофных вод морских бассейнов. Оценивая эти величины, следует еще учесть, что при сборе проб с помощью планктонных сетей последние сильно не долавливают даже ночью быстро движущихся планктеров, таких, как мизиды. При процеживании воды, взятой ведром, через сетку эти формы учитываются полнее

Таблица 6.23

Средняя численность зоопланктона вод коралловых рифов и открытого океана (N), его средняя (B_a) и максимальная биомассы (B_{max}, мг/м^3) (условные обозначения орудий лова: с.л. – планктонная сеть, протягиваемая с лодки, с.а. – планктонная сеть, протягиваемая аквалангистом над дном, с.п. – процеживание заданного объема воды, отбираемого ведром с поверхности через планктонную сетку; условные обозначения времени ловов: (д) – день, (н) – ночь)

Название рифа (его местоположение)	Биотоп рифа, где производился лов зоопланктона	Орудие лова, время лова	В водах рифа			В прилегающих водах открытого моря (B_a)	Литературный источник
			N	B_{max}	B_a		
Атоллы:							
Бикини (Маршалловы острова)	Лагуна	с.л. (д)	120	–	147	71	Johnson, (1949; 1954)
Ниниго (архипелаг Бисмарка)	Там же	с.л. (д)	–	340	230	40	Гептнер, 1977
Моруроа (острова Туамоту)	”	с.л.	–	738	340	24	Michel, et al., 1971
Рангирова (там же)	”	с.л. (н)	275	2750	–	13	Там же
Б. барьерные рифы:							
У г. Таунсвиль	”	с.л. (д)	2270	1600	200	80	Sammarco, Crenshaw, 1984
У о-ва Херон	Над наветренным рифом	с.п. (н)	–	1150	350	90	Данные автора
Рифы:							
У о-ва Чуонг (острова Намзу, Сиамский залив)	Там же	с.п. (н)	1530	1380	970	170	То же
Лаурель (Пуэрто-Рико)	Над рифом	с.а. (н)	10000	1000	115	–	Glynn, 1973
У о-ва Барбадос, западный риф	Там же	с.л. (д)	600	250	40	–	Moore, Sander, 1976
Барьерный риф Белиз (Карибский бассейн)	”	с.л. (н)	420	270	180	310	Ferraris, 1982

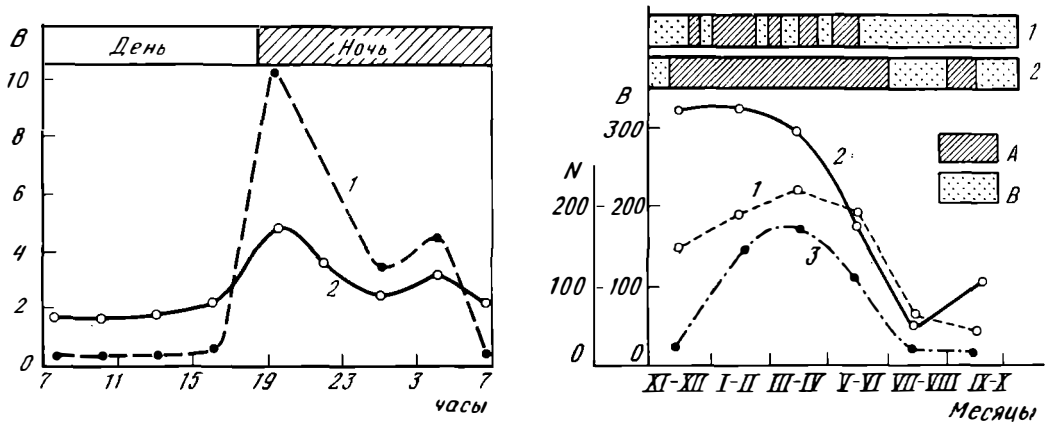


Рис. 6.19. Суточные изменения биомассы зоопланктона (*B*, г/м³), измеренного по объему сестона, на карибских рифах Сан-Блас (Porter, 1978)

1 — лов сетью над рифом, протягиваемой аквалангистом, *2* — вертикальный лов сетью вне рифа над глубинами 100 м в слое 0—13 м

Рис. 6.20. Сезонные изменения биомассы зоопланктона (*B*, мг/м³) в лагуне Б. барьерного рифа у г. Таунсвиль в восточной части лагуны у рифа (*1*), в центре лагуны (*2*), а также изменения численности хетогнат *N*, экз./м³ (*3*) (Sammarco, Cranshaw, 1984)

На горизонтальной гистограмме показана смена ассоциаций зоопланктона *А* и *Б* (см. текст) в течение сезона

и могут преобладать в пробах (см. табл. 6.17), тогда как для сетных проб такой факт неизвестен. По результатам наших наблюдений на рифах Вьетнами и Сейшельских островов, при ночных измерениях биомассы зоопланктона путем процеживания 150 л воды через планктонную сеть биомасса его составляла 2—4 г/м³. В водах у атолла Херон ночные ловы зоопланктона этим способом дали величины биомассы 0,3—1,15 г/м³ (см. табл. 6.18).

Применение ловушек для учета количества демерсального зоопланктона, мигрирующего ночью со дна в толщу воды, показывает, что масса мигрирующего планктона достаточно велика и может достигать сотни граммов на 1 м² (табл. 6.17), или 1—5 тыс./м² за ночь (рис. 6.19, табл. 6.17). Эти данные подтверждают результаты ночных сетных ловов, выявивших в водах над рифами необычайно богатый зоопланктон (см. табл. 6.23). При этом наиболее богатым оказался ночной зоопланктон мелководных участков рифа в зоне флета, патч-рифов, живых кораллов, скоплений обломочного материала, т.е. именно там, где, по прежним представлениям (Johannes et al., 1970; Glynn, 1973a), его биомасса должна быть наименьшей, поскольку здесь он должен был бы наиболее интенсивно выедаться донными хищниками, прежде всего кораллами. Такое выедание, безусловно, имеет место (Johannes, Gerber, 1974, см. табл. 6.18). Однако период интенсивного выедания по времени не должен быть продолжительным, поскольку оно происходит главным образом при выходе демерсальных форм в толщу воды и при их возвращении, т.е. в течение относительно коротких промежутков времени (Porter, 1974). По оценкам авторов, определявших выедание зоопланктона сообществом рифа (Glynn, 1973a; Johannes, Gerber, 1974), оно должно определяться максимум первыми десятками миллиграммов на кубический метр, или около 100—150 экз./м³, тогда как ночная миграция зоопланктона из донных субстратов достигает нескольких граммов на квадратный метр по биомассе и тысяч экземпляров на кубический метр по численности (см. табл. 6.16, 6.17).

Очень скудны данные о сезонной динамике биомассы зоопланктона в рифовых водах. Судя по результатам имеющихся наблюдений, она может испытывать значительные колебания в разные сезоны года, как это имеет место с биомассой фитопланк-

тона. Например, в лагуне Б. барьерного рифа в течение года происходят закономерные изменения состава популяций зоопланктона (рис. 6.20). Его биомасса (по данным дневных ловов) при этом меняется от максимальной (290–300 мг/м^3) зимой до минимальной (50–60 мг/м^3) летом. Отмеченный здесь максимум зоопланктона в зимний период непосредственно связан с возрастанием зимой более чем на порядок объема речного стока, с которым в лагуну поставляются биогенные элементы (Sammarco, Crenshaw, 1984). Аналогичное явление описано для зоопланктона рифов Новой Каледонии (Binet, 1984).

6.3.4. МИКРОЗООПЛАНКТОН ВОД КОРАЛЛОВЫХ РИФОВ

В составе микрозоопланктона различают две основные его группы: многоклеточный микрозоопланктон и простейшие. Первая группа представлена главным образом ранними личиночными стадиями планктонных рачков – науплиусами, а также личинками аппендикулярий. Размеры науплиусов составляют 40–150 мкм. Простейшие, которые входят в состав микрозоопланктона, представлены планктонными инфузориями, зоофлагеллятами и саркодовыми – преимущественно мелкими радиоляриями. Планктонные инфузории можно разделить на две большие группы: панцирные инфузории – тинтинниды, имеющие домик, и голые инфузории. Тинтинниды, как правило, крупнее голых форм. Они лучше переносят фиксацию и частично попадают даже в сетные уловы зоопланктона.

Несмотря на достаточно широкий размах исследований микрозоопланктона открытого океана (Сорокин, 1982), в рифовых водах этот важнейший компонент зоопланктона до недавнего времени практически не изучался, особенно в количественном аспекте. В некоторых работах по планктону рифов есть отдельные данные о содержании и науплиусов, и инфузорий-тинтиннид в сетных пробах зоопланктона (Marshall, 1933); Sammarco, Crenshaw, 1984). Исследования, выполненные в 1981 и 1984 гг. выявили первостепенное значение микрозоопланктона как компонента планктонных сообществ рифовых вод (Сорокин, Тяпкин, 1984; Копылов, 1985; Моисеев, 1985). В соответствии с полученными данными доминирующей его группой по биомассе, как правило, являются инфузории (табл. 6.24, 6.25). Численность зоофлагеллят бывает в среднем на 2 порядка выше численности инфузорий. Они входят в состав наногетеротрофов, куда вместе с ними относят планктонных амеб, мелких радиолярий и гетеротрофные бесхлорофильные жгутиковые водоросли. При этом зоофлагелляты обычно составляют около половины общей численности наногетеротрофов в водах коралловых рифов. Последняя бывает достаточно большой и может достигать полумиллиона в 1 л.

Их биомасса, по оценкам А.И. Копылова (1985), в среднем составляет 2–10 мг/м^3. Однако в ряде случаев она может быть намного выше – до 20–60 мг/м^3. Такие величины были зарегистрированы на рифах у берегов Вьетнама и его островов в периоды нагонов к ним массы синезеленых водорослей.

В составе сообществ зоофлагеллят рифовых вод доминировали роды Monas, Bodo, Oicomonas. В составе инфузорий в водах коралловых рифов преобладали голые их формы родов Strombidium, Strobilidium, Tontonia, Tiarina. Часто в пробах встречались бентопланктонные гипотрихи. Размеры этих инфузорий варьировали в пределах 20–80 мкм. Численность инфузорий в рифовых водах, как правило, была достаточно высокой. В среднем она выражалась величинами 0,3–2 тыс./л (см. табл. 6.25, 6.26).

Биомасса инфузорий в водах рифов в среднем составляла 20–60 мг/м^3 (рис. 6.21). Высокая численность и биомасса инфузорий были встречены в воде над патч-рифами в бухте у о-ва Праслен, где наблюдалась вспышка развития фитопланктона. Высокие величины биомассы инфузорий (до 300 мг/м^3) были обнаружены в зоне рифов, находящихся в кутовых бухтах у побережья Вьетнама (бухта Че, бухта Ня-Фу), а также у о-вов Тху, где имел место нагон синезеленых водорослей в зону прибрежных рифов с акватории Южно-Китайского моря (6.26). Величины численности и биомассы инфузорий в водах в зоне коралловых рифов в среднем в 3–10 раз выше тех, которые обычно встре-

Таблица 6.24

Пределы колебаний численности (N) и биомассы (B) основных групп микропланктона в воде над рифами у некоторых островов в Индийском океане и в Сиамском заливе
(данные Копылова, 1985; Моисеева, 1985)

Местоположение станций	Зоны рифа	Число станций, для которых даны пределы колебаний	Пределы колебаний глубины на станциях	Наногетеротрофы		Инфузории		Многоклеточный микрозоопланктон (личинки)		Общая биомасса микрозоопланктона, мг/м³
				N, 10^3/л	B, мг/м³	N, 10^3/л	B, мг/м³	N, экз/л	B, мг/м³	
В бухте Губбет-Калансия (Сокотра)	Береговой патч-риф	2	1–2	130–350	2–10	0,1–1,0	3–35	10–34	2–7	7–53
Там же	В 200 м от края рифа	2	24–26	220–370	3–12	1,2–1,8	16–52	17–42	3–9	31–65
В бухте Сент Анс Бей, у о-ва Праслен (Сейшельские острова)	Патч-риф	3	2–7	200–400	6–8	1,0–2,0	75–110	14–96	7–17	90–135
У Северного рифа (там же, острова Коэтиви)	Подветренный риф	3	3–14	20–180	1–13	0,8–1,0	30–40	1–30	0,2–6	37–44
У рифа, о-в Коко (острова Каргадос-Карахос)	То же	3	1–6	2–180	1–9	0,8–1,0	30–40	1–2	0,4	30–42
У южного рифа, о-в Монгтай (острова Намзу)	Флет и край рифа	3	1–8	260–550	20–38	0,3–0,5	11–70	–	–	47–208
У западного рифа, о-в Монгтай (там же)	Край рифа и склон	2	3–10	136–280	7–22	0,3–0,4	10–21	–	–	27–45

Таблица 6.25

Численность (N) и биомасса (B) планктонных простейших в рифовых водах у побережья Вьетнама и его островов в Южно-Китайском море (по результатам анализов в пробах, взятых из поверхностного слоя у края рифа)

Местоположение станций	Зоофлагелляты		Инфузории		Суммарная биомасса простейших, мг/м³	Суммарная биомасса микрогетеротрофов, включая бактериопланктон, г/м³
	N, 10^3/л	B, мг/л	N, 10^3/л	B, мг/л		
В бухте Куаван, у о-ва Хондой	160	10	1,7	130	140	0,28
У о-ва Бенгой	290	6	5,8	120	126	0,42
У мыса Хонгом	80	0,2	1,0	15	15	0,23
В бухте Вунг-Ро (Кут)	120	4	2,5	64	68	0,65
Там же, у входа в бухту	460	26	10,6	230	256	0,40
В бухте Че, залив Вангфонг	140	6	3,4	180	186	0,39
У рифа Грэнд-Банк в Нячангском заливе	400	25	0,7	90	115	1,35
Там же, у о-ва Тортю	120	6	1,4	60	66	1,03
У атолла Синтон	120	4	1,9	80	84	0,13
У о-ва Спратли	900	32	0,9	6	96	0,12
У о-ва Тху	2000	66	10,6	307	373	0,81
Там же, риф у о-ва Сюд	2700	60	2,8	110	170	0,71

Таблица 6.26

Биомасса основных компонентов гетеротрофного микропланктона на разрезах от рифа в сторону акватории залива или лагуны
(R – у внешнего края флета; L – в 200 м от края рифа)

Местоположение разрезов	Глубина, м	Зона рифа	Биомасса микропланктона, мг/м³			Суммарный запас первопищи (микропланктона), г/м³	Первичная продукция, мгС/м³ в сутки
			Бактериопланктон	Планктонные простейшие	Фитопланктон		
Бухта Куа ван (залив Бен Гой Вьетнам)	3	R	95	17	3120	3,93	125
	13	L	190	173	1250	1,61	100
Бухта Ван фонг (там же)	6	R	200	67	1070	1,44	43
	17	L	60	250	590	0,90	47
Бухта Вунг-Ро (там же)	2	R	1290	20	120	1,43	5
	12	L	200	186	360	1,48	29
О-в Тортю (Нячангский залив, Вьетнам)	1	R	1460	10	150	1,62	6
	15	L	970	66	230	1,96	19
Бухта Ня Фу (Вьетнам)	2	R	2400	270	250	2,92	20
	3	L	1040	380	850	2,27	68
Атолл Синтон (Южно-Китайское море)	1	R	92	5	40	0,13	3
	16	L	84	118	440	0,64	35

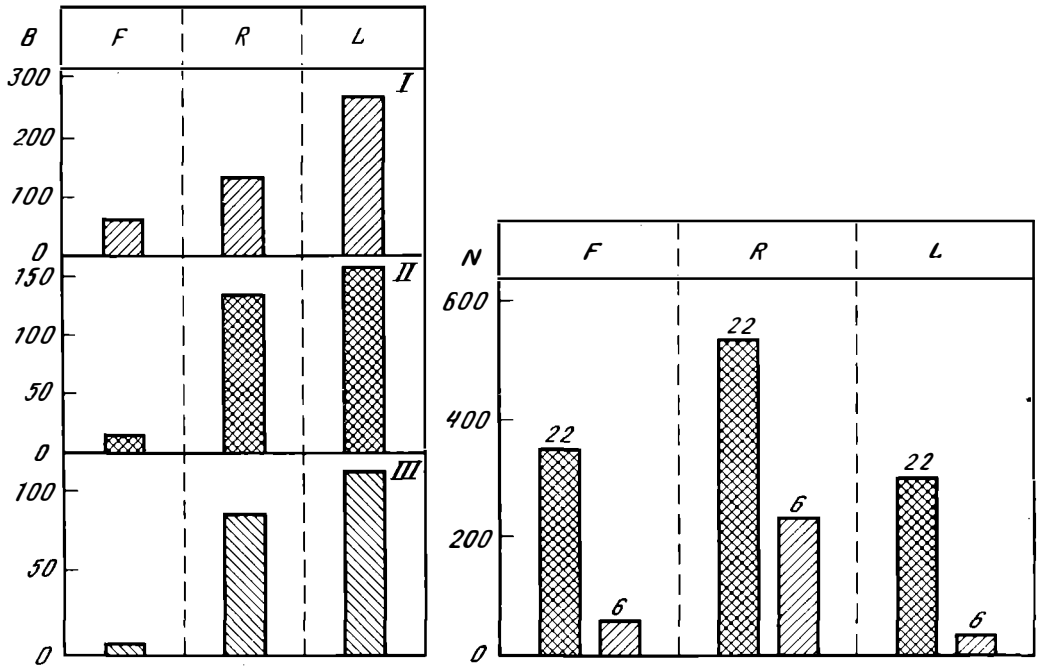


Рис. 6.21. Биомасса (B, мг/м^3) планктонных простейших на разрезах через прибрежные рифы Вьетнама в сторону открытого моря

I – залив Ван-Фонг, II – бухта Куа-Ван; III – атолл Синтон в Южно-Китайском море; зоны рифа: F – зона флета, глубина 1–2 м, R – край рифа, 8–12 м, L – открытое море в 100–200 м от края рифа, 15–25 м

Рис. 6.22. Суточные изменения численности инфузорий в воде (N, экз./л) в разных зонах рифа у о-ва Чуонг (о-ва Намзу) в разное время суток; обозначения зон рифа – см. рис. 6.21; цифры над столбиками – часы наблюдений (Копылов, 1985)

чаются в олиготрофных и мезотрофных водах тропической зоны океана. Часто эти величины близки к таковым в наиболее продуктивных водах морских бассейнов.

Наблюдения показывают, что, как и численность инфузорий, их биомасса сильно варьирует в разных зонах рифа, в разное время суток и даже в разные дни. Самые низкие ее величины обычно имеют место в мелководных зонах рифа в зоне флета с интенсивным развитием кораллов. Например, в воде над процветающими рифами атолла Синтон биомасса простейших над флетом была в 20 раз ниже, чем у края рифа над глубиной 8 м всего в 20–30 м от предыдущей точки (рис. 6.21). Столь же значительными могут быть и суточные изменения численности и биомассы планктонных простейших в одной и той же зоне рифа (рис. 6.22). При этом максимальные величины отмечаются поздним вечером, а минимальные рано утром. В числе основных факторов, которые обусловливают столь интенсивную суточную динамику и высокую пространственную изменчивость популяций микрозоопланктона в водах рифов, можно назвать выедание, суточные миграции и суточную ритмику размножения. Микрозоопланктон, как и фитопланктон (см. 6.3.4), интенсивно выедается донными фильтраторами рифа. Эффект ночного выедания микрозоопланктона в зоне рифа можно видеть на рис. 6.22. В течение ночи биомасса инфузорий в воде над рифом убывала в 3–10 раз.

Личиночный или многоклеточный микрозоопланктон формирует заметную часть общей биомассы микрозоопланктона – в среднем от 10 до 20% (см. табл. 6.25). Последняя выражается величинами 20–200 мг/м^3. Иногда она превышает 300 мг/м^3 (см. табл. 6.26). Как видно из этих данных, микрозоопланктон является важным компонентом планктонного сообщества. Не подлежит сомнению, что он играет заметную роль

в формировании кормовых ресурсов фильтрующей фауны рифа. Его особое значение следует видеть в том, что организмы микрозоопланктона служат основным источником питания личинок рыб на самых ранних стадиях их развития в тот период их жизни, когда наличие доступной мелкой животной пищи определяет их выживаемость. Важное функциональное значение микрозоопланктона обусловлено тем, что интенсивность его обмена и его удельная продукция в расчете на единицу биомассы примерно в 5–10 раз выше, чем у мезозоопланктона (Сорокин, 1982). Время генерации инфузорий в их естественных популяциях составляет 10–40 ч и время генерации зоофлагеллят – 7–10 ч (Копылов, 1985). Суточные коэффициенты удельной продукции инфузорий варьировали в пределах 0,4–1,6, зоофлагеллят – 1,5–3,2. Таким образом, в среднем за сутки популяция простейших в рифовых водах воспроизводит свою наличную биомассу. Сравнение на основе этих данных вероятных величин суточной продукции микрозоопланктона с продукцией мезо- и макрозоопланктона в водах рифов показывает, что эти величины соизмеримы. Так, при средней биомассе мезо- и макрозоопланктона в толще воды в суточном цикле 0,5 г/м^3 его продукция может оцениваться в 30–50 мг/м^3. Средняя продукция популяций микрозоопланктона при ее биомассе 30–50 мг/м^3 и при доминировании в ней инфузорий может быть оценена примерно такими же величинами – 30–50 мг/м^3 в сутки. Ориентировочные величины дыхания микрозоопланктона в толще вод рифа показывают, что суточное дыхание микрозоопланктона в водах рифов Вьетнама должно было составлять 30–100 мкг O_2/л в сутки.

ГЛАВА 7

МИКРОФЛОРА, МИКРОФИТОБЕНТОС И ПЕРИФИТОН В ДОННЫХ БИОТОПАХ РИФА

Донные биотопы формируют функциональную основу экосистемы рифа. На их долю приходится 70–90% всей ее автотрофной продукции и 60–80% всей гетеротрофной деструкции органического вещества. При этом до половины и более всего метаболизма рифа осуществляется растительными сообществами фитобентоса и донной микрофлорой. В составе фитобентоса можно выделить следующие компоненты: микрофитобентос, перифитон, талломные макрофиты, известковые водоросли, кораллины и морские травы. В состав донной микрофлоры входят: микрофлора рыхлых донных осадков, микрофлора детритных осадков, микрофлора перифитона и микрофлора, живущая в отношениях комменсализма или симбиоза с животными мейобентоса. Степень развития каждого из этих компонентов варьирует в разных зонах рифа. В данной главе мы рассматриваем сведения о составе, плотности и функциональной активности микробных и растительных сообществ рыхлых донных осадков и перифитона.

7.1. БАКТЕРИАЛЬНОЕ НАСЕЛЕНИЕ ДОННЫХ ОСАДКОВ РИФА

Первые исследования микрофлоры донных осадков были выполнены на карибских рифах достаточно давно (Drew, 1914; Bavendamm, 1932). Предположение о большой роли донной микрофлоры и микрофлоры перифитонных обрастаний в метаболизме и продуктивности экосистемы рифа было впервые высказано Г. и Т. Одумами (Odum, Odum, 1955). Они обнаружили, что поверхность стекол обрастания в водах рифа за сутки покрывается микрофлорой на 80%. Эти представления были развиты далее в работах Ди Сальво и Гундерсена (Di Salvo, 1969; Di Salvo, Gundersen, 1971). Они обнаружили в детритных осадках гавайского рифа предельно высокую для естественных субстратов численность сапрофитных бактерий, высеваемых на чашки с твердой средой – до 10^8 клеток на 1 г осадка. Первые реальные оценки общей численности, биомассы, продукции и интенсивности метаболизма микрофлоры разнотипных донных осадков разных коралловых рифов были получены нами в экспедициях 1968–1974 гг. (Сорокин, 1970а, 1971, 1973, 1973а; Sorokin, 1973, 1978).

7.1.1. КАЧЕСТВЕННЫЙ СОСТАВ, ЧИСЛЕННОСТЬ, БИОМАССА И ПРОДУКЦИЯ БАКТЕРИЙ

Рыхлые донные осадки рифа представлены главным образом коралловыми песками. Частицы песка состоят из переработанного скелетного материала животных и известковых водорослей. Они сами по себе имеют пористую структуру, благодаря которой поверхность частиц песка, заселяемая микрофлорой, значительно возрастает. Микроскопирование окрашенных эритрозином препаратов микрофлоры, обитающей в коралловом песке, после растворения карбонатной их основы слабой кислотой показывает, что масса бактерий обрастает каждую песчинку, образуя вокруг нее слизистый "чехол" (Сорокин, 1980). Этот чехол не разрушается после обработки песчинок кислотой. К чехлу из бактерий прикрепляются диатомеи и синезеленые водоросли, образуя вокруг песчинок своего рода микробиоценоз (рис. 7.1). Исследование микробных ценозов песчинок с помощью сканирующего электронного микроскопа показало, что они очень плотно заселены разнообразной прикрепленной микрофлорой (Weise, Rheinheimer,

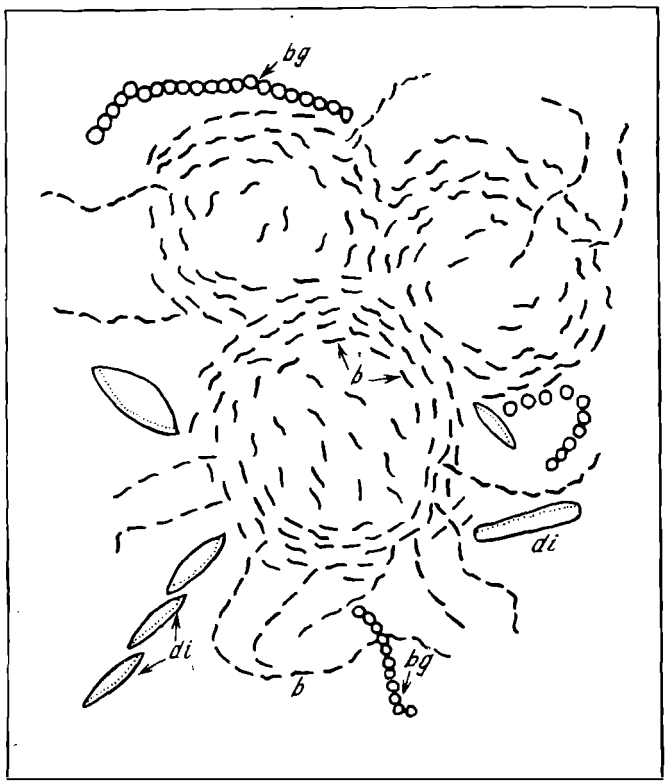


Рис. 7.1. Схема расположения бактерий (*b*), диатомей (*di*) и синезеленых водорослей (*bg*) в обрастаниях песчинок кораллового песка

1978). Среди микрофлоры, обрастающей песчинками, преобладают палочковидные формы, которые прикрепляются к твердой поверхности песчинок с помощью полисахаридных фибрил (Fletcher, Marshall, 1982). Кокковидные формы образуют на поверхности песчинок глеевидные колонии. В числе специфических бактерий на поверхности песчинок обнаружены "дисковидные бактерии". Они имеют плоские округлые клетки, которые прочно прикрепляются к поверхности субстрата. Простекобактерии и каулобактерии имеют специальные выросты для прикрепления к твердому субстрату. В составе микрофлоры верхнего слоя осадков преобладают грам-негативные палочковидные формы бактерий. Многие из этих бактерий находятся в слизистых капсулах (Morearty, Haywood, 1982).

В числе физиологических групп бактерий, населяющих донные осадки, выявлены сапрофитные бактерии, растущие на белковых средах, хитиноразрушающие бактерии и агаролитические бактерии (Di Salvo, Gundersen, 1971; Gundersen, Stroupe, 1976), а также сульфатредуцирующие нитрифицирующие бактерии (Sorokin, 1973; Webb, Wiebe, 1975; Barnes et al., 1976; Skyring, Chambers, 1976; Taylor, 1977; Wiebe, 1978). Численность бактерий в донных осадках рифа, представленных коралловыми песками, превышала, как правило, 10^9 кл/г осадка, а во многих случаях достигала 3–4 млрд/г, хотя общее содержание органического углерода в коралловых песках очень мало, составляя, как правило, менее 1% (табл. 7.1, 7.2). Биомасса бактерий в них варьировала в пределах 0,3–3 мг/г осадка. Важно при этом отметить, что по общей численности бактерий и по их биомассе, составляющей 1–2 мг/г, коралловые пески сильно загрязняемого залива Канеохе и коралловые пески чистых атоллов Маджуро и Фаннинг мало различались между собой. Эти наблюдения позволили сделать вывод о том, что поток ус-

Таблица 7.1

Общая численность (N), сырая биомасса (B) и суточная продукция (P) микрофлоры донных осадков в разных зонах рифа в расчете на сухой вес осадка

Местоположение рифа, его характеристика	Биотоп, характеристика донных осадков	N, 10^9/г	B		P	
			мг/г	%от $C_{орг}$ осадка	мг/г в сутки	P/B
У о-ва Коконат (острова Оаху), зона патч-рифов и подветренная сторона рифа	Флет у края рифа среди живых кораллов	3,6	2,22	5.1	0,39	0,18
	Флет, коралловый песок	2,4	1,45	4,2	0,25	0,17
Там же, наветренная сторона рифа Капапа	Край рифа, коралловый песок	3,60	1,90	4,3	0,34	0,18
в том же заливе	В 200 м от внешнего края рифа, коралловый песок	0,30	0,04	0,03	0,008	0,2
Там же, у о-ва Коконат	Детритный осадок, смытый с мертвых кораллов, грубая фракция	5,6	2,40	2,5	0,16	0,68
	То же, тонкая фракция	9,7	9,10	8,0	0,44	0,47
Атолл Маджуро (Маршалловы острова), лагунная сторона подветренного рифа, патч-рифы	У края рифа коралловый песок среди живых кораллов	1,60	0,21	1,5	0,07	0,34
	Тонкий слизистый осадок среди живых кораллов	3,5	0,88	3,0	0,35	0,4
	Тонкий песок на флете	3,8	1,80	6,0	0,71	0,40
	Патч-риф у берега, детритный осадок, смытый с мертвых кораллов	7,2	1,80	1,2	0,99	0,6
Там же, наветренная сторона рифа	Береговой край флета, коралловый песок	1,4	0,27	1,4	0,13	0,4
	Середина флета, коралловый песок	1,7	0,33	1,0	0,12	0,6

вояемого органического вещества в донные осадки рифа достаточно велик. Поэтому на его фоне влияние загрязнения, даже столь мощного, как это, имеет место в заливе Канеохе, не оказывает существенного воздействия на уровень развития донной микрофлоры.

Биомасса бактерий составляет 2–5% от общего органического вещества осадка. Это на порядок выше аналогичного соотношения в верхнем слое илов прибрежных районов умеренной зоны. Столь высокая биомасса в донных осадках рифа при низком общем содержании в них органического вещества может быть лишь следствием необычайно высокой скорости протекающих в них микробиологических процессов. Результаты измерения бактериальной продукции и интенсивности деструкции органического вещества в донных осадках рифа полностью подтверждают этот вывод. В соответствии с представленными в табл. 7.1 данными суточная продукция бактерий в коралловом песке выражается величинами 100–300 мкг/г. В расчете на 1 м^2 в слое осадка толщиной 3–5 см она составит от 3 до 15 г сырой биомассы (или 0,3–1,5 г С) при ее общем запасе в этом слое 70–200 г/м^2. Суточные коэффициенты удельной продукции (P/B) микрофлоры

Таблица 7.2

Содержание $C_{орг}$, общая численность (N), сырая биомасса (B) и суточная продукция (P) бактерий в донных осадках коралловых рифов с разным уровнем заселенности их кораллами (обозначения зон рифа: *Re* – тыльная часть флета с патч-рифами (зона "reat"), *Fl* – риф-флет, *Mo* – зона рва на внешнем склоне наветренного рифа, *L* – лагуна)

Местоположение рифа	Зона рифа	Характеристика рифа	$C_{орг}$, %	N, 10^9/г	B		P, за сутки	
					мг/г	% от $C_{орг}$	мг/г	P/B
Риф Скотта (Индийский океан)	*Re*	С плотным покрытием кораллами	0,8	4,20	3,15	3,9	0,43	0,14
	Fl		0,41	1,40	1,05	2,6	0,23	0,23
Барьерный риф у Берега Маклая (Новая Гвинея)	*Fl*		0,65	2,20	2,70	4,1	0,39	0,14
	Mo		1,1	1,10	2,06	1,9	0,45	0,22
Барьерный риф у о-ва Панарора (острова Луизиада)	*L*		0,45	2,80	1,97	4,30	0,45	0,23
	Re		0,65	1,12	0,77	1,1	0,24	0,31
Атолл Конфликт (архипелаг Луизиада)	*L*	Со средним уровнем развития кораллов	0,27	0,81	0,37	1,2	0,12	0,32
	Re		0,35	2,40	1,30	3,6	0,41	0,31
			0,81	1,33	0,58	0,68	0,12	0,21
Атолл Фунафути, (острова Феникс)	*L*							
	Fl		0,62	2,38	0,96	1,60	0,16	0,16
Атолл Векай (острова Лау)	*Re*	С разреженными поселениями кораллов	0,81	0,31	0,23	0,28	0,09	0,40
	Fl		0,37	0,37	0,28	0,75	0,07	0,25
Окаймляющий риф у о-ва Пентакост (Новые Гебриды)	*L*		0,16	0,37	0,09	0,55	0,009	0,10
	Fl		0,25	0,08	0,02	0,08	0,005	0,25
Атолл Катафанг (острова Лау)	*Re*	Разрушающиеся водорослевые, живых кораллов практически нет	0,66	0,41	0,13	0,20	0,03	0,23
	Fl		0,47	0,65	0,26	0,55	0,043	0,16
Атолл Велангилала	*L*		0,17	0,04	0,04	0,23	0,0009	0,22
	Re		0,16	0,08	0,03	0,19	0,0011	0,37
Действующий вулкан Лепеви (Новые Гебриды)	–	Риф отсутствует, отдельные кораллы на скалах	0,06	0,04	0,006	0,11	0,002	0,33

кораллового песка выражаются величинами 0,2–0,4. Таким образом, биомасса микрофлоры в верхнем слое кораллового песка должна обновляться за срок 3–5 суток.

Максимальные значения численности, биомассы и продукции бактерий среди донных осадков рифов были отмечены в детритных (или "регенеративных") осадках, которые отлагаются между ветвями мертвых колоний кораллов и в расщелинах кораллового известняка (см. табл. 7.1). Общее число бактерий в них достигает почти 10^{10} клеток в 1г

при биомассе 5–9 мг/г. Биомасса бактерий составляет в них до 8% от общего органического вещества. По этим параметрам, а также по численности сапрофитных бактерий детритные осадки коралловых рифов достигают рекордного уровня среди природных микробных ассоциаций и приближаются к активным илам очистных сооружений. Результаты анализов микрофлоры донных осадков рифов многих островов Тихого и Индийского океанов представлены в табл. 7.2. Эти анализы выявили прямую зависимость уровня развития микрофлоры в донных осадках рифа от степени заселения его живыми кораллами. Высокой уровень развития микрофлоры с биомассой ее более 1 мг/г, сравнимый лишь с таковым в осадках мелководных евтрофных бассейнов, был характерен для коралловых песков, отлагающихся на рифах с высоким и средним уровнем роста кораллов, таких, как рифы Скотта в Индийском океане, рифы у берегов Новой Гвинеи и у о-вов архипелага Луизиада, рифы атолла Фунафути и некоторых атоллов архипелага Лау. Коралловые пески водорослевых рифов, находящихся в угнетенном состоянии (у островов Новые Гебриды и у некоторых островов Лау), характеризовались обедненной микрофлорой. Численность и биомасса бактерий в донных осадках таких рифов были обычно почти на порядок величин ниже, чем в биотопах нормально функционирующих рифов, занятых живыми кораллами. Они составляли соответственно 0,1–0,4 $\cdot 10^9$ кл/г при биомассе их 0,02–0,2 мг/г. Биомасса бактерий составляла в них всего 0,1–0,3% от общего $C_{орг}$ осадка. В терригенном лавовом песке у берега действующего вулкана Лопеви численность бактерий была в 50–100 раз ниже, чем в коралловом песке.

Энергетической основой развития микрофлоры, обитающей в донных осадках нормально функционирующих рифов, несомненно, является поставка в них усвояемого органического вещества в виде выделяемой кораллами слизи (Rublee et al., 1980; Pascal, Vacelet, 1981). Сброшенная кораллами, слизь оседает на дно вблизи их колоний и образует пухлые осадки, в которых показатели развития микрофлоры близки к максимальным их значениям, найденным в детритных осадках (см. табл. 7.1, 7.2). Микробиологические процессы в них протекают настолько интенсивно, что редокс-потенциал в толще таких осадков уже на глубине 1–2 см под поверхностью осадка опускается ниже – 100 м, а на глубине 4 см достигает предельно низких величин (–200 мв, см. рис. 7.3). Существенно, что столь низкие значения Eh в слизистых осадках существуют без каких-либо признаков сульфатредукции и образования сероводорода (см. ниже 7.1.2).

Биомасса бактерий в донных осадках коралловых рифов у побережья центрального Вьетнама достигала рекордных величин – до 3–7 мг/г, или 150–300 г/м^2 (табл. 7.3). В заиленных коралловых песках, которые отлагаются вблизи рифов на глубинах 10–15 м, общее число бактерий составляло 2–4 $\cdot 10^9$ кл/г. В коралловых песках прибрежных рифов этой зоны обитает достаточно богатая микрофлора. Общее число бактерий в них – 0,4–2,6 $\cdot 10^9$ кл/г, биомасса – 0,3–1 мг/г. Содержание $C_{орг}$ в донных осадках коралловых рифов этого региона составляло: в карбонатных илах – 0,7–1%, в заиленных коралловых песках – 0,35–0,75% и в коралловых песках мелководий – 0,12–0,35% от сухого веса осадка. Соответственно органическое вещество бактерий в этих осадках должно было составлять в первом случае – 2–3%, во втором – 1–2% и в третьем – 0,7–1,5%.

В коралловых песках рифов у островов Южно-Китайского моря концентрация бактерий была несколько ниже, чем в таких же осадках у побережья континентального Вьетнама. Общая численность бактерий составляла в них 0,3–1 $\cdot 10^9$ кл/г, биомасса – 0,1–0,3 мг/г. Высокие величины биомассы и продукции бактерий были выявлены в донных осадках, отлагающихся в зонах рифа, занятых морскими травами (Moriarty, Pollard, 1982). Интенсивное развитие микрофлоры в верхнем слое этих осадков обусловлено поставкой в них усвояемого органического вещества, выделяемого талломами и корнями травы.

Определения численности и биомассы бактериального населения донных осадков рифа, выполненные другими исследователями с использованием разных методов учета

Таблица 7.3

Общая численность (N) и сырая биомасса (B) бактериального населения донных осадков коралловых рифов у побережья Центрального Вьетнама

Местоположение рифов	Характеристики донных осадков	Глубина, м	N, 10^9/г	B, мг/г
В бухте Куаван	Коралловый песок	13	2,30	0,36
	Заиленный песок	18	3,17	0,51
	Тонкий карбонатный ил	25	11,30	3,39
У о-ва Хонке	Крупный песок под кораллами	6	3,65	1,83
	То же с наилком	14	2,60	1,28
В бухте Вунг-Ро	Песок под кораллами	3	2,18	1,75
	Заиленный песок	10	9,15	7,32
	Тонкий ил	12	11,35	9,08
У о-ва Хондой	Коралловый песок	3	0,90	0,72
	Заиленный песок	10	3,40	1,02
В бухте Ге	Коралловый песок	2	1,71	0,51
	Заиленный песок	12	3,66	2,93
У о-ва Хонми Жанг	Коралловый песок	2	1,63	0,82
	То же	12	2,68	2,14

Таблица 7.4

Общая численность (N), биомасса (B) и суточная продукция (P) бактерий в донных осадках коралловых рифов (условные обозначения методов: о.п. – прямое микроскопирование на окрашенных препаратах; э.ф. – прямой счет методом эпифлуоресценции; м.у. – метод мурамовой кислоты; а.т. – метод АТФ; биомасса и продукция бактерий даны в единицах сырой биомассы)

Местоположение рифа	Метод анализа биомассы	N, 10^9/г	B, мг/г	P, мг/г	Литературный источник
В заливе Канеохе (Гавайи)	о.п.	0,9–4,9	0,67–2,20	0,12–0,40	Сорокин, 1973а
Там же	а.т.	–	2,8–9,4*	3,25–16,76*	Burns et al., 1984
В заливе Мортон (Австралия)	э.ф.	1,2–1,7	–	–	Moriarty, Pollard, 1982
У о-ва Лизард (Б.барьерный риф)	м.у.	–	0,08–0,12	0,04–0,06	Moriarty et al., 1985
Прибрежные рифы Вьетнама	о.п.	0,9–11,3	0,72–3,3	–	Наши данные
Атолл Маджуро (Маршалловы острова)	о.п.	0,8–3,5	0,16–1,8	0,05–0,35	Сорокин, 1973б
Атолл Эниветок (там же)	а.т.	0,5–5,0	0,5–5,0	–	Wiebe, 1978
Атолл Фаннинг (острова Лайн)	о.п.	1,84	0,91	0,23	Наши данные
Там же	м.у.	1,6–1,8	0,13–0,14	–	Moriarty, 1982; Sorokin, 1973а
Атолл Синтон (Южно-Китайское море)	о.п.	0,12–0,67	0,06–0,36	–	Наши данные
Те же, детритный осадок	о.п.	10,40	8,34	–	"

*Суммарная биомасса и продукция бактерий и микроводорослей.

этих величин, в целом дали величины, сходные с полученными нами (табл. 7.4). Повышенные величины биомассы и продукции микрофлоры в коралловом песке залива Канеохе, найденные при использовании АТФ и меченого аденина (Burns et al., 1984), вполне объяснимы тем, что с помощью указанных методов измеряются суммарные величины биомассы и продукции бактерий и присутствующих в осадке микроводорослей (Karl, 1981). В целом же численность, биомасса и продукция микрофлоры в донных осадках коралловых рифов в среднем на 1–2 порядка выше, чем в верхнем слое иловых отложений континентального склона морей умеренной зоны (Sorokin, 1978a).

7.1.2. ДЫХАНИЕ МИКРОФЛОРЫ И СУЛЬФАТРЕДУКЦИЯ

Первые измерения дыхания микрофлоры регенеративных донных осадков рифа были выполнены Ди Сальво (1969, 1971в) в проточном респирометре. Они дали необычайно высокие величины: 1–3 мг O_2/г осадка в час. Впоследствии дыхание донной микрофлоры рифов измеряли разными методами (см. 8.3). Некоторые основные их результаты представлены в табл. 7.5.

Как видно из табл. 7.4, интенсивность дыхания микрофлоры однотипных донных осадков, скажем кораллового песка, по результатам его измерения разными методами в целом имеет близкие значения. В наиболее распространенных на рифах осадках – коралловых песках – она выражается величинами 0,05–0,6 мг O_2/г в сутки. Это означает, что 10–20 г кораллового песка из верхнего его слоя могут за сутки полностью поглотить кислород из 1 л воды. В расчете на 1 м^2 поверхности дна суточная величина дыхания донной микрофлоры коралловых песков колеблется в пределах от 0,7 до 8 г O_2/м^2 в сутки, причем 60–70% этой величины, как уже отмечалось выше, приходится на бактериальное их население. Средние величины суточного дыхания бактерий кораллового песка можно оценить в 0,1–0,3 мг O_2/г, или 1,5–5,0 г O_2/м^2 в сутки. Сходные величины были получены при определении дыхания с помощью установки колпаков и измерения таким путем потребления кислорода ненарушенной поверхностью донных осадков. При средней глубине водной толщи над осадком 2–4 см только за счет ночного дыхания донной микрофлоры содержание кислорода в воде может снижаться на 10–20%.

Интенсивное потребление кислорода в верхнем слое донных осадков рифа приводит к появлению анаэробных условий в толще осадка (рис. 7.2, 7.3). Уже на глубине 2–4 см под поверхностью осадка даже в условиях воздействия волнения возникает анаэробиоз и развивается сопутствующий ему процесс бактериального восстановления сульфатов до сероводорода. Возможность возникновения процесса сульфатредукции в мелководных донных осадках коралловых рифов была впервые отмечена нами в заливе Канеохе в 1970 г. Свидетельством наличия этого процесса в толще кораллового песка был черный цвет кучек грунта, выбрасываемых олигохетами. Анализы осадков выявили в них активную сульфатредукцию. На глубине 3–8 см в толще кораллового песка редокс-потенциал снижался до −150– −200 мВ и в массе появлялись сульфатредуцирующие бактерии. Их численность достигала 20–70 тыс./ч. Коралловый песок в этом слое имел черно-серый оттенок из-за присутствия в нем сульфида железа. Содержание в осадке сульфидной серы и сероводорода составляло 100–300 мг/л сырого осадка (Sorokin, 1978). При этом максимальная концентрация сульфидов была найдена нами в центре лагуны, куда производился сброс сточных вод г. Канеохе и военной базы на о-ве Макапу. В этой зоне все кораллы были мертвы, а слой сульфатредукции доходил почти до поверхности осадка. Опытами с применением C^{14} было показано также, что над слоем активной сульфатредукции в толще кораллового песка находится слой максимальной активности тионовых бактерий, которые окисляют восстановленные соединения серы и тем самым способствуют снижению сероводородного заражения грунтов.

Как показали наши наблюдения в заливе Канеохе, на атолле Маджуро (Сорокин, 1973б) и на рифах Вьетнама (Сорокин и др., 1990), сульфатредукция в донных осад-

Таблица 7.5

Показатели продукции и метаболизма бактерий и микрофитобентоса рыхлых донных осадков на разрезах через рифы в заливе Канеохе и в лагунной части атолла Маджуро (обозначения: P_b и P_p – суточная продукция бактерий и микрофитобентоса, мг сырой биомассы/г сухого осадка, D – суточное дыхание, мкг O_2/г)

Местоположение разреза	№ станций	Глубина, м	Местоположение станции	Характеристика грунта	P_b	P_p	D	Суточные величины P_p и D, г С/м²		D/P_p
								D	P_p	
В заливе Канеохе	1	0,3	Песчаный флет, у ю.-з. края рифа	Песок	0,02	0,16	19	0,14	0,19	0,7
К с.-в. от о-ва Коконат	2	1,5	В 500 м от ю.-з. края рифа	Крупный песок	0,017	0,28	13	0,10	0,35	0,3
	3	1,8	В 200 м от с.-в. края	То же	0,008	0,05	5	0,04	0,06	0,7
Атолл Маджуро (подветренный риф), от	1	0	У берега на платформе берегового рифа	Крупный песок у уреза воды	0,17	9,72	52	0,39	11,72	0,03
берега о-ва Аруракку в сторону	2	0,5	Платформа берегового вала рифа	Слизистый тонкий осадок	1,80	1,86	530	3,96	2,22	1,8
лагуны	3	0,8	Там же	То же, под живыми кораллами	0,88	1,23	260	1,96	1,48	1,3
	4	0,8	Песчаный флет с зарослями кораллов и макрофитов	Песок	0,23	0,56	38	0,28	0,68	0,4
	5	1,5	Среди живых кораллов, у лагунного края рифа	Песок	0,21	0,33	52	0,39	0,40	1,0

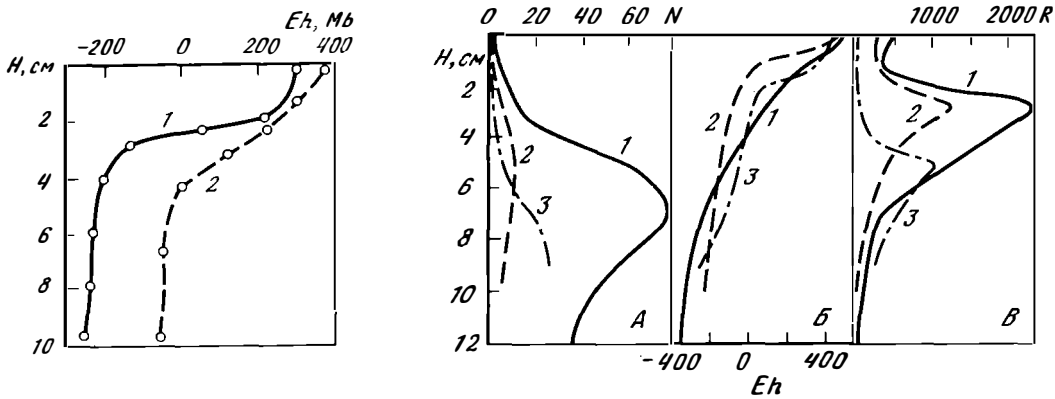


Рис. 7.2. Редокс-потенциал (Eh, мв) в толще донных осадков атолла Маджуро, Маршалловы острова
1 – слизистый осадок под кораллами в зоне патч-рифов без признаков сульфатредукции; *2* – коралловый песок на береговом склоне лагуны; *H* – глубина в толще осадка, см

Рис. 7.3. Распределение в толще донных осадков (коралловых песков) залива Канеохе (разрез 1, см. рис. 7.2)
А – численности сульфатредуцирующих бактерий (N, 10^3/см^3), *Б* – редокс-потенциала (Eh, мв) и *В* – относительной активности тионовых бактерий (*R*, имп./мин); цифры у кривых – номера станций на разрезе

ках рифов интенсифицируется в зонах антропогенного загрязнения и терригенного стока. Любопытно, что в толще "слизистых" коралловых песков, отлагающихся под кораллами в затишной зоне подветренного рифа на атолле Маджуро вне зоны антропогенного загрязнения, сульфатредукция отсутствовала, хотя в толще этих осадков снижалась до 100 мВ уже на глубине 2–4 см под их поверхностью. В зоне же загрязнения, вблизи поселка на мелководных участках лагуны, в коралловом песке шла интенсивная сульфатредукция (Сорокин, 1973б).

Процесс сульфатредукции широко распространен в донных осадках приконтинентальных рифов, находящихся под влиянием антропогенного загрязнения и терригенного стока. Примером таких рифов могут служить рифы у побережья Центрального Вьетнама. Процесс сульфатредукции развит здесь в большинстве донных осадков, отлагающихся на глубине 5–8 м. Он активно протекает в 1–3 см под поверхностью осадка, причем не только в карбонатных илах, но и в заиленных и незаиленных коралловых песках, особенно тех участках, где дно покрыто детритным наилком и где донные биотопы защищены от волнения. В этих участках дна процесс сульфатредукции до сероводорода является важным экологическим фактором. Постоянное накопление сероводорода в донных осадках и диффузия его из осадков в толщу воды ухудшают кислородный режим придонного слоя воды и верхнего слоя грунта, а также оказывают токсическое воздействие на бентофауну. В частности, можно полагать, что относительная бедность бентофауны в высокопродуктивных донных биотопах прибрежных рифов Центрального Вьетнама связана с развитием в них процесса сульфатредукции (Сорокин и др., 1990).

Процессы сульфатредукции были подробно изучены в лагуне Большого барьерного рифа у о-ва Лизард, также подверженной влиянию терригенного стока (Barnes et al, 1976; Skyring, Chambers, 1976). Оказалось, что сульфиды встречаются в толще кораллового песка уже начиная с глубины 1 см под поверхностью осадка. Максимум их концентрации в толще осадка отмечен в слое 3–4 см под поверхностью грунта. Интенсивность сульфатредукции, измеренная с помощью радиоизотопа серы S^{35} оказалась максимальной на глубинах 2–3 см под поверхностью грунта. Она составляла здесь около 3 мкг/г сухого осадка в сутки (Skyring, 1983, 1985).

В свете данных об активности сульфатредукции в донных осадках рифа и о стимули-

рующем влиянии на него антропогенного воздействия следует подчеркнуть важность предотвращения загрязнения зоны коралловых рифов, ибо даже небольшое загрязнение стимулирует образование сероводорода в донных осадках рифа. Это наносит ущерб фауне рифа и тем самым подрывает его самоочистительную способность.

7.2. МИКРОФИТОБЕНТОС

Рыхлые осадки рифа, представленные главным образом коралловым песком, иногда с примесью обломочного материала, занимают, как правило, большую часть проективной площади большинства рифов. Однако важная роль населяющих эти осадки микроводорослей как одного из основных первопродуцентов в экосистеме рифа стала ясна сравнительно недавно (Сорокин, 1971; Sorokin, 1981). По-видимому, белый цвет коралловых песков не внушал исследователям мысли о густой заселенности их микроводорослями. Первые изменения фотосинтеза коралловых песков, выполненные нами с помощью радиоуглеродного и кислородного методов на гавайских рифах и на Маршалловых островах, обнаружили в них весьма интенсивный фотосинтез. Микроскопирование проб песка после растворения его карбонатной основы кислотой выявило присутствие в них альгофлоры, представленной главным образом диатомовыми и синезелеными водорослями (Gribb, 1973). Анализы показали, что в белом коралловом песке содержание хлорофилла "а" может достигать сотен миллиграммов на квадратный метр, а интенсивность фотосинтеза равняется 2–3 г С/м^2 в сутки (Sournia, 1976). В настоящее время доказана первостепенная роль микрофитобентоса коралловых песков в создании автотрофной продукции в экосистеме рифа наряду с упоминавшимся выше участием обитающих в донных осадках рифа сообществ микроорганизмов в деструкции органического вещества и в регенерации солевых биогенов (см. 5.4).

Фитоцен микрофитобентоса представлен преимущественно бентосными и перифитонными таксонами диатомей, нитчатыми и зооглейными формами синезеленых водорослей и симбиотическими зооксантеллами фораминифер (Plante-Cuny, 1973; Gribb, 1973; Sournia, 1976, 1977; Miller et al., 1977). В числе основных родов диатомовых водорослей, населяющих донные осадки рифа, такие, как Navicula, Nitzschia, Surirella, Achanther, Cocconeis, Amphora, Diploneis, Gyrosigma, Bacillaria, Mastogloia, Rhoicosigma, Donkinia, Coscinodiscus. При этом одни их виды (Cocconeis, Achanthes) прикрепляются к песчинкам, а другие движутся между ними (Nitzschia, Navicula, Gyrosigma). Их численность в коралловом песке достигает иногда $5–7 \cdot 10^5$ кл/г.

В числе массовых видов синезеленых водорослей, обитающих в составе микрофитобентоса, доминируют представители родов Schizotrix, Calotrix, Rivularia, Oscillatoria, Chroococcus, Lyngbia. Синезеленые водоросли часто образуют сплошной слизистый покров на мелком обломочном материале и на крупном песке в зонах его аккумуляции, особенно в затишных участках. Диатомеи также образуют иногда сплошной покров зеленовато-бурого цвета в затишных участках дна лагун. На мелководных участках патч-рифов, флета и прорезающих его каналов в крупнозернистых коралловых песках в большом количестве обитают крупные фораминиферы, которые содержат симбиотические водоросли-зооксантеллы. На таких участках дна именно они, а не свободно живущие микроводоросли производят преобладающую часть автотрофной продукции (Plante-Cuny, 1973; Sournia, 1976; см. 9.10). Содержание хлорофилла "а" в верхнем слое кораллового песка в среднем близко к 1,5–5 мкг/г (пределы колебаний от 0,5 до 30 мкг/г, Plante-Cuny, 1973; Sournia, 1976; Пропп и др., 1983; Burns et al., 1984). Биомасса водорослей в коралловых песках, согласно нашим определениям, составляет в среднем 1–2% от общего органического вещества и выражается величинами 0,4–1,3 мг сырого веса на 1 г (Sorokin, 1973, 1978а). Аналогичные величины дает расчет биомассы водорослей: исходя из среднего содержания хлорофилла "а" в коралловых песках 3–5 мкг/г и среднего соотношения "сырая биомасса водорослей" хлорофилла "а", равного 150:1 (отношение углерод биомассы : хлорофилл 10 : 1). Суточные коэффициенты удельной продукции водорослей (P/B) при таких значениях

их биомассы выражаются величинами 0,1–0,4. Биомасса водорослей в составе микрофитобентоса в среднем в 1,5–3 раза ниже биомассы бактерий. Лишь в "регенеративном" (детритном) осадке биомасса водорослей, составлявшая 24,5 мг/г, оказалась выше биомассы бактерий.

Продукция фотосинтеза фитобентоса песков, загрязняемых рифов в заливе Канеохе оказалась относительно низкой (см. табл. 7.5). В расчете на 1 м^2 она составляла 0,1–0,2 г С/м^2 в сутки. В коралловых песках этого залива преобладали деструкционные процессы. Дыхание микрофлоры превышало в них в 3–10 раз фотосинтез фитобентоса, составляя 0,7–1,9 г С/м^2 в сутки. В донных осадках атолла Маджуро, не подверженных антропогенному загрязнению, фотосинтез фитобентоса был в среднем в 2–5 раз выше, чем в донных осадках загрязняемого залива Канеохе, и существенно превышал бактериальную продукцию. В расчете на 1 м^2 суточная продукция фотосинтеза микрофитобентоса песков на большинстве исследованных участков была выше 0,3 г С/м^2, а на отдельных из них достигала 1,5–2,2 г С/м^2. Однако наибольшая ее величина была найдена в песке прибрежного пляжа у верхней границы прилива (11,7 г С/м^2 в сутки), что было соизмеримо с продукцией поля макрофитов или зарослей кораллов.

Интенсивность дыхания и фотосинтеза микрофитобентоса в коралловых песках атоллов зависит от степени заселенности окружающих рифов кораллами. На процветающих рифах с обильным ростом кораллов эти показатели метаболизма сообществ донной микрофлоры были в 5–10 раз выше, чем в донных осадках водорослевых рифов, находившихся в угнетенном состоянии (Сорокин, 1980; Sorokin, 1981b). Суточный фотосинтез в коралловых песках на процветающих рифах достигал 3,5 г С/м^2, дыхание – 4,16 г С/м^2 в сутки. В расчете на 1 г сухого веса фотосинтез в коралловом песке таких рифов составлял 100–160 мкг С/г в сутки, что близко к суточному фотосинтезу живых кораллов в расчете на вес их колоний (см. 13.1.2). Дыхание на процветающих рифах, как правило, превышает фотосинтез фитобентоса в 1,5–3 раза. Это свидетельствует в пользу того, что в донные осадки таких рифов в большом количестве поступает усвояемое органическое вещество, в основном в виде слизи, выделяемой кораллами. Приток органического вещества в донные осадки стимулирует как процессы деструкции, так и развитие фитобентоса в верхнем слое осадков, поскольку в условиях интенсивной деструкции усиливается и поставка солевых биогенов сообществам обитающего в них фитобентоса. В донных осадках рифов со слабым ростом кораллов поставка органического вещества (а вместе с ним и биогенов) снижается, что приводит к снижению интенсивности фотосинтеза и дыхания фитобентоса. При этом дыхание снижается в большей степени, чем фотосинтез, который в донных осадках таких рифов обычно превышает дыхание в 1,5–5 раз (табл. 7.6).

Высокий уровень фотосинтеза и дыхания отмечен в донных осадках коралловых рифов Центрального Вьетнама, которые характеризуются интенсивным поступлением органического вещества за счет терригенного стока. Коралловые пески приконтинентальных рифов часто заносятся терригенными наилками. Донные осадки мелководных участков характеризуются здесь весьма интенсивным метаболизмом и высокой продукцией фотосинтеза обитающего в них микрофитобентоса. Суточный фотосинтез фитобентоса на большинстве обследованных рифов был выше 0,4 г С/м^2, превышая в отдельных случаях 1 г С/м^2. При этом на большей части станций в мелководных участках дна фотосинтез в суточном балансе был выше дыхания. Интенсивность дыхания составляла в среднем 0,4–1 г С/м^2. На приглубых участках дна, глубже 5 м, фотосинтез снижался до 0,2–0,6 г С/м^2. Дыхание на приглубых участках дна в большинстве случаев превышало фотосинтез в суточном балансе. Наибольшие величины дыхания (до 6 г O_2/м^2 в сутки) были зарегистрированы в карбонатных илах, которые отлагаются в приглубых участках бухт. При такой интенсивности потребления кислорода может возникать его дефицит в придонном слое, что способствует возникновению сульфатредукции. Сульфатредукция широко распространена в заиленных коралловых песках прибрежных рифов Вьетнама, где слой черных от выпадения гидротроилита осадков часто можно обнаружить на глубине 1–2 см под поверхностью дна.

Таблица 7.6

Суточные величины фотосинтеза (*P*) и дыхания (*D*) микрофитобентоса кораллового песка рифов с различным уровнем развития кораллов (обозначения зон рифа: *pr* – зона патч-рифов у внутреннего края лагуны, *Fl* – флет, *L* – лагуна)

Местоположение рифа	Характеристика рифа	Зона рифа	$C_{орг}$, %	*P*				*D/P*	$P/C_{орг}$, %
				мкг/г	г С/м²	мкг O_2/г	г С/м²		
Риф Скотта (Индийский океан)	Обильный рост кораллов	*L*	0,50	95	1,58	170	1,28	0,8	1,6
		pr	0,90	103	2,16	416	3,12	1,4	2,2
Атолл Конфликт (арх. Луизиада)		*pr*	0,58	168	3,52	321	2,42	0,7	3,5
		L	0,37	121	2,0	280	2,12	1,1	2,0
Атолл Фунафути (острова Эллис)	Средний рост кораллов	*L*	0,45	33	0,54	77	1,54	2,9	0,5
		pr	0,86	62	1,30	64	0,48	0,36	1,3
Атолл Векаи (острова Лау)	Слабый рост кораллов	*Fl*	0,24	53	0,42	114	0,86	2,0	0,4
		pr	0,81	28	0,32	62	0,46	1,4	0,3
Атолл Нгелле-леву (там же)		*L*	0,55	58	0,96	133	1,0	1,0	0,9
		pr	0,75	37	0,78	70	0,52	0,7	0,8
Атолл Катафанг (там же)	Разрушающиеся водорослевые рифы, живых кораллов почти нет	*L*	0,60	35	0,40	53	0,40	1,0	0,4
		pr	0,47	21	0,14	37	0,28	2,0	0,1
		Fl	0,17	25	0,52	26	0,20	0,4	0,5
Атолл Велангилала (там же)		*pr*	0,16	29	0,24	22	0,16	0,7	0,2

Таблица 7.7

Уровень продукции фотосинтеза по результатам измерения разными авторами с помощью различных методов (обозначения методов: C^{14} – радиоуглеродный, к.с. – кислородный метод в замкнутых сосудах, к.п. – в колпаках in situ без протока, к.п.п. – то же, с протоком)

Местоположение рифа	Метод	Фотосинтез (*P*)	Дыхание (*D*)	*D/P* средн.	Литературный источник
Банка Фантом (Тиморское море)	к.п.п.	0,055	0,26	4,7	Пропп и др., 1983
Херон (лагуна), Б. барьерный риф	к.п.п.	0,26	0,32	1,2	Там же
Там же	к.с.	0,57	0,64	1,1	Сорокин, 1984
Атолл Уантри, Б. барьерный риф		0,9	1,4	1,6	Kinsey, 1978
Атолл Такапото (о-ва Туамоту)	к.с.	1,0–3,2	–	–	Sournia, 1976
Атолл Синтон (Южно-Китайское море)	к.п.	0,45–0,92	0,42–0,92	0,73	Сорокин и др., 1990
Риф Скотта (Индийский океан)	к.с.	1,58–2,16	1,28–3,12	1,2	Сорокин, 1980
Атолл Маджуро (Маршалловы о-ва)	C^{14}	0,40–2,22	0,28–3,96	1,8	Сорокин, 1973б
У о-ва Носи Бе (Мадагаскар)	C^{14}	0,23–0,39	–	–	Plante-Cuny, 1973
Залив Канеохе (Гавайи)	C^{14}	0,08–0,21	0,68–1,90	8,9	Сорокин, 1973
Центральный Вьетнам	к.п.	0,06–0,36	0,46–0,68	2,7	Сорокин и др., 1990
Там же	к.с.	0,50–1,70	0,52–1,70	1,0	Там же, 1990

Сведения об интенсивности фотосинтеза и дыхания микрофитобентоса донных осадков рифов, полученные различными авторами, обобщены в табл. 7.7. Они показывают, что в целом применение разных методов для ее определения дает достаточно сопоставимые результаты. Суточный фотосинтез коралловых песков на мелководьях близок в среднем к 0,3–1 г С/м². Дыхание в большинстве случаев превышает фотосинтез, что особенно четко выражено в зонах обильного роста кораллов или терригенного стока органики, когда обеспечивается дополнительно к фотосинтезу поставка усвояемого органического вещества гетеротрофной микрофлоре донных осадков.

7.3. ПЕРИФИТОННЫЕ ОБРАСТАНИЯ

Пористое тело скального известняка рифа, а также колонии отмерших кораллов и скапливающийся на дне крупный обломочный материал образуют на нем огромные поверхности. В условиях высокой температуры воды, хорошей освещенности и интенсивной гидродинамики эти поверхности, площадь которых, по оценке Одума и Одума (1955), втрое (а скорее всего более чем втрое, Dahl, 1973) превышает проективную площадь рифа, густо обрастают перифитоном. Перифитонные обрастания образуют на поверхности колоний мертвых кораллов и крупных их обломков плотные чехлы толщиною 3–5 мм. Чехлы перифитонных обрастаний имеют вид "ершиков", слизистых налетов или кирок в зависимости от преобладания в их составе тех или иных групп водорослей. Эти обрастания фактически представляют собой своеобразные микробиоценозы, в которых объединены автотрофы и гетеротрофы: водоросли, бактерии, инфузории, фораминиферы и другие животные микробентоса.

Бактериальное население перифитонных обрастаний представлено преимущественно прикрепляющимися нитевидными бактериями типа флексибактерий и бактерий родов Cladporix, Leptotrix и Crenotrix. Особенно многочисленны в перифитонных обрастаниях флексибактерии, именуемые и скользящими бактериями. Их нити постоянно активно изгибаются, вследствие чего увеличивается их контакт клеток с окружающей водной средой. Многочисленны также в составе перифитона одиночные бактерии, обладающие выростами для прикрепления к поверхности клеток перифитонных водорослей, такие, как каулобактерии и простекобактерии.

В состав водорослей перифитона входят мелкие талломные макрофиты с размером талломов 0,5–1,5 см, корковые кораллины, нитчатки, микроводоросли с размерами от 2 до 100 км. В составе талломных макрофитов перифитона чаще других встречаются представители зеленых водорослей из родов Enteromorpha, Caulerpa, Chaetomorpha, Acetabularia, Bryopsys, бурых водорослей Ectocarpus, Giffordia, Sphacelaria и красных

Таблица 7.8

Биомасса и функциональная активность бактерий и водорослей в составе перифитонных обрастаний колоний мертвых кораллов в заливе Канеохе, Гавайи (обозначения: N – численность, B – сырая биомасса, P – суточная продукция сырой биомассы, D – дыхание)

Разрез	Местоположение разреза	Микрофлора перифитона			
		N, 10^9/см²	B, мкг/см²	P, мкг/см²	P/B
1	Флет прибрежного рифа у о-ва Коконат	0,32	170	110	0,65
	Там же, у края рифа	0,24	60	42	0,70
2	Флет лагунного рифа	0,17	70	46	0,66
3	Внешний край рифа	0,12	20	12	0,60

*Величины D и P_p выражены в мкг С/см².

водорослей Gelidiella, Polisiphonia, Chondria, Champia, Heterosiphonia, Laurencia, Hypnea, Plerocladia, Wurdemannia. Нитчатки, обильно заселяющие мертвые кораллы и обломочный материал, представлены в основном зелеными водорослями Cladophora, Cladophoropsis, Trichosolen и синезелеными нитчатыми водорослями, которые часто доминируют в составе фитоцена перифитонных обрастаний, образуя на них сплошной покров. Среди них массовыми являются представители родов Calotrix, Schizotrix, Kyritrix, Oscillatoria, Mastigocoleus.

Важное значение в формировании фитоцена перифитона имеют такие представители таких родов синезеленых водослей, как Spirulina, Lyngbia, Nostoc, Rivularia. Синезеленые водоросли Nostoc, Rulfsia, Entophysalia образуют смолоподобные темно-зеленые или черно-коричневые слизистые налеты на скальном флете и на поверхности мертвых кораллов. Некоторые из широко распространенных на рифах зеленых и синезеленых нитчатых водорослей способны "сверлить" известняк. Они проникают в толщу приповерхностных слоев скального флета, в колонии мертвых и живых кораллов и плотно их заселяют. В числе таких водорослей зеленая водоросль Ostreobium reineckei и синезеленые водоросли Entophysalia deusta и Mastigocoleus testarum (Odum, Odum, 1955; Gribb, 1973; Kobluk, Risk, 1977).

В составе перифитона в массовом количестве встречаются красные корковые известковые водоросли кораллины. Они часто образуют сплошные корки на колониях отмерших ветвистых кораллов и на поверхности скального флета. Особенно они доминируют в составе перифитонных обрастаний на затененных их поверхностях, покрывая нижние части колоний отмерших кораллов, стенки расщелин и пещер скального флета. Среди них в составе перифитона обычны представители родов Porolithon, Jania, Peyssonelia, Litothamnion, Lithophyllum, Neogoniolithon. Наконец в составе перифитона обитает множество разнообразных микроводорослей размерами до 5 мкм и менее. Среди них различные донные и перифитонные диатомеи, которые представлены такими их родами, как Camylodiscus, Podocystis, Triceratium, Navicula, Nitzschia. Некоторые из перечисленных видов диатомей обитают и на живых кораллах (Montgomery et al., 1977). В составе микроводорослей перифитона, численность которых достигает 10^5 кл/см^2, представители мелких синезеленых водорослей из порядка Nostocales. В состав сообществ перифитона входят также организмы микробентоса. Они представлены прежде всего инфузориями, мелкими фораминиферами и мелкими нематодами. Биомасса бактерий и микроводорослей в составе перифитона составляет от долей миллиграммов до нескольких миллиграммов на квадратный сантиметр (0,4–4,2 мг/см^2), или 5–15% от общего органического вещества обрастаемых им отростков ветвистых колоний мертвых кораллов (табл. 7.8, 7,9). Соотношение между биомассой водорослей

Водоросли перифитона				D, мкг O_2/см^2	$K\ D/P_p^*$
N, 10^4/см^2	B, мкг/см^2	P_p, мкг/см^2	P_p/B		
60	540	600	0,56	82	1,7
40	350	235	6,67	32	0,85
90	930	350	0,37	35	0,6
420	4500	1110	0,27	11	0,06

Таблица 7.9

Биомасса и функциональная активность микрофлоры и водорослей перифитонных обрастаний мертвых кораллов на рифах атолла Маджуро (величины биомассы и продукции даны в мг сырого веса на 1 г соскоба обросшей поверхности колонии; обозначения те же, что в табл. 7.8) (по Сорокину, 1973б)

Местоположение разреза	№ станции	Характер биотопа	Микрофлора перифитона				Водоросли перифитона (P_p)	D, мг O_2/г	D/P_p^*
			N, 10^9/г	B, мг/г	P, мг/г	P/B			
У о-ва Аджуротаке, лагунный риф	1	Мертвый прибрежный риф Флет,	3,10	0,92	1,20	1,3	2,08	0,88	2,6
	2	покрытый песком	1,94	0,59	0,26	0,4	1,54	0,19	0,7
	3	Флет с редкими отмершими кораллами	2,80	0,84	1,10	1,3	4,80	0,83	1,1
	4	Флет, покрытый кораллами, преимущественно мертвыми	1,92	0,58	0,35	0,6	1,38	0,27	1,2
У о-ва Аруракку, лагунный риф	2	Отмерший прибрежный риф	7,20	1,80	0,99	0,6	4,45	0,75	1,0
	3	Флет с живыми кораллами	6,20	2,48	2,15	0,9	4,10	1,60	2,5
	4	Песчаный флет	4,0	1,04	0,36	0,3	1,75	0,27	1,0
	5	Край рифа с плотным покрытием живыми кораллами	2,3	5,70	0,43	0,7	2,20	0,29	0,8
У о-ва Эродж, у края лагунного рифа	3		4,3	1,32	1,06	0,8	1,48	0,80	3,4

*Величины D и P_p выражены в мг С/г.

Таблица 7.10

Микрофлора и функциональная активность перифитонных обрастаний мертвых кораллов и крупного обломочного материала на рифах Вьетнама (обозначения те же)

Местоположение рифа	Микрофлора		Фотосинтез водорослей		Дыхание		D/P
	N, 10^9/г	B, мг/г	мкг O_2/г в час	г С/м^2 в сутки (P)	мкг O_2/г в час	г С/м^2 в сутки (D)	
Континентальный Вьетнам:							
У о-ва Хонке	4,52	1,36	75,7	2,06	12,0	0,86	0,4
В бухте Ванфонг	2,83	2,27	37,2	1,26	23,0	2,07	1,6
У о-ва Хоннуа	1,56	0,93	60,2	1,64	12,8	0,92	0,6
В бухте Вунг-Ро	1,05	1,30	105,9	1,80	20,2	0,90	0,5
Атолл Синтон (Южно-Китайское море)	0,63	0,38	148,5	3,03	38,8	2,09	0,7
У о-ва Чонша (Спратли)	0,50	0,30	131,2	2,23	7,3	0,33	0,15
У о-ва Тху(острова Тху)	0,55	0,44	36,1	0,57	4,6	0,21	0,4
У о-ва Сюд (там же)	0,80	0,26	149,9	3,58	31,5	1,96	0,5

Таблица 7.11

Численность (N) и биомасса (B) микрофлоры перифитона, обрастающего мертвые кораллы или скальный флет рифов, с разным уровнем покрытия их живыми кораллами

Местоположение рифа	Характеристика рифа	N, 10^9/г	B, мг/г
Риф Скотта, северный	Обильное покрытие живыми кораллами	2,50	1,80
Риф Скотта, южный		4,63	4,18
Берег Маклая, Новая Гвинея		4,20	3,15
Атолл Конфликт	Средний уровень роста кораллов	3,90	1,55
У о-ва Панарора		4,70	1,90
Атолл Нгеллелеву	Слабый рост кораллов	2,71	3,34
Атолл Фунафути		3,70	4,60
У о-ва Паама		3,63	1,58

и биомассой бактерий варьировало от 3 на загрязняемом участке залива (станция 1) до 200 на чистом участке внешнего рифа. Соответственно в первом случае биомасса и суточная продукция бактериального населения перифитона были почти на порядок выше, чем в последнем. Эти данные показывают, что в условиях загрязнения развитие перифитонных водорослей угнетается и их место занимают бактерии. В чистых участках соотношение между ними зависит в большей степени от механизмов, регулирующих отношения между автотрофами и гетеротрофами в сообществе.

Общая численность бактерий в составе перифитонных обрастаний, как правило, приближается к 10^9 кл/см^2 (см. табл. 7.8, 7.9), а в расчете на 1 г соскоба составляет $2–6 \cdot 10^9$ кл (табл. 7.10). При этом в отличие от микрофлоры микрофитобентоса обилие микрофлоры в перифитонных обрастаниях разных рифов практически не зависит от заселенности их живыми кораллами (табл. 7.11). Микрофлора перифитона одинаково обильна на живом процветающем рифе Скотта, и на голом флете разрушенного атолла Фунафути, и на угнетенных окаймляюших рифах Новых Гебрид и архипелага Лау, где живые кораллы практически отсутствуют. Аналогичным образом ведет себя и водорослевый компонент перифитона, если судить по интенсивности его фотосинтеза, а также по общей интенсивности метаболизма перифитона. Эти данные показы-

Таблица 7.12

Уровень продукции фотосинтеза фитобентоса и перифитона по результатам измерения разными авторами с помощью различных методов (обозначения методов: C^{14} – радиоуглеродный, к.с – кислородный метод в замкнутых сосудах, к.п. – в колпаках in situ без протока, к.п.п. – то же, с протоком)

Местоположение рифа	Характеристика объекта	Метод	Фотосинтез, г С/м² в сутки	Дыхание, г С/м² в сутки	Литературный источник
1	2	3	4	5	6
Банка Фантом (Тиморское море)	Коралловый песок	к.п.п.	0,055	0,26	Пропп и др., 1983
Риф Херон (лагуна),	То же	к.п.п.	0,26	0,32	Там же
Б. барьерный риф	,,	к.с.	0,57	0,64	Сорокин, 1984
Там же					
Атолл Уантари, Б. барьерный риф	,,		0,9	1,4	Kinsey, 1978
Атолл Такапото (острова Туамоту)	,,	к.с.	1,0–3,2	–	Sournia, 1976
Атолл Синтон (Южно-Китайское море)	,,	к.п.	0,45–0,92	0,42–0,59	Сорокин и др., 1990
Риф Скотта (Индийский океан)	,,	к.с.	1,58–2,16	1,28–3,12	Сорокин, 1980
Атолл Маджуро (Маршалловы острова)	,,	C^{14}	0,40–2,22	0,28–3,96	Сорокин, 1973б
У о-ва Носи-Бе (Мадагаскар)	,,	C^{14}	0,23–0,39	–	Plante–Cuny, 1973
В заливе Канеохе (Гавайи)	Коралловый песок	C^{14}	0,08–0,21	0,68–1,90	Сорокин, 1973
Центральный Вьетнам	Заиленный коралловый песок	к.п.	0,06–0,36	0,46–0,68	Сорокин и др., 1990
Там же	Коралловый песок	к.с.	0,50–1,70	0,52–1,70	Там же
Банка Фантом	Перифитон обломочного материала	к.п.п.	1,08	1,13	Пропп и др., 1983
У о-ва Хон-Ке	То же	к.с.	1,42–2,0	0,86–1,08	Сорокин и др., 1990
Там же	Перифитон на мертвых кораллах	к.с.	1,95	1,48	Там же
У о-ва Херон	То же	к.с.	0,75	0,30	Сорокин, 1984
У о-ва Кюрасао	Перифитон скального флета	к.с.	2,42	1,42	Wanders, 1976
Там же	То же	к.с.	0,68	0,24	Там же
Атолл Эниветок	,,	к.с.	1,06–1,39	–	Bakus, 1967
Атолл Конфликт (арх. Луизиада)	Перифитон на мертвых кораллах	к.с.	1,34	1,80	Сорокин, 1980
Атолл Велангилала (острова Лау)	То же	к.с.	2,12	2,65	Там же
Атолл Фунафути (острова Эллис)	Перифитон скального флета	к.с.	1,45	1,08	,,

Таблица 7.12 (окончание)

1	2	3	4	5	6
Там же	Перифитон на мертвых кораллах	к.с.	2,90	1,41	„
Атолл Синтон (Южно-Китайское море)		к.с.	3,03	2,09	Сорокин и др., 1990
Атолл Уантри, Б. барьерный риф	Перифитон	к.с.	0,65–1,65	–	Borowitzka et al., 1983

Таблица 7.13

Суточные величины фотосинтеза (P_p) и дыхания ($Д$) образцов кораллов, взятых из живой части колонии (ж.к.) и из отмершей части колонии, обросшей перифитоном (м.к.) ($C_{орг}$ – содержание органического углерода в колонии в % от ее сухого веса; K – то же, в мкг С/г)

Местоположение рифа	Образец	$C_{орг}$	P_p, мкг С/г	D, мкг С/г	P_p/D	P_p/K, %
Атоллы:						
Конфликт	ж.к.	3,13	190	170	1,1	0,6
	м.к.	2,70	270	360	0,8	0,9
Фунафути	ж.к.	0,55	296	204	1,5	5,1
	м.к.	1,09	182	98	1,8	1,5
Нгеллелеву	ж.к.	2,09	641	506	1,3	2,9
	м.к.	0,86	580	282	2,2	2.6

вают, что сообщества перифитона рифов получают органическое вещество и биогены из внешнего по отношению к экосистеме самого рифа источника, каким являются проходящие над рифом воды океана. Эти воды даже в олиготрофных районах содержат 0,1–0,2 мкг ат./л доступного для бактерий перифитона органического фосфора и 0,2–0,4 мг С/л усвояемого для бактерий перифитона органического вещества. Описанные свойства перифитонных обрастаний имеют первостепенное значение для функционирования экосистемы рифа, поскольку они способствуют обеспечению положительного баланса биогенов и органического вещества при ее взаимодействии с окружающим океаном.

Что касается интенсивности метаболизма перифитонных обрастаний, то уже его первые анализы, выполненные нами на гавайских рифах и на атолле Маджуро (см. табл. 7.8, 7.9), показали, что по интенсивности фотосинтеза и дыхания их можно считать в числе наиболее активных сообществ экосистемы рифа. Коэффициенты удельной продукции микрофлоры рифа (P/B) оказались значительно (в 2–3 раза) выше таковых у микрофлоры донных осадков (см. табл. 7.2). Удельная продукция водорослей перифитона (0,3–0,6 за сутки) также оказалась весьма высокой и соизмеримой с таковой у фитопланктона рифа. Суточная продукция фотосинтеза в расчете на 1 $см^2$ поверхности колоний мертвых кораллов на внешних гавайских рифах в заливе Канеохе достигала 1,1 мг $С/м^2$ в сутки, что в расчете на 1 $м^2$ в зависимости от степени покрытия ими дна может дать до 10 г $С/м^2$ органической продукции за сутки. В загрязненном участке залива Канеохе (см. табл. 7.5, ст. 1, 2) развитие перифитона было ослабленным. Однако и здесь суточный фотосинтез превышал 0,3 мг $С/м^2$ в сутки. На загрязняемом участке

дыхание перифитона было существенно выше фотосинтеза. Это указывает на преобладание гетеротрофных деструкционных процессов в сообществах перифитона загрязняемой зоны рифа. На чистом атолле Маджуро перифитонные обрастания характеризовались очень высокими показателями биомассы входящей в их состав микрофлоры (1–5 мг/г) и высокой ее продукцией (0,3–2 мг/г в сутки) при величине коэффициентов P/B 0,6–1,3. Интенсивность фотосинтеза водорослей перифитонных обрастаний была здесь также очень велика и достигала 2–4 мг сырой биомассы на 1 г соскоба перифитона или 120–250 мгк С/г в сутки. При этом фотосинтез перифитонных обрастаний в зоне лагунных рифов этого атолла был в большинстве случаев сбалансирован с дыханием. Результаты измерений, выполненных в рифах Вьетнама (см. табл. 7.10), показали, что в перифитонных обрастаниях приконтинентальных рифов, получающих значительный приток органического вещества с суши, микрофлора намного богаче, чем на рифах в открытых районах Южно-Китайского моря. Суточная продукция фотосинтеза перифитона превышала в большинстве случаев 1 г С/м^2, а на атолле Синтон достигала 3 г С/м^2 в сутки. При этом фотосинтез перифитона в суточном балансе был, как правило, в 2–6 раз выше дыхания. Лишь в бухте Ванфонг, подверженной загрязнению, дыхание было выше фотосинтеза.

Основные сведения об интенсивности автотрофной продукции и гетеротрофного метаболизма перифитонных обрастаний разных рифов обобщены в табл. 7.12. Они показывают, что в среднем продукция и метаболизм перифитонных обрастаний в расчете на 1 м^2 площади рифа в 1,5–2 раза выше, чем у микрофитобентоса донных осадков. По средним данным, оба эти показателя в определенной мере сбалансированы и выражаются достаточно высокими величинами: 1–2 г С/м^2 в сутки. Учитывая необычайно широкое развитие перифитонных обрастаний на рифах, можно с уверенностью утверждать, что сообщества перифитона следует отнести по их значимости к ключевым функциональным компонентам экосистемы рифа наряду с сообществами самих кораллов. Наглядным подтверждением такого вывода могут служить результаты опытов, доказавших соизмеримость интенсивности метаболизма живых кораллов и отмерших участков их колоний, покрытых перифитоном в расчете на вес колонии (табл. 7.13).

ГЛАВА 8

ДОННЫЕ РАСТИТЕЛЬНЫЕ АССОЦИАЦИИ КОРАЛЛОВЫХ РИФОВ

Донная растительность коралловых рифов на первый взгляд кажется обедненной по сравнению с пышными зарослями макрофитов и морских трав в прибрежье морей умеренной зоны. Действительно, флора водной растительности умеренных вод по числу видов в несколько раз богаче флоры, заселяющей донные биотопы коралловых рифов. В составе донной флоры рифов отсутствуют такие массовые формы крупноталломных макрофитов, как ламинарии, которые в умеренных водах занимают доминирующее положение. Макрофиты с талломами более 1 м на рифах крайне редки. Большая их часть представлена формами с очень мелкими, часто нитевидными талломами длиной 3–6 см. В составе водной растительности рифа значительное место (до 30% биомассы и более) занимают массовые корковые известковые водоросли кораллины, внешне малоприметные. Все эти поверхностные впечатления заставляли первых исследователей рифа считать, что донная растительность имеет на рифах подчиненное значение. Однако исследования, выполненные в 1950–1970 гг. выявили первостепенную ее роль в автотрофной продукции органического вещества и в создании известковой конструкции рифа (Doty, 1974). Оказалось, что даже на рифах с достаточно высоким покрытием дна живыми кораллами, таких, как атоллы Эниветок или Уантри, первичная продукция донных растительных ассоциаций, представленных плотными зарослями мелкоталломных макрофитов ("algal turf") и корковыми кораллами, составляет 40–80% от суммарной первичной продукции донных биотопов рифа (Odum, Odum, 1955; Borowitzka et al., 1983).

На рифах, где живые кораллы малочисленны, водоросли и особенно известковые занимают доминирующее положение в донных биотопах и играют ведущую роль в продукции органического вещества и карбонатного материала. Не случайно такие рифы называют "водорослевыми" (Lee, 1967; Stoddart, 1969; Womersley, Bailey, 1969). Результаты анализов кернов, полученные при бурении рифов, показывают, что карбонатный материал, произведенный известковыми водорослями, может составлять до половины и более общего количества известкового материала рифа (см. 3.3). Большая доля красных известковых водорослей кораллин и специализированных зеленых известковых водорослей из рода Hailimeda в составе фитоцена является одной из наиболее характерных особенностей донных растительных ассоциаций рифа. Другие их особенности состоят в большом разнообразии входящих в их состав мелкоталломных и нитчатых форм красных водорослей, а также в значительной роли эпифитных макрофитов в формировании фитоцена.

Донная растительность рифа подвержена интенсивному выеданию со стороны многих рыб и донных беспозвоночных. Процесс выедания является одним из основных факторов, регулирующих состав фитоцена донных биотопов и уровень развития водной растительности на рифе (Earle, 1972; Ogden, 1976). В то же время выедание водорослей ведет к постоянному омоложению популяций водорослей и к доминированию в их составе мелкоталломных быстрорастущих их видов. В сочетании с высокой удельной поверхностью, занятой донной растительностью, это обеспечивает значительную растительную продукцию в донных биотопах рифов, несмотря на кажущуюся обедненность их флоры и угнетенное ее состояние (Gribb, 1973; Wanders, 1976a).

Таксономический состав макрофитов коралловых рифов изучали многие авторы (Dawson, 1957; Taylor, 1960); Lee, 1967; Tsuda, 1972; Gribb, 1973; Tsuda, Wray, 1977;

Van den Hoeck et al., 1978; Menez, Calumpong, 1981; Norris, Bucher, 1982; Williams et al., 1983; Виноградова, Калугина-Гутник, 1985). Большое внимание было уделено изучению морских трав (Lipkin, 1979; Tsuda, 1979; Zieman et al., 1979; Wahbeh, 1981). Благодаря работам ряда исследователей (Odum, Odum, 1955; Odum et al., 1959; Colley et al., 1962; Littler, 1973; Wanders, 1976; Quasim, 1979; Титлянов и др., 1983; и др.) мы располагаем данными, которые дают возможность ориентировочных оценок продуктивности донных растительных ассоциаций коралловых рифов. В последние годы определенное внимание уделяется также проблемам марикультуры водорослей на рифе (Doty, 1971, 1981; Nelson, Tsutsui, 1981).

8.1. СОСТАВ СООБЩЕСТВ БЕНТОСНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ И МОРСКИХ ТРАВ

В состав растительных сообществ донных биотопов рифов входят представители четырех основных таксономических групп (типов) водорослей: диатомовые, синезеленые, зеленые, бурые и красные, а также группа цветковых водных растений–морских трав. Группа диатомовых водорослей, которая входит в состав фитоцена перифитона и микрофитобентоса рыхлых донных осадков, рассматривалась выше (см. 7.2). Синезеленые водоросли являются важным компонентом фитоцена донных биотопов большинства рифов. Они часто образуют сплошной мшистый покров (turf) на скальных поверхностях рифа, на обломочном материале и на коралловом песке лагун (Bakus, 1967; Salvat, 1981). Зооглейные их формы, такие, как Rivularia, образуют слизистые наросты на мертвых кораллах и на их обломках. Наиболее распространенными представителями этой группы являются нитчатые формы синезеленых водорослей: Lyngbia, Schizotrix, Calotrix, Hormothamnium, Kyritrix. На них приходится значительная часть первичной продукции рифа (Bakus, 1967; Wanders, 1976; Borowitzka et al., 1983). Часто в составе ассоциаций синезеленых водорослей присутствуют мелкоталломные макрофиты из родов Giffordia, Ceramium, Polysiphonia, Gelidiella, Bryopsis. Такие ассоциации, густым покровом покрывающие поверхность твердого субстрата и обломочный материал, занимают от 30 до 80% площади донных биотопов рифа в зоне флета (Borowitzka et al., 1983).

Общее число видов зеленых, бурых и красных макроводорослей в составе фитоцена коралловых рифов открытого моря близко к 100–250, и лишь на рифах континентального шельфа у границ тропиков оно достигает 300–400 (табл. 8.1). Таким образом, флора макрофитов в зоне рифов обеднена по сравнению с флорой шельфа умеренной зоны, где число видов составляет 700–1000. При этом в наибольшей степени на рифах обеднел видовой состав бурых водорослей, число видов которых на большинстве рифов не превышает 20–30, тогда как в умеренной зоне оно близко к 200. Общее число видов в растительных ассоциациях рифов атоллов в среднем составляет от 5 до 70, возрастая на рифах континентального шельфа до 100–140.

В числе наиболее распространенных на рифах зеленых водорослей прежде всего следует назвать представителей специализированного рода рифовых макрофитов Halimeda (Colinvaux, 1980). Эти известковые водоросли с очень прочным талломом, сильно инкрустированым карбонатом кальция. Они прикрепляются ризоидами к скальному и рыхлому субстрату. Халимеда часто бывает руководящим видом донных растительных ассоциаций рифов (табл. 8.2), причем как в затишных зонах рифа с песчаным дном, так и на скальном флете и на его внешнем скпоне (Hillis-Colinvaux, 1977). На одном рифе могут обитать 10–20 видов халимеды. Покрытие ею поверхности может достигать 60–80%, а биомасса до 20 кг/м^2. Халимеда является на многих рифах одним из основных продуцентов органического вещества и известкового материала рыхлых осадков (Hallis-Colinvaux, 1974; 1980; Drew, Abel, 1983). Важное значение в составе растительных ассоциаций лагуны и флета играют другие представители известковых зеленых водорослей, такие, как Penicillus и Udotea. В составе перифитона и эпифитов

Таблица 8.1

Общее число видов основных водорослей-макрофитов в составе фитоценов коралловых рифов разных регионов
(данные из: Bakus, 1969; Rutzler, Macintyre, 1982; Cribb, 1973; Menez, Calumpony, 1981; Винодова, Калугина-Гутник, 1985)

Район	Зеленые (Chlorophyta)	Бурые (Phaeophyta)	Красные (Rhodophyta)	Всего видов
Бермудские острова	59	23	63	145
Флорида	143	55	216	414
Белиз (Атлантика)	73	32	124	239
Острова Индийского океана	50	26	46	122
Южный Вьетнам	97	60	154	311
Мальдивские острова	28	8	22	58
Острова Гилберта	21	5	29	55
Атолл Ифалук (Каролинские острова)	46	3	37	86
Маршалловы острова	108	24	117	249
Гавайские острова	21	8	35	64
Филиппины	74	29	109	219
Соломоновы острова	–	–	–	243
Большой барьерный риф Австралии (южная часть)	–	–	–	230
Британские острова*	198	198	353	749
Южная Австралия*	94	191	725	1010

*Районы приведены для сравнения.

Таблица 8.2

Соотношение средней биомассы (*B*) руководящих видов в донных биотопах северо-восточного рифа Сейшельских островов
(данные: Виноградова, Калугина-Гутник, 1985)

Риф	Доминирующие виды водных растений	Прибрежный канал, песок		Флет		Край рифа патч-рифы, песок	
		B		*B*		*B*	
		кг/м²	% от суммы	кг/м²	% от суммы	кг/м²	% от суммы
У острова Коэтиви (Сейшельские)	Thalassiodendron ciliatum	1,06	98,6	0,02	2,8	1,79	79,9
	Udotea flabellum	0,015	1,4	0,16	22,7	0,015	0,7
	Dictiosphaeria cavernosa	0	0	0,49	69,4	0,40	17,8
	Laurencia sp.	0	0	0,002	0,3	0,032	1,4
	Jania rubens	0	0	0,02	3,0	0	0
Подветренный риф у острова Каргадос–Карахос	Thalassiodendron ciliatum	0,71	55,7	0	0	0	0
	Caulerpa cupressoides	0,31	24,5	0,19	1,0	0	0
	Dictiosphaeria cavernosa	0,12	9,4	0	0	0	0
	Halimeda opunta + Halimeda sp.	0	0	21,45	95,8	0,22	28,9
	Udotea sp.	0	0	0	0	0,55	71,0

обычны сифоновые зеленые водоросли Caulerpa. Заметную роль в экосистеме рифа имеют нитчатые формы зеленых водорослей Cladophora и Chaetomorpha. Они часто входят в состав перифитонных обрастаний, особенно на начальных этапах сукцессии растительных сообществ. Зеленые водоросли Ulva, Enteromorpha, Cladophora преобладают в числе первых поселенцев на ранних стадиях восстановления альгофлоры рифов после ее разрушения тайфуном (Dollar, 1982), а также при формировании альгофлоры на искусственных рифах (Tsuda, Kami, 1973). Они подвергаются интенсивному выеданию. Это в значительной мере ограничивает развитие зеленых водорослей в донных биотопах рифов. Их популяции сохраняются в этих условиях в основном за счет высокой скорости их роста (Borowitzka et al., 1983).

Общее число бурых водорослей на рифах открытого океана обычно невелико (10–30 видов). Многие из них часто бывают руководящими в составе растительных ассоциаций. В числе последних представители родов Sargassum, Turbinaria, Dictyota. Многие виды бурых водорослей с мелкими талломами участвуют в формировании сообществ перифитона или являются эпифитами. В целом они тяготеют к зонам литорали, подветренного флета и лагунных патч-рифов, для которых характерен волнобой при достаточно высокой турбулентности водной толщи (Tsuda, 1977). Таковые их роды Ectocarpus, Sphacelaria, Ralfsia, Chnoospora, некоторые виды Sargassum (S. polycystum.). В то же время многие их виды могут обитать и на внешнем склоне в условиях волнобоя (Padina, Hydroclathrus, Dictyota, Sargassum novaehollandae, Turbinaria). Значительные заросли на внешнем склоне карибских рифов образует Sargassum platycarpum (Van den Hoek, 1969).

По числу видов на большинстве рифов преобладают красные водоросли. Они представлены формами с мелкими, часто нитевидными талломами, а также известковыми водорослями кораллинами, которые участвуют в создании скальной конструкции рифа. Красные водоросли Gilidium, Gelidiopsis, Briopsis, Galaxaura, Laurencia, Ceramium, Polysiphoni обитают в сообществах перифитонных обрастаний на скальном флете, на мертвых кораллах и на обломочном материале (Wanders, 1976; Borowitzka et al., 1983), а Polysiphonia и Champia являются эпифитами макрофитов и морских трав (Fortes, 1981; Penhale, Capone, 1981). Они обычно преобладают в составе фитоцена на внешнем склоне рифа в зоне интенсивного волнобоя, а также в приглубых участках фор-рифа, в расщелинах и пещерах в условиях пониженной освещенности. В состав красных водорослей входит одна из важнейших групп организмов-рифостроителей– массовые известковые водоросли кораллины, относящиеся к семейству Corallinaceae. Это семейство насчитывает несколько сот видов (Johansen, 1969; Cabioch, 1971; Littler, 1972). Однако в фитоцене рифов обычно присутствует не более 10–20 видов этого семейства (Taylor, 1950; Bakus, 1967; Bakus, 1969). Тем не менее их значение в формировании известковой конструкции в продуктивности экосистемы рифа чрезвычайно велико (Dawson, 1960; Littler, 1972). На рифах распространены представители обоих основных групп сем. Corallinaceae – ветвящиеся кораллины и корковые кораллины. Ветвящиеся кораллины представлены на рифах следующими основными родами: Amphiroa, Jania, Plyssonnelia. Главные представители корковых кораллин относятся к родам Porolithon, Lithothamnion, Lithopillum, Hydrolithon, Goniolithon, Neogoniolithon, Sporolithon. Корковые кораллины образуют колонии, имеющие короткие массивные, иногда слабоветвящиеся выросты.

На флете тихоокеанских атоллов и особенно на "водорослевых валах" у его наветренного края главную роль играют представители родов Porolithon: P. onkoides, P. craspedium, P. gardineri (Doty et al., 1954; Littler, 1972, 1973, 1973a; Littler, Doty, 1975; Littler, 1976; рис. 8.1). На рифах Атлантики ту же роль играет Hydrolithon boergesenii. Эти оппортунистические виды корковых кораллин не только образуют основную массу скального известняка, но часто формируют основную массу альгофлоры на внешней стороне флета и на его наветренном склоне. Тем самым они выполняют важную функцию, наращивая и цементируя известковую конструкцию внешнего края рифа, в наибольшей степени подверженного воздействию волнобоя (Setchell

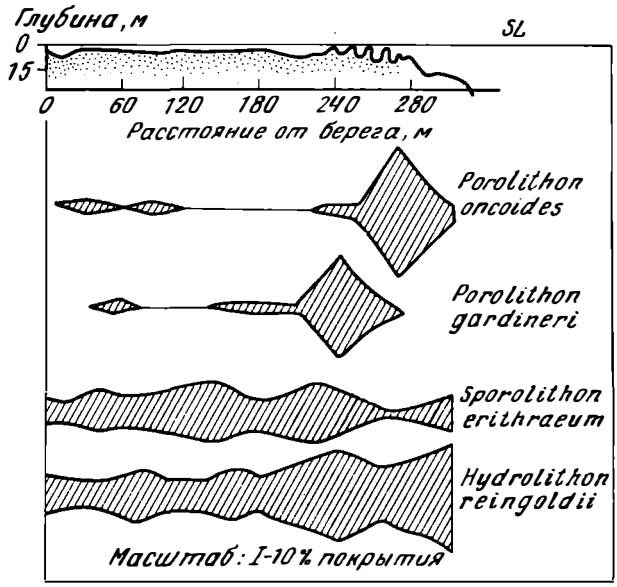


Рис. 8.1. Распределение руководящих видов известковых водорослей кораллин на разрезе через окаймляющий риф Вайкики у о-ва Оаху, Гавайи, по результатам измерения процента покрытия ими дна; на верхнем рисунке – схема разреза (Littler, 1973)

1926; Lee, 1967; Womersly, Bailey, 1969; Littler, 1972). В числе важных рифостроителей на многих тихоокеанских атоллах выступают Sporolithon erythraeum, Lithophyllm congestum и некоторые представители рода Lithothamnium (Taylor, 1950). На рифах Атлантики наиболее массовые корковые кораллины-рифостроители, обитающие на флете, представлены следующими видами: Lithophyllum intermedium, Neogoniolithon solubile, Poroliton pachidermum. На внешнем склоне обычны Archaeolithothamnion dinotus, Lithothamnion ruptile и Tanarea prototypa (Van den Hoeck et al., 1978).

Представители ветвистых кораллин из родов Jania, Amphiroa также широко распространены во многих биотопах рифа. Они заселяют расщелины рифа, пространство между кораллами, а также участвуют в формировании сообществ перифитона. Тем самым они участвуют в процессах консолидации рифовой конструкции, производят много рыхлого известкового материала, а также дают значительную фотосинтетическую продукцию (Adey, Vassar, 1975; Wanders, 1976).

Морские травы заселяют чаще всего мягкие грунты (илы или коралловые пески) лагуны и флета. На многих видах они являются руководящими видами фитоценозов в этих зонах. Образуя густые заросли, они часто доминируют там по биомассе. Донные биотопы, занятые морскими травами, по уровню своей первичной продукции, как правило, превосходят все другие биотопы рифа, включая заросли кораллов и макрофитов. Создаваемая ими продукция в виде их листьев и детрита, образующегося после их отмирания, служит важным источником питания фауны рифа (Zieman et al., 1979). Морские травы представлены на рифах главным образом родами Thalassia (T. testudinum, T. hemprichii), Thalassiodendron (T. ciliatum, Zostera (Z. mucrontata, Z. capricorni), Halophila (H. ballonis, H. ovalis, H. minor, H. stipulacea), Halodule (H. wrightii, H. universus), Cymodocea (C. serrulata, C. rotundata), Syringodium (S. filiforme, S. isoetifolium), Enhalus (E. ciliatum), Posidonia (P. australis). На атлантических рифах чаще всего преобладает черепашья трава Thalassia testudinum, а на индо-тихоокеанских рифах – Thalassiodendron ciliatum, T. hemprichii, Halophila, stipulacea (Quasim, Bhattathiri, 1971; Zieman, 1975; Tsuda, 1979; Pichon, 1981; Norris, Bucher, 1982). В ходе сукцессии донных растительных сообществ мягких грунтов поселяющиеся на

них вначале макрофиты замещаются морской травой Halodule, которую затем сменяет Thalassia (Williams, 1981). В ассоциациях морских трав на их листьях обитает разнообразная флора эпифитов (Rhyne, 1971). В их числе диатомеи, синезеленые водоросли и многие виды макрофитов, в том числе Champia и Polysiphonia.

Одним из важнейших компонентов в растительных ассоциациях многих рифов являются мангры (Clough, 1982). Они служат одним из существенных источников поставки органического вещества в экосистеме рифа (Colley et al., 1962). Мангровые заросли очень широко распространены на побережье в зоне тропиков, занимая более 70% всей береговой линии (Mc Gill, 1958). Они представлены деревьями высотой 5—15 м. Нижняя их часть на высоте 1—2 м от грунта состоит из разветвленных опорных и воздушных корней. На коралловых рифах они образуют рощи в разных их мелководных участках в приливно-отливной зоне. В наибольшей степени они развиты в низинных зонах подтопляемой приливом литорали береговых лагун барьерных рифов, занесенной терригенным материалом. Часто заросли мангров занимают песчаные косы на флете и в лагунах барьерных рифов и атоллов (Forsberg, 1976). Мангровые рощи встречаются в низинах плато платформенных рифов и островов (Stoddart, 1980). Таксономический состав мангров отличается большой пестротой. В него входят представители почти десятка разных семейств цветковых растений. В одном каком-либо регионе можно встретить от 10 до 20 видов мангров (Bunt et al., 1979; Stoddart, 1980; Buckley, 1982; Boto et al., 1984). Однако их локальные заросли образуются, как правило, одним каким-либо массовым видом, число которых достаточно точно ограниченно и включает представителей родов Rhizophora, Avicennia, Bruguiera, Ceriops, Laguncularia, Sonneratia, Luminitzera, Conycarpus. При этом разные их роды адаптированы к разным условиям солености, подтопления и к разным типам субстрата. При заселении новых участков имеет место сукцессионная смена видов. Вначале поселяются обычно виды Rhyzophora, которые в дальнейшем сменяет Avicennia (Bird, 1976). Наиболее массовый представитель мангров Rhyzophora предпочитает заиленные грунты, постоянно подтопляемые морем, а Bruguiera и Luminitzera обитают в зонах с пониженной соленостью изолированных от прямого притока морской воды (Bunt, Williams, 1981). В числе массовых видов мангров на рифах Карибского бассейна: Rhizophora mangle, R. harrisoni, R. racemosa, Avicennia tomentosa, A. germinaus, A. schaueriana, Conocarpus erecta, Laguncularia racemosa. На индо-тихоокеанских рифах доминируют следующие их виды: Rhizophora stylosa, R. mucronata, R. apiculata, Brugiera gymnorhiza, B. parviflora, Cariops tagal, C. decandra, Liminizera littorea, Xylocarpus granatum, Avicennia marina, Sonneratia caseolaris.

8.2. ЗОНАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И СТРУКТУРА ДОННЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ РИФА

Зональное распределение биотопов рифа (см. 2.1) четко прослеживается в распределении основных растительных ассоциаций при их описании на поперечных разрезах (Van den Hoeck et al., 1978; Norris, Bucher, 1982). Как и растительные ассоциации суши, ассоциации донной растительности включают один или несколько руководящих видов. В зоне скалистой литорали это бывают массовые виды водной растительности, способные прочно прикрепляться к скальному грунту, такие, как Ralfsia expansa, Enteromorpha clathrata, Caulrpa sp., Laurencia microcladata, Galaxaura sgualida, Syringodium sp., Valonia sp., Botriocladia sp. В биотопах песчаных лагун руководящими видами растительных ассоциаций бывают чаще всего морские травы (Thalassia Thalassionema, Zostera) и зеленая известковая водоросль Halimeda. На обломочном материале и на мертвых кораллах на дне лагун преобладают макрофиты типа Sergassum, Penicillus, Dictyosphaeria, Valonia, Udotea, Dictyota. В зоне патч-рифов на песчаном дне и на обломочном материале в составе ассоциации обычно доминируют Sargassum, Halimeda, Dictyata, Caulerpa, Penicillus. Мертвые кораллы и участки патч-рифов обрастают корал-

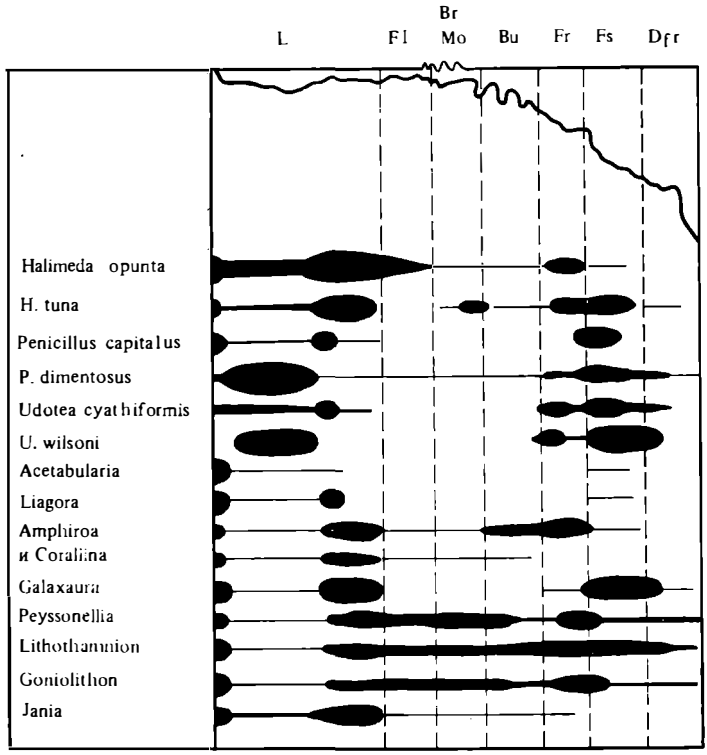


Рис. 8.2. Распределение руководящих таксонов водорослей на разрезе через барьерный риф у о-ва Ямайка (Goreau, Goreau, 1973)

Обозначения зоны рифа: см рис. 2.1; *Dfr* – зона глубинного склона фор-рифа

линами, среди которых бывает много ветвящихся форм (Jania, Amphiroa). На флете на его приглубых участках, запорошенных песком, преобладают обычно Halimeda, Boodlea, Turbinaria, Cladophora, Pocockiella, Gelidiella, а также нитчатые синезеленые водоросли Schizotrix. На флете, обнажающемся во время отлива, руководящими видами являются, как правило, корковые кораллины из родов Porolithon, Neogoniolithon, Sporolithon. На внешнем склоне к таким видам относятся Laurencia, Acetabularia, Microdictyon, Galaxaura, Boodlea, Halimeda, Udotea, Homotrema, а также кораллины Jania, Amphiroa, Porolithon. Биомасса одного-двух руководящих видов растений может составлять до 95% и более от суммы биомассы фитобентоса. На рифах у о-ва Кэтиви в прибрежном биотопе 100% давали всего 2 вида растений: трава Thalassiodendron и макрофит Udotea. На флете 92% биомассы давали 2 вида макрофитов Dictyospheria и Udotea (см. табл. 8.2).

В качестве примера зонального распределения массовых видов водорослей на рис. 8.2 представлены соответствующие сведения для разреза через барьерный риф у Ямайки. Как видно из этого рисунка, большинство массовых видов даже в пределах одного рода специализированы в отношении предпочитаемых биотопов. Наиболее оппортунистическим среди массовых видов макрофитов рифа оказалась ветвящаяся кораллина из рода Peyssonnelia, которая была слабо представлена лишь в лагуне, обитая в ней только на поверхности колоний мертвых кораллов и крупного обломочного материала. Наибольшим видовым разнообразием характеризовались на этом разрезе зона каменистой литорали у берега острова, зона патч-рифов у тыльной стороны наветренного флета и в несколько меньшей степени приглубые участки внешнего склона, где волновой стресс снижен.

Таблица 8.3

Процент проективного покрытия площади дна разных зон барьерного рифа Белиз отдельными группами водных растений
(данные: Rutzler Macintyre, 1982)

Водные растения	Лагуна	Зона "reaf", патч-рифы	Флет (гребень)	Внешний склон	Подножие склона (форриф)
Морские травы	22,2	0,5	0	0	0
Талломные макрофиты	13,6	8,2	3,7	3,8	0,9
Талломные известковые водоросли	0,6	6,8	2,6	1,7	1,9
Кораллины	0	5,2	35,6	2,1	5,6

Таблица 8.4

Характеристики относительного значения, видового разнообразия, состава доминирующих видов талломных макрофитов на трансекте через флет юго-восточного рифа у о-ва Лизард, Большой барьерный риф
(данные: Pichon, Morrissey, 1981)

Индекс станции	Местоположение станции на рифе	Доминирующие виды талломных макрофитов	Индексы видового разнообразия	Процент проективного покрытия отдельными группами растительности			
				Талломные макрофиты		Кораллины	Перифитон
				мягкие	известковые		
A	Наветренный склон флета	Halimeda opunta	1,77–2,52	3,2	8,8	2,0	86,0
C	Наветренный край флета	H. opunta, Laurencia, Caulerpa, Amphiroa	1,70–2,54	4,9	3,6	1,2	90,3
E	Флет	H. opunta, Laurencia, Caulerpa	1,28–2,52	4,7	3,8	0,9	90,6
G	Подветренный край флета	Laurencia, H. opunta, Boodlea, Dictiosphaeria, Turbinaria	2,35–2,47	17,4	2,4	0,7	79,5
H	Патч-рифы у подветренного края лагуны	Boodlea, Dictiosphaeria, Halimeda cavernosa	2,66–2,90	19,3	1,4	0,5	78,8

Представление о зональном распределении отдельных групп водной растительности на рифах разного типа дают табл. 8.3, 8.4. В них приводятся величины проективного покрытия площади дна в разных зонах рифов отдельными группами растений. На барьерном рифе Белиз, для которого характерен полупогруженный флет со значительным покрытием флета и зоны патч-рифов живыми кораллами, макрофиты занимают меньше половины площади. В лагуне этого рифа преобладает ассоциация морской травы и макрофитов. В зоне флета на его гребне в условиях волнобоя, сильной радиации и периодической осушки растительная ассоциация представлена кораллинами, которые в наибольшей степени приспособлены к таким условиям.

На другом рифе, у о-ва Лизард, где флет подвергается более значительному воздействию волнения, основные площади скальных поверхностей флета покрыты перифитоном, в состав которого входят нитчатые и мелкоталломные водоросли и кораллины. На флете перифитон занимает до 90% всей его поверхности. Для растительных ассоциа-

ций макрофитов, обитающих на флете в зоне волнобоя, характерно доминирование в их составе известковой зеленой водоросли Halimeda opunta с другими зелеными (Caulerpa) и красными (Laurencia, Amphiroa) водорослями, которые приспособлены к жизни в прибойной зоне. На подветренной стороне флета, вне волнового стресса, флора меняется. В ее составе появляются Boodlea, Dictyosphaeria и Halimeda cavernosa, предпочитающие более спокойные воды (Pichon, Morrissey, 1981).

Чтобы иметь представление о зональном распределении и составе растительных ассоциаций на рифах в разных географических зонах, ниже приводятся наиболее характерные конкретные примеры такого распределения на ряде рифов.

На окаймляющем рифе у о-ва Кюрасао зональное распределение водной растительности выглядит следующим образом. В верхней скальной литорали доминируют обрастания слизистых и нитчатых форм синезеленых водорослей. На нижней литорали доминируют Laurencia и Sargassum. На флете на разных его участках преобладают плотные "ковровые" заросли мелкоталломных макрофитов: Sphacelaria tribuloides, Pterocladia americana, Heterosiphonia tenella, Polysiphonia subtilissima, Wurdemannia miniata. Ближе к краю флета в нем преобладают корковые кораллины Porolithon pachydermum, Lithophyllum daedaleum и L. intermedium. На склоне, покрытом обломочным материалом, доминируют кораллины Hydrolithon boerefesenii и Archaeolithothamnium dinotum. Нижняя граница распределения кораллин лежит на глубине около 90 м, где освещенность составляла всего около 0,2% от приповерхностной (Wanders, 1976; Van den Hoeck et al., 1978).

На атолле Диего Гарсия в зоне прибрежных патч-рифов обитают Cladophora, Cryptonemia, Valonia, Botriocladia, Caulerpa, Avrainvillea, Bryopsis, Codium, Galaxaura, Schizotrix. Лагунные патч-рифы заселены макрофитами Valonia, Dictiosphaeria, Caulerpa, Autabularia, Cymodocea. На талломах последней в массе развиваются эпифиты Sphacelaria furcigera, Amphiroa aragillissima, Jania tenella, Champia parvula. На песчаном дне лагуны с глубиной 10 м преобладает Halimeda. На колониях мертвых кораллов и на крупных обломках и вокруг них на дне лагуны обитают Sargassum, Turbinaria, Padina, Jania, Galaxaura, Dictyota. Флет внешнего рифа, припорошенный песком, занят плотным растительным покровом, который состоит из нитчатых синезеленых и зеленых водорослей, мелкоталломных макрофитов Dictiosphaeria, Boodlea, Gelidiella, Laurencia, Heterosiphonia, а также кораллины Jania. На отдельных участках скального флета образуются большие темные слизистые натеки, которые формируют синезеленые водоросли Rivularia polyotis, Microcoleus lyngbiaceus, Schizotrix calcicola, а также корковые кораллины. В трещинах флета обитает Halimeda, а на стенках кораллов прорезывающих флет, – нитчатка Cladophora. На прибойной части у края флета доминируют кораллины, а также макрофиты с мелкими прозрачными талломами – Microdictyon, Boodlea, Turbinaria, Botriocladia, Pocokiella, Laurencia и нитчатые синезеленые водоросли Schizotrix. Многие из них обитают в расщелинах края флета (Rhyne, 1971).

Особую роль в формировании фитоцена наветренного флета играют кораллины Porolithon, Neogoniolithon, Sporolithon, Lithophyllum и Hydrolithon. Их массивные, слабо расчлененные или бугрообразные колонии накрепко прирастают к скальному основанию флета и выносят волновой стресс. При этом отдельные виды кораллин занимают обычно разные экологические ниши, имея соответствующий спектр экологических адаптаций (Littler, 1972; Doty, 1974). Соответственно разные виды кораллин характеризуются своим типом распределения на разрезах через риф (Van den Hoeck et al., 1978). Так, на гавайском окаймляющем рифе, где кораллины занимают более 30–50% всей поверхности наветренного флета, каждый из четырех доминирующих их видов: Porolithon onkoides, P. gardineri, Sporolithon erithaeum и Hydrolithon reingoldii имеет свою зону доминирования. Примечательным среди этих видов является P. onkoides, который следует признать наиболее оппортунистическим видом среди кораллин, обитающих на рифах. Этот вид выдерживает самую сильную прямую солнечную радиацию, длительную осушку. Он образует мощные бугровидные колонии, которые прочно прирастают к скальному субстрату и прекрасно выдерживают волно-

бой. Развиваясь в зоне волнобоя у края флета, P. onkoides избегает выедания рыбами (Adey, 1975). Благодаря описанным свойствам P. onkoides, как правило, доминирует среди кораллин на наветренных краях флета и "водорослевого вала". Он выступает как главный рифостроитель в этой зоне рифа, принимающий на себя основной волновой стресс (см. рис. 8.1). Два других массовых вида кораллин Sporolithon и Hydrolithon характеризуются тенелюбивостью и не столь устойчивы к волнобою, как P. onkoides. На флете они поселяются преимущественно под колониями кораллов под макрофитами, в расщелинах флета или на стенках прорезывающих его каналов. Максимумы их распространения находятся на подветренной стороне флета и на внешнем склоне на глубинах более 10 м, где воздействие волнения и прямого света ослаблено (Littler, 1973; Doty, 1974).

Аналогичная картина распределения кораллин была отмечена на наветренном флете атолла Ронгелап (Маршалловы острова). Начиная от края вся поверхность флета, включая зону "водорослевого вала", целиком покрыта кораллинами, относившимися к роду Porolithon: P. onkoides, P. craspedium, P. gardineri. При этом P. onkoides занимал более 50% всей площади его наветренного флета (Doty, Morrison, 1954; Newell, 1956; Doty, 1974; Littler, Doty, 1975). У края наветренного флета тихоокеанских атоллов покрытие площади рифа кораллинами достигает 90–95% (Taylor, 1950; Chevallier et al., 1979). В зоне "водорослевого вала" этих рифов доминируют несколько видов рода Porolithon и Neogoniolithon, и прежде всего P. onkoides и N. frutescens (Setchell, 1926; Chevallier, Denizot, 1979).

На рифах Атлантики (Сан-Круа, Виргинские острова) структуры, сходные с "водорослевыми валами", строят кораллины с масссивными отростками Lithophyllum congestum (Adey, 1975). Этот вид по своим экологическим свойствам сходен с Porolithon onkoides – главным строителем "водорослевых валов" тихоокеанских рифов. Он поселяется у кромки наветренного рифа, где формирует прочные известковые бугры ("бойлеры"), осушаемые во время отлива. На "водорослевых валах" многих коралловых рифов Индийского океана аналогичную функцию выполняет Neogoniolithon frutescens.

Кораллины, и особенно Porolithon, переносят периодическую осушку при низких отливах лучше, чем талломные макрофиты. Это дает возможность кораллинам полностью занять и надстраивать площадь возвышенных участков флета вблизи его наветренного края, создавая постройки гребня и "водорослевого вала" (Littler, 1973, 1976). Участки флета, где происходит интенсивное выедание макрофитов рыбами и ежами, постепенно занимают корковые кораллины, поскольку последние доступны лишь рыбам-попугаям, тогда как талломные макрофиты и перифитон выедаются большинством всеядных рыб-бентофагов и многими ежами (Van den Hoeck, 1969). Это было доказано экспериментом с установкой на флете клеток, защищающих его поверхность от рыб и ежей. На защищенных участках флет быстро обрастал талломными макрофитами и перифитоном, тогда как на открытых доминировали кораллины (Hixon, Borstoff, 1981). Наконец, кораллины лучше, чем кораллы, выдерживают негативное воздействие загрязнения. Поэтому в зонах, испытывающих загрязнение, кораллы на флете вытесняются кораллинами (Littler, Doty, 1975).

Распределение кораллин на внешнем склоне рифа лимитируется освещенностью. Некоторые кораллины, обитающие у нижней границы эвфотической зоны, адаптированы к очень слабому свету. В прозрачных водах они уже обнаруживаются до глубины 400 м. Световую адаптацию у кораллин связывают с наличием у них пигмента фикоэритрина, полагая, что он способствует поглощению ими коротковолновой радиации в синей области спектра (Littler, 1972). На большинстве рифов они встречаются на их внешнем склоне до глубин 70–100 м. Однако оптимальные световые условия даже для их видов, адаптированных к слабому свету, находятся на глубинах 20–30 м.

Важная особенность экологии растительных ассоциаций рифа состоит в наличии сукцессионных изменений их видового состава в донных биотопах (Borowitzka et al., 1977; Benayahu, Loya, 1977a). Эти сукцессии особенно ярко выражены на высокоширотных

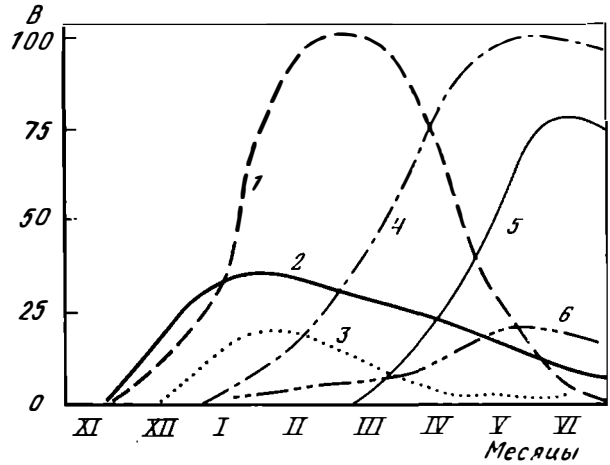


Рис. 8.3. Сезонные изменения качественного состава фитоцена (макрофитов) на окаймляющем рифе у Эйлата (Красное море) (Benayahu, Loya, 1977)

1 – Sargassum dentifolium, *2* – Cystoseira myrica, *3* – Colpomenia simuosa, *4* – Stypopodium zonale, *5* – Turbinaria eilatensis, *6* – Liagora turneri;

рифах, где имеют место сезонные изменения температуры воды. Например, на рифах Эйлата в северной части Красного моря доминирующая в зимнее время ассоциация "Sargassum, Cystoseira, Colpomenia" сменяется летом ассоциацией более теплолюбивых макрофитов – "Stypopodium, Turbinaria, Liagora" (рис. 8.3). При заселении новых биотопов, например искусственных рифов или поверхностей флета, где растительность была уничтожена тайфуном, также наблюдается сукцессионная смена состава поселяющихся на них растительных ассоциаций. В этих случаях вначале поверхность обычно заселяют быстрорастущие нитчатки или зеленые водоросли, такие, как Calotrix, Cladofora, Schacelaria, Microcoleus, Ulva. Эти ассоциации быстро выедаются рыбами, и на их месте возникают ассоциации водорослей, которые имеют более прочные медленно растущие талломы, такие, как кораллины Dictyota, Laurencia, Turbinaria (Tsuda, Kami, 1973; Dollar, 1982). При занятии кораллами поверхностей флета, где талломные макрофиты интенсивно выедаются рыбами, вначале поселяются быстрорастущие их формы типа Jania, Neogoniolithon. Однако, имея недостаточно прочные талломы, они также довольно быстро выедаются рыбами и ежами и вытесняются кораллинами с более прочными колониями типа Porolithon (Van den Hoeck et al. 1975).

В составе фитоцена донных биотопов рифа большое значение играют эпифитные водоросли, поселяющиеся на талломах макрофитов и на листьях морских трав. Среди эпифитов есть представители всех типов морских водорослей: диатомовые, синезеленые, бурые и красные. В составе диатомей-эпифитов находятся представители специализированных их групп, обитающих в составе перифитона, на живых талломах водорослей и на кораллах: Auricula, Licomorpha, Rhoralodia, Synedrosphenia. Весьма распространенными эпифитами, особенно на морских травах, являются нитчатые синезеленые водоросли Oscillatoria, Calotrix, Dichotrix, Plectonema. Среди талломных макрофитов в составе эпифитов преобладают нитчатые формы или виды с мелкими нитевидными талломами размером 1–1,5 см. Из числа зеленых водорослей в составе ассоциаций эпифитов встречаются Cladophora, Enteromorpha, Chlorodesmis, Ulvella, Derbesia и из числа бурых водорослей – нитчатые формы Ectocarpus, Sphacelaria, Myrionema, Giffordia. Доминирующую же роль в ассоциации эпифитов чаще всего играют мелкие формы красных водорослей, включая некоторые кораллины. В их числе главными являются роды Ceramium, Polysiphonia, Hypnea, Chondria, Gelidiella, Griffithsia, Jania, Amphiroa (Fortes 1981; Norris, Bucher, 1982). При этом ассоциации эпифитов отличаются большим разнообразием. Так,

только на двух видах саргассов, обитающих на рифах у Филиппин, было найдено более 70 видов эпифитов, относящихся ко всем 5 типам водорослей (Chan, 1981).

Морские травы, обитающие на коралловых рифах, предпочитают мелководные ровные прибрежные участки лагун с глубинами в ниэкую воду 0,2–1 м, занятые тонкими коралловыми песками или илистыми осадками. На таких мелководьях они образуют густые заросли типа лугов ("sea grass beds", Zieman, 1975; Tsuda, 1979). Эти заросли состоят обычно из одного или двух видов. В последнем случае один из них доминирует (Zieman et al., 1979). На более глубоких участках дна лагун, а также на песчаных участках флета морские травы образуют смешанные популяции, которые включают макрофиты. На листьях морской травы, особенно на старых и отмирающих в массе, поселяются эпифиты и фораминиферы (Penhale, Smith, 1977; Zieman et al., 1979).

Для описанных выше лугов морских трав на мелководьях лагун весьма характерным является наличие на них прогалин ("halos") – участков дна, свободных от трав. Эти участки образуются обычно вокруг крупных кораллов, патч-рифов или вдоль кромки рифа, если он граничит с зарослями травы (Randall, 1965). Образование таких зон является результатом выедания травы рыбами и ежами, которые имеют убежища в потч-рифах или под кораллами. Днем они находятся в убежищах, а ночью выходят на "пастбища" и выедают растительность прежде всего с территории, которая находится поближе к их убежищу (Ogden et al., 1973).

8.3. БИОМАССА, МЕТАБОЛИЗМ И НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ ДОННЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ АССОЦИАЦИЙ КОРАЛЛОВЫХ РИФОВ

Проективное покрытие поверхности дна рифов водной растительностью варьирует в разных их зонах от 10 до 100%. Наибольшие его значения приходятся на лагуну и флет, наименьшие – на зону внешнего склона, большая часть площади которой обычно занята живыми кораллами (см. табл. 8.3). В среднем же проективное покрытие площади рифа растениями в лагуне составляет 20–40%, на флете – 40–80% и на внешнем склоне 5–20%. Соответственно в разных зонах рифа варьирует их биомасса (табл. 8.5). На участках флета, на 20–40% покрытых кораллинами, их биомасса выражается величинами 1–5 кг/м^2 сырого веса. На участках флета и патч-рифов, плотно заросших макрофитами, при их проективном покрытии талломными формами водорослей более 50% их биомасса составляет обычно 3–8 кг/м^2. В лагуне и на приглубых участках флета в густых зарослях халимеды или морских трав биомасса растений может достигать 15–22 кг/м^2 (см. табл. 8.2, 8.5). В зарослях саргассов биомасса их составляет в среднем 1–4 кг/м^2 и в зарослях морских трав 2–8 кг/м^2. При этом на долю одного–двух доминирующих видов приходится обычно более половины всей биомассы.

Среднее содержание хлорофилла "а" в растительных ассоциациях дна варьирует от 100 до 250 мг/м^2 при их биомассе 1,5–4 кг/м^2 в сыром весе. Таким образом, на 1 мг хлорофилла в среднем приходится около 15 г сырой биомассы. При этом содержание хлорофилла в расчете на площадь дна в ассоциациях с доминированием кораллин и талломных макрофитов имеет близкие значения (Wanders, 1976).

Многочисленные измерения первичной продукции фотосинтеза донной растительности кораллового рифа были выполнены как для отдельных видов растений (Quasim, Bhattathiri, 1971; Wanders, 1976; Титлянов и др., 1983), так и для их ассоциаций, обитающих в разных зонах рифа (Marsh, 1974; Wanders, 1976a; Murphey, Cremer, 1983, и др.). Определения производились с применением метода C^{14}, методов регистрации колебаний кислорода in situ, а также в замкнутых и проточных сосудах (подробнее о методах измерения метаболизма донных сообществ рифа см. 14.1). Результаты измерений интенсивности фотосинтеза и дыхания у некоторых массовых видов корковых кораллин, обитающих на поверхности флета и на его внешнем склоне, суммирова-

Таблица 8.5

Биомасса макрофитов и морских трав в зоне коралловых рифов

Местоположение рифа	Доминирующая водная растительность	Биомасса, кг/м² сырого веса	Литературный источник
У о-ва Сокотра	Sargassum, Padina Ulva Sargassum, Turbinaria	0,4–1,6	Виноградова, Калугина-Гутник, 1985
У о-ва Праслин (Сейшельские острова)	Padina, Thalassiodendron	5,4–9,0	Там же
У о-ва Коэтиви (там же)	Syringodium	1,0–16,0	,,
У островов Каградос–Карахос	Halimeda, Thalassiodendron	3,0–21,0	,,
В заливе Бен Гой (центральный Вьетнам)	Galaxaura, Padina	1,17	,,
У о-ва Кюрасао	Макрофиты и кораллины на флете	2,8–5,6	,,
У островов Намэу (Сиамский залив)	Turbinaria, Ralphisia	0,14–4,5	,,
Карибские рифы	Синезеленые водоросли Thalassia	0,5 0,35	Bakus, 1967 Zieman et al., 1979
У о-ва Кюрасао (М. Антильские острова) внешний склон	Sargassum, Dictyopteris	1,8	Wanders, 197
О-ва Тху (Вьетнам)	Sargassum	2,46	Там же
Там же, флет	"Ковровые" заросли мелкоталломных макрофитов	0,8	,,
Атолл Эниветок (наветренный риф)	Caulerpa, Dictiosphaeria, Dictyota	4,0–7,0	Odum, Odum, 1955
В заливе Агаба, Красное море	Морские травы	0,7–1,5	Wahbeh, 1981
Пуэрто-Рико	Морские травы	12,0–20,0	Burkholder et al., 1959
Флорида	То же ,,	1,6 4,2–7,6	Moore et al.,1968 Williams, 1981

ны в табл. 8.6. Их валовой фотосинтез выражался величинами 1,0–2,3 г С/м² в сутки, что соответствует средней интенсивности их фотосинтеза в середине дня 10–20 мкг С, или 0,03–0,06 мкг O_2/см² в час (Marsh, 1970; Littler, 1973a; Wanders, 1976). Фотосинтез кораллин в суточном балансе в 2–4 раза выше дыхания, интенсивность которого составляет у них 40–100 мкг С/см² в сутки. Соответственно их чистая продукция выражается величинами 40–150 мкг С/см² в сутки. При такой величине их чистой продукции скорость линейного роста корковых кораллин оказывается весьма значительной: 10–20 мм в год, или до 25 км в сутки (Agegian, 1981), что близко к скорости роста массовых кораллов.

Кривая суточного хода фотосинтеза у кораллин (Wanders, 1976) оказалась сходной с таковой у кораллов (см. рис. 12.13). Полученные в соответствии с этими кривыми соотношения между часовой интенсивностью фотосинтеза, измеренной в пределах от 10 до 16 ч, и суточной ее величиной, по нашим измерениям, для перифитона рифа составляют 9–10,5. По данным Уандерса (Wanders, 1976), для кораллин и сообществ макрофитов флета оно колеблется в тех же пределах: 8,7–10,7, составляя в среднем около 9,6. Мы пользовались такой величиной пересчетного коэффициента для расчета суточных величин фотосинтеза при составлении обобщающих таблиц, характеризующих суточную продукцию растительных ассоциаций рифа.

Величина подводной освещенности, при которой валовой фотосинтез уравновешивается дыханием, а чистая продукция равна нулю (компенсационная точка), для кор-

Таблица 8.6

Величины валового фотосинтеза и дыхания (*P*, *M*, гС/м² в сутки) различных донных растительных ассоциаций коралловых рифов; расчеты сделаны исходя из $RQ = 1$

Местоположение рифа	Характер донной растительности	*P*	*M*	*P/M*	Литературный источник
Атолл Эниветок	Корковые кораллины на флете	1,50	0,84	1,8	Marsh, 1970
У о-ва Кюрасао	Кораллины на флете	2,4	1,4	1,7	Wanders, 1976
Там же	Густой покров мелкоталломных макрофитов и кораллин на флете	2,0	0,6	3,4	,,
У о-ва Муреа (острова Общества)	Кораллины и макрофиты на флете	3,8	1,2	3,1	Sournia, 1976b
У о-ва Оаху (Гавайи)	Мелкоталломные кораллины и макрофиты на флете	3,4	0,8	4,4	Littler, 1973
У о-ва Ямайка	Известковые водоросли	4,0	1,7	2,4	Hillis-Colinvaux, 1974
У о-ва Кюрасао	Заросли макрофитов на флете	4,3	2,2	2,0	Wanders, 1976a
Б. барьерный риф	Известковая водоросль халимеда в лагуне	0,78	0,32	2,4	Drew, Abel, 1983
Риф Сан-Круа (Виргинские острова)	Густой покров мелкоталломных макрофитов на флете	10,1	3,2	3,2	Rogers, Salesky, 1981
Атолл Эниветок	Заросли макрофитов на флете	11,6	6,0	1,9	Smith, Marsh, 1973
У о-ва Кюрасао	Заросли саргассов на внешнем склоне	10,5	3,5	3,0	Wanders, 1976a
Атолл Клиппертон (Восточная часть Тихого океана)	Заросли морской травы	8,6	8,0	1,1	Murphey, Cremer, 1985
Атолл Каваратти (Лаккадивские острова)	Морская трава в лагуне	12,0 12,9	6,2 9,5	1,9 1,4	Quasim, Bhattashiri, 1971; Quasim, 1972
У о-ва Макуэй (Пуэрто-Рико)	То же	4,0	4,7	0,9	Odum et al., 1959
Залив Байа-Флуоресренте (там же)	,,	5,6	6,7	0,8	Там же
Флорида	,,	10,6	7,7	1,4	Odum, 1957
	,,	13,6	9,6	1,4	Boto et al., 1984
Б. барьерный риф	Мангры (лес)	1,0–3,3	–	–	Bunt et al., 1979
Флорида (берега у островов)	То же	8,2	6,8	1,2	Colley et al., 1962
	,,	10,1	5,6	1,8	Там же
	Мангры (карликовые заросли)	1,4	2,0	0,7	,,

ковых кораллин флета лежит в пределах 0,9–2,5 к · лк. Это соответствует 1–3% проникающей фотосинтетически активной солнечной радиации (ФАР) в середине дня. На большинстве океанских рифов с прозрачностью вод 15–40 м по белому диску такая освещенность будет на глубинах 40–80 м. Так, у кораллин, обитающих на внешнем склоне рифов Маршалловых островов, компенсационная точка фотосинтеза отмечается на глубине около 80 м (Marsh, 1970). Световое насыщение фотосинтеза у кораллин наступает при освещенности 7–10,5 к·лк (Marsh, 1970; Wanders, 1976, рис. 8.4). В целом эта величина близка к аналогичному уровню у талломных макрофитов: 9–

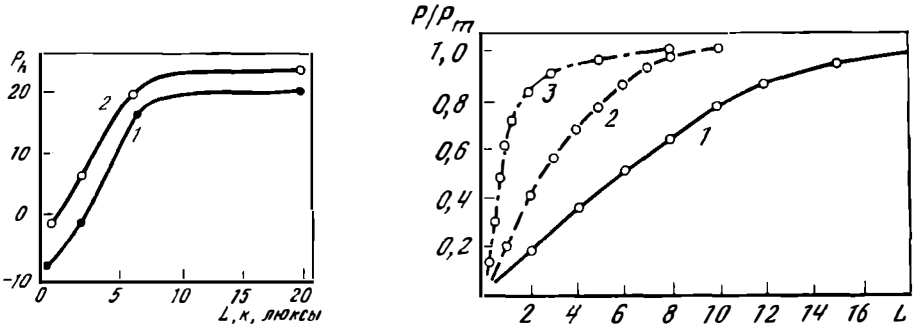


Рис. 8.4. Световые кривые фотосинтеза кораллин (Wanders. 1976)

1 : Porolithon pachydermum, *2* – Lithophyllum intermedium; P_n – чистая продукция фотосинтеза, мкгС/(см^2 · ч), L – освещенность, *k* – люксы

Рис. 8.5. Световые кривые фотосинтеза разных частей талломов саргассума S. ilicifolium (Титлянов, 1983)

1 – верхняя часть таллома, *2* – средняя его часть и *3* – нижняя затененная часть; P/P_m – фотосинтез; относительные величины; L – световой поток, Вт/м^2

10 к·лк (рис. 8.5). Таким образом, массовые виды кораллин, обитающих на флете, адаптированы к достаточно высокой солнечной радиации. В этом отношении они мало отличаются от других сопутствующих водных растений.

Ассоциации талломных макрофитов характеризуются весьма высоким уровнем первичной продукции – до 10 г С/м^2 в сутки (табл. 8.6). Это обусловлено необычайно высокой интенсивностью валового фотосинтеза водорослей в условиях рифа. Последняя для большинства их видов близка к 2–4 мг O_2/г в час, а у некоторых превышает 10 мг O_2/г (табл. 8.7). Наименьшие величины интенсивности фотосинтеза в расчете на сухой вес характерны для известковых водорослей (Halimeda, Penicillus) ввиду нагруженности их талломов инертным скелетным известняком. В расчете же на поверхности таллома интенсивность фотосинтеза халимеды вдвое выше, чем у кораллин. Суточная величина коэффициента P/B у халимеды близка к 0,07 (Drew, Abel, 1983). Зеленая известковая водоросль Penicillus дает 4–8 генераций в год при средней продолжительности жизни таллома около 2 мес (Vadas et al., 1980).

Характер световых кривых макрофитов сильно варьирует даже в пределах одного и того же вида в зависимости от времени суток и интенсивности наружной освещенности в момент взятия таллома для измерений (Титлянов и др., 1983). Оптимум освещенности, соответствующий уровню светового насыщения фотосинтеза, варьирует в среднем в пределах от 5 до 10% энергии проникающей фотосинтетической радиации (ФАР). Он составляет от 8 до 30 Вт/м^2 при уровне энергии проникающей ФАР у поверхности 250–350 Вт/м^2. Величина оптимума освещенности (точка светового насыщения фотосинтеза) может меняться в пределах от порядка величин в опытах с нижними и верхними частями таллома одной и той же водоросли, если его нижняя часть постоянно находится в условиях затенения (см. рис. 8.5). Эти данные говорят о способности фотосинтетического аппарата морских макрофитов к быстрой перестройке и адаптации к фактическим условиям освещенности, что в значительной мере и определяет высокую автотрофную продукцию их ассоциаций в условиях рифа.

В числе основных механизмов световой адаптации водорослей или частей их талломов, находящихся в условиях затемнения, – повышение концентрации в них хлорофилла и изменение формы таллома. Так, у саргассов нижняя затененная часть таллома содержит в 1,5–3 раза больше фотосинтетических пигментов, чем верхние хорошо освещенные его части (Титлянов, 1983). Примером изменения формы талломов макрофитов, обитающих при пониженной освещенности, может быть зеленая водоросль Caulerpa, обитающая на внешнем склоне рифа. На глубинах более 10 м талломы

Таблица 8.7

Интенсивность фотосинтеза (*P*) и дыхания (*R*) разных видов макрофитов и морской травы, в мг O_2/г сухого веса в час

Виды водорослей	*P*	*R*	*P/R*	Литературный источник
Sargassum platycarpum	7,27	1,39	5,2	Wanders, 1976b
Dictyopteris justii	5,21	1,13	4,6	Там же
Dictyota dentata	10,89	1,07	10,2	„
Hypnea sp.	2,2	1,5	1,5	Quasim, Bhattathiri, 1971
Cymodocea sp.	1,7	1,8	0,9	Там же
Cladophora sp.	6,5	2,4	2,7	„
Ulva sp.	7,5	2,3	3,2	„
Sargassum polycystum	5,5	1,5	3,6	Титлянов, 1983
Sargassum ilicifolium	10,5	3,5	3,1	Там же
Sargassum kjellermanianum	4,5	1,0	4,5	„
Thallassia testudinum	2,2	1,2	1,8	Quasim, Bhattathiri, 1971

этих водорослей имеют длинные тонкие веточки, тогда как у растений, живущих выше 10 м, ветви таллома короткие и массивные (Jaubert, 1981).

Сведения о продуктивности и метаболизме растительных ассоциаций рифа суммированы в табл. 8.6. Для участков флета, занятых кораллинами в смеси с покровом мелкоталломных макрофитов или нитчатых зеленых и синезеленых водорослей, валовая продукция фотосинтеза имеет обычно средние значения 3,5–5 г С/м^2 в сутки при отношении валовый фотосинтез–дыхание (*P/R*), близком к 2–4. Таким образом, чистая автотрофная продукция таких ассоциаций должна выражаться величинами 2,5–4 г С/м^2 в сутки. Суточные величины *P/B*-коэффициентов в них близки к 0,02–0,03. В зарослях халимеды валовая продукция фотосинтеза близка к 1–4 г С/м^2. В зарослях макрофитов с относительно крупными талломами (Sargassum, Ulva, Caulerpa, Cystoseira), а также в плотных зарослях мелкоталломных водорослей без кораллин продукция фотосинтеза достигает максимума: 10–11,6 г С/м^2 в сутки при отношении *P/R* 2–4 и чистой продукции 4–7 г С/м^2 в сутки.

Сообщества морских трав характеризуются наибольшим уровнем валового фотосинтеза в расчете на единицу площади дна не только среди других биотопов рифа, но и вообще среди любых других природных растительных ассоциаций, исключая лишь тропически влажный лес (Odum, 1957; Zieman et al., 1979). Величина валового фотосинтеза может достигать в них 12–20 г С/м^2 в сутки (Quasim, Bhattashiri, 1971; Murphey, Kremer, 1983). Средние величины валового фотосинтеза в зарослях морских трав в зависимости от их густоты варьируют в пределах 5–10 г С/м^2 в сутки при соотношении *P/R* 1–1,5. Таким образом, чистая продукция в ассоциациях морских трав оказывается относительно небольшой: 1–4 г С/м^2. Часто она бывает даже отрицательной ввиду интенсивного дыхания как самих растений, так и находящихся в пределах их ассоциаций гетеротрофов: микробентоса, эпифитов и донной микрофлоры (см. табл. 8.6). Наряду с определениями фотосинтеза чистую продукцию морских трав определяли по приросту биомассы листьев (Greenway, 1974; Zieman, 1975). Полученные при этом величины составляли 1,2–2,4 г С/м^2 в сутки. Биогенное питание морских трав осуществляется как с помощью корневой системы, так и через их листовую поверхность (Zieman, 1975; Williams, 1981). Значительную долю необходимого азота поставляют им обитающие на их листьях азотфиксирующие эпифитные синезеленые водоросли (Capone et al., 1979).

Оценки первичной продукции мангров, полученные разными методами, дали величины, которые варьировали в пределах 3–83 кг С/гектар в сутки (0,3–10,1 г С/м^2). Средняя ее величина была близка к 20–30 кг С/га в сутки (см. табл. 8.6). В расчете на листовую поверхность часовая продукция фотосинтеза мангров несколько ниже

таковой у водорослей и составляет 130 мкг С/см^2 в час (Christiensen, 1978; Bunt et al., 1979). Вынос органического вещества из зарослей мангров в прилегающие к ним донные биотопы рифа оцениваются величиной, близкой к 1 г С/м^2 в сутки при первичной продукции сообщества зарослей около 8 г С/м^2 в сутки (Colley et al., 1962).

Большую роль в экологии и продуктивности растительных ассоциаций рифов играют водоросли-эпифиты, растущие на поверхности талломов макрофитов, на листьях морских трав и на воздушных корнях мангров. Установлено, что между растением-хозяином и поселившимися на нем эпифитами происходит обмен продуктами фотосинтеза (Penhale, Smith, 1977), а также биогенами (Penhale, Thayer, 1980). Эпифиты-азотфиксаторы, представленные синезелеными водорослями и азотбактером, поставляют растению-хозяину необходимый ему азот, получая от него энергетический материал в виде продуктов его фотосинтеза. Синезеленые водоросли-азотфиксаторы, обитающие на саргассах и морских травах как эпифиты, могут обеспечивать поставки растению-хозяину до 40% необходимого ему азота (Hanson, 1977; Capone et al., 1979; Penhale, Capone, 1981). Таким образом, отношения между эпифитами и их хозяевами сходны с симбиозом.

По средним оценкам, продукции биотопов флета с доминированием кораллин приблизительно в 2 раза ниже продукции фотосинтеза на участках дна с доминированием кораллов, которая в среднем близка к 5–8 г С/м^2 в сутки. Продукция же донных биотопов с доминированием морских трав и макрофитов не только соизмерима, но в большинстве случаев даже выше последней.

Представленные материалы доказывают важное функциональное значение донной растительности в экосистеме рифа. Оно состоит прежде всего в том, что донные растения рифа, такие, как нитчатки, талломные макрофиты, кораллины, морские травы, производят значительную долю общей автотрофной продукции органического вещества. Их вклад в общую продукцию фотосинтеза различен на разных рифах. Но в среднем его можно оценить в 30–50%, а на "водорослевых" рифах со слабым развитием на них живых кораллов – до 70–80%. Весьма существенно, что в донной растительности доля чистой продукции фотосинтеза от валовой значительно выше, чем у других первопродуцентов рифа, таких, как кораллы или сообщества перифитона. Соотношение P/M в ассоциациях водных растений выражается чаще всего величинами 2–4 (см. табл. 8.7), тогда как в донных биотопах с доминированием кораллов оно близко к 1,0–1,5 (см. 14.3). Важная особенность донных растительных ассоциаций рифа состоит в том, что они представлены в основном мелкоталломными или нитчатыми их формами, а также травами, которые охотно поедаются многими рыбами и беспозвоночными (Ott, Maurer, 1977). Столь же доступны для прямого выедания пышные эпифитные обрастания талломов крупных водорослей и крупнолистных морских трав, а также колонии большинства кораллин (см. 10.5.2). Прямое использование потребителями значительной части первичной продукции, производимой донной флорой рифа, укорачивает пищевую цепь и на много повышает эффективность использования энергии экосистемой рифа (Randall, 1967; Bakus, 1969). Донные растения рифа служат прямым источником питания примерно четверти всех видов рыб, обитающих на рифах (Earle, 1972; см. 10.5.2). Согласно Ренделлу (1967), у 59 видов рифовых рыб М. Антильских островов из 212 растительная пища составляет большую долю рациона.

ГЛАВА 9

ЗООБЕНТОС КОРАЛЛОВЫХ РИФОВ

Сообщества коралловых рифов характеризуются богатой и разнообразной донной фауной. В числе экологических факторов, которые обеспечивают высокое видовое разнообразие сообществ донных беспозвоночных рифов, следует указать на благоприятные трофические условия существования донной фауны, на обеспеченность подвижных ее компонентов убежищами и на обилие в донных биотопах рифа твердого субстрата для поселения сидячих беспозвоночных (Grassle, 1973; Paine, 1974; Kohn, Levitien, 1976, Reichelt, 1982).

Наряду с кораллами, которые рассмотрены в отдельной главе, зообентос рифов представлен следующими основными компонентами: простейшими (инфузории и фораминиферы), кишечнополостными (актинии, гидроиды), червями (немертины, нематоды, полихеты, олигохеты, сипункулиды, коловратки), моллюсками (гастроподы, двустворки, хитоны), мшанками, губками, ракообразными (остракоды, амфиподы, декаподы), иглокожими (звезды, ежи, офиуры, голотурии, морские лилии), туникатами (асцидии) и гемихордовыми (баляноглоссусы). Большинство из перечисленных групп донных животных характеризуются в сообществах рифа очень высоким видовым разнообразием. Проба скального материала или отдельная колония мертвого коралла весом 2–3 кг может содержать более сотни видов донных животных, относящихся к десяткам семейств (Grassle, 1973; Hutchings, 1974). Многие из этих групп представлены на отдельных рифах сотнями видов. Число видов фораминифер на отдельном рифе может составлять 50–150, моллюсков 150–500, ракообразных 100–250, иглокожих 50–100, полихет 100–200, губок – более 50 видов (см. ниже). Столь высокое видовое разнообразие, как и в случае с рыбами рифов (см. 10.2), обеспечивается тонкой трофической и экологической специализацией отдельных видов, широким развитием комменсализма, симбиоза, средств химической защиты, морфологической адаптации и цветовой информации.

В хорологическом аспекте макробентос можно считать (наряду с самими кораллами) одним из наиболее изученных компонентов коралловых рифов. В меньшей степени изучены мейобентос и еще меньше – микробентос, представленный коловратками, инфузориями и микронематодами. Ощутимый дефицит сведений существует в отношении оценок плотности донного населения и особенно его биомассы. Это, несомненно, объясняется занчительными методическими трудностями, связанными с количественным учетом бентоса в биотопах рифа, особенно на участках, занятых твердым кавернозным субстратом тела и рифа или ветвистыми кораллами (Hutchings, 1974). Более полно удается учесть биомассу бентоса в отдельных колониях отмерших кораллов. Для этого их поверхность перед изъятием покрывают планктонным газом (Grassle, 1973). С помощью такой методики удавалось получать необычайно высокие величины биомассы населяющей их инфауны. На мягких грунтах легче взять количественные пробы бентоса. Но и для этих биотопов, как правило, приводятся заниженные данные о биомассе бентоса, поскольку многие исследователи не учитывают мейо- и микробентос, биомасса которого соизмерима, а иногда и выше биомассы макробентоса. Неопределенность оценок биомассы бентоса усугубляется различиями способов ее количественного выражения разными авторами. В связи с этим имеющиеся немногочисленные оценки биомассы бентоса коралловых рифов оказываются недостаточными для надежных оценок ее среднего уровня в типовых их биотопах рифов.

Ниже представлены основные сведения об экологии отдельных таксономических группировок зообентоса рифов. Сами эти группировки располагаются нами в порядке их значимости в экосистеме рифа, как это представляется автору.

9.1. МОЛЛЮСКИ

Моллюски формируют на рифах одну из главных групп бентоса как по числу видов, так и по биомассе. Они представляют весь диапазон размерных групп мейо- и макробентоса, пользуются всем спектром типов питания, известных для водных беспозвоночных, и характеризуются необычайно широким набором экологических и морфологических адаптаций, что в целом и обеспечивает высокую плотность их сообществ в условиях рифа и высокую степень эксплуатации ими трофических ресурсов дна и водной толщи. Действительно, размеры взрослых форм моллюсков варьируют от нескольких миллиграммов (микромоллюски) до гигантов весом в сотни килограммов (Tridactna gidas). Среди них есть виды, представляющие все трофические звенья, включая симбиотических первопродуцентов, фитофагов, детритофагов, грунтоедов, фильтратов, потребляющих взвесь, планктон и растворимую органику, хищников, трупоедов, комменсалов и паразитов. Благодаря этому сообщество моллюсков при его достаточной плотности формирует практически полную пищевую цепь (Taylor, 1984). Полнота освоения моллюсками донных биотопов обеспечивается также способностью разных их таксонов осваивать все основные экониши дна. Среди них есть виды, зарывающиеся глубоко в грунт, виды, передвигающиеся по поверхности рыхлых или скальных грунтов, по поверхности кораллов или макрофитов. Среди них есть также сессильные виды, которые постоянно прикреплены к твердой поверхности, виды-сверлильщики, которые всверливаются в скальные грунты или в колонии кораллов, виды-комменсалы и паразиты, обитающие постоянно на поверхности тела или на колониях своих хозяев или жертв.

Сообщества моллюсков донных биотопов рифов представлены двумя основными их классами: брюхоногими моллюсками (класс Gastropoda) и двустворчатыми моллюсками (класс Bivalvia). В меньшей степени в составе нескольких видов представлены классы лопатоногих моллюсков (Scaphopoda) и хитонов (Polyplacopoda). В составе брюхоногих моллюсков в донных сообществах рифов доминируют переднежаберные гастроподы (подкласс Prosobranchia). Второй по значению группой гастропод являются голожаберные моллюски и родственные им аплизии из подкласса заднежаберных гастропод (Opistobranchia). В небольшом числе в зоне супралиторали встречаются представители легочных гастропод (подкласс Pulmonata). Для удобства рассмотрения большой группы переднежаберных гастропод в их составе выделена группа нехищных их видов, включающая фитофагов, грунтоедов, детритофагов и фильтраторов. В состав этой группы включены также хитоны, являющиеся фитофагами. Соответственно выделена также и группа хищных гастропод, представленных переднежаберными и заднежаберными (голожаберными) моллюсками. Двустворчатые моллюски образуют достаточно монолитную группу, объединяемую общим их трофическим статусом, как фильтраторов. В их составе выделены сверлящие гастроподы и гастроподы-автотрофы, которые имеют свои специфически экологические особенности.

9.1.1. НЕХИЩНЫЕ ГАСТРОПОДЫ И ХИТОНЫ

Таксономический состав и список массовых представителей этой группы моллюсков приводятся в табл. 9.1. Как видно из таблицы, хитоны относятся к отдельному семейству особого класса моллюсков – Polyplacopoda. Они представлены на рифах всего несколькими видами. Некоторые из них (Acanthopleura gemmata) достигают в длину 10 см. Это ночные животные, которые заселяют биотопы скалистой литорали с умеренной прибойностью. Как большинство моллюсков, обитающих в этой зоне рифа, они питаются периферитонными обрастаниями скальных поверхностей. Днем они сидят в

Таблица 9.1

Массовые виды нехищных брюхоногих моллюсков и хитонов коралловых рифов

КЛАСС, ПОДКЛАСС, семейство	Роды, виды
КЛАСС POLYPLACOPODA (хитоны)	Acanthopleura gemmata, A. spinosa, Schizochiton incisus
Chitonidae	
КЛАСС GASTROPODA (брюхоногие моллюски) ПОДКЛАСС PROSOBRANCHIA	Trochus maculatus, T. histrio, T. niloticus, T. mauritanus, T. flammulatus, T. virgatus, T. petholatus, Tectus pyramis, Stomatella varia, Clanculis denticulatus, Monilea nucleus, Gibbula macculochi, Chrysostoma paradoxum, Euchela angulatus, Cittarium pica, Tegula fasciata, Callistoma javanicum.
Trochidae	
Fissurellidae	Fissurella nodosa, F. nimbosa, Diodora jukesi, D. singaporensis, D. granifera, D. mus, D. minuta, Emarginula peasei, E. dilecta, Hemitoma panhi.
Acmaeidae	Acmaea antillarum
Haliotidae	Haliotis asinina, H. varia, H. ovina, H. pulcherrima
Stomatellidae	Stomatella rufescens, S. auricula, S. rosacea, Microtis berckliana, Pseudostomatella lyrata, P. maculata
Fossaridae	Fossarus cummingi
Liotidae	Liotina peronii
Patellidae	Patella flexuosa, P. stellaeformis
Turbinidae	Turbo argyrostomus, T. marmoratus, T. chrysostomus, T. castaneus, T. petholatus, T. intercostatus, Stomatella varia, Astrea tuberosum, A. calcar, A. chodostoma, Leptothyra candida, L. harlani, L. verruca
Neritidae	Nerita albicilla, N. tesselata, N. costata, N. chameleon, N. versicolor, N. lineata, N. undata, N. textilis, N. bensoni, Melanerita melanotragus, Neritopsis radula, Puperita pupa, Smaragdia viridis, S. colei, Pisulina adamsiana
Diastomidae	Obtortio pupoides, O. diplax, O. pyrrhacme, Diala flammea, Alaba goniochlea
Triphoridae	Triphora cancellata, T. incisa, T. rubra, T. violoceea
Littorinidae	Littorina undulata, L. scabra, L. ziczag, L. coccinea, L. glabrata, L. krausi, L. mespillum, Nodilittorina piramidalis, N. tuberculata, N. millegrana, Tectarus muricatus, T. subnodosus, Echininus nodulosus, Peasiella tantilla
Modulidae	Modulus tectum
Planaxidae	Planaxis sulcatus, P. lineatus, P. nucleus, P. nigra
Rissoidae	Rissoina ambigua, R. plicata, R. simplicata, R. turricula, R. exaperata, R. ceathrata, R. timbriata, Alvania isolata
Strombidae	Strombus crocata, S. luhuanus, S. maculatus, S. mauritanus, S. dentata, S. lentiginosus, S. mutabilis, S. gibberulus, S. bulla, S. decorus, S. labiatus, Lambis brionia, L. chiraga, L. lambis, L. scorpius, L. truncata, L. crocata
Cypraeidae	Cypraea tigris, C. vitellus, C. obvelata, C. caputserpentis, C. arabica, C. moneta, C. vitellus, C. errones, C. talppa, C. mauritanica, C. caurica, C. erosa, C. asellus, C. lynx, C. hindo, C. microdon, C. staphylae, C. annulus, C. urselbis, C. surra, C. poraria, C. nucleus, C. manilifera, C. argus, C. chinensis, C. histrio, C. dospersa, C. cladestina, C. isabella, C. fimbriata, C. carneola, C. breve, C. sculptum, Asteroides argus, Tivia insecta

Таблица 9.1 (окончание)

КЛАСС, ПОДКЛАСС, семейство	Роды, виды
Columbellidae	Columbella articulata, Pyrene testudinaria, Euplica palumbina, E. obesula, Mitrella ligula, M. rorida, M. fusiformis
Cerithidae	Cerithium articulatum, C. piperitum, C. echinatum, C. nodulosum, C. varaiabilis, C. salebrosum, C. columna, C. sculptum, C. alveolum, C. eginum, C. obeliscus, C. pretosum, C. rostratum, C. litteratum, C. clava, C. turrida, C. alveolus, Bittum zebra, B. impendens, Rhynoclavus asper, R. kochi, R. vertagus, R. procera, R. sinensis, R. articulatus
Pyramidiidae	Herviera gliriella, Odostomia oodes, Pyramidella terebellum
Xenophoridae	Xenophora solarioides
Hypponicidae	Sabia acuta, Capulus tricarinata, Hypponix conicus, Vanicoro cancellata, V. helicoidea
Calyptraeidae (фильтраторы)	Crepidula aculeata, Cheilea equestris
Siliquariidae (фильтраторы)	Siliguaria ponderosa
Turritellidae (фильтраторы)	Turritella terebra
Vermetidae (фильтраторы)	Dendropoma maximus, Vermetus maximus, Pelaloconchis sp.
ПОДКЛАСС OPISTOBRANCHIA, Aplysiidae	Aplysia dactylomela, A. angasi, Stylocheilus rotida, Dolabrifera dolabrifera
ПОДКЛАСС PULMONATA, Siphonariidae	Siphonaria hormalis, S. zanda, Acmaea leucoplura

кавернах и щелях, плотно прикрепившись к скальной поверхности. Плотность их популяций достигает 10—15 экз/м^2.

Переднежаберные нехищные моллюски-фитофаги, питающиеся макрофитами, перифитоном и фитобентосом, представлены на рифах 16 основными семействами. Представители таких их семейств, как Triphoridae, Diastomiae и некоторые виды сем. Neritidae, Littorinidae, Rissoinidae, имеют во взрослом состоянии размеры раковины менее 0,5—0,7 см и относятся к микромоллюскам. Микромоллюски этих семейств во многих биотопах рифа формируют основную долю всей биомассы гастропод. В числе таких биотопов грубозернистые коралловые пески и обломочный материал с повышенным содержанием детрита. На атолле Фаннинг в подобных биотопах микромоллюски размером 1—3 мм были представлены 19 родами, основными из которых были: Obtortio, Odostomia, Tricolia, Odostoma, Euchelus, Merelina, Diala (Kay, 1971; Kay, Switzer, 1974). К сожалению, в большинстве работ по численности и биомассе моллюсков эта группа мейобентоса не учитывалась.

Мелкие и среднеразмерные гастроподы из сем. Fissurellidae, Littorinidae, Neritidae, Patellidae, Rissoinidae, Planaxidae питаются в основном перифитонными обрастаниями скальных поверхностей литорали и флета. Представители этих семейств, как правило, формируют основу сообществ гастропод, заселяющих скальную и каменистую литораль и сублитораль в зонах умеренной и сильной прибойности. Их плотность в этих биотопах достигает десятков и сотен экземпляров на квадратный метр. В тех же биотопах прибойной литорали, а также на скальных поверхностях флета, особенно на его внешнем крае, обитают представители сем. Trochidae. Размеры их конических раковин варь-

ируют в пределах от 2 до 10—15 см. Эти моллюски являются объектом интенсивного промысла. Их мясо используют в пищу, а из раковин вырабатывают известь и пуговичный перламутр.

В биотопах флета и патч-рифов обычны представители сем. Turbinidae, имеющие красивые улиткообразные раковины с большим диапазоном размеров у разных видов: от 0,5 до 20 см. На скальных поверхностях флета и внешнего склона рифа обычны гастроподы морские ушки (сем. Haliotidae и Stomatellidae), представленные на рифах среднеразмерными их видами. В щелях скальных поверхностей флета и литорали можно встретить гастропод-детритофагов из сем. Cerithiidae. Это одно из самых распространенных на рифах семейств гастропод. Оно представлено большим числом видов, заселяющих практически все его биотопы. При этом отдельные виды церитиид имеют широкий диапазон размеров от 1—2 до 12 см. Они весьма специализированы в отношении мест обитания. Большая их часть заселяет зоны скопления детрита на склонах лагун, у подножия патч-рифов и в самих патч-рифах, на скоплениях обломочного материала, а также на рыхлых грунтах. Представители другого важного семейства рифовых нехищных гастропод — Strombiidae формируют плотные, часто моновидовые популяции в мелководных зонах флета и лагун. Особенно широко представлена эта группа в лагунах барьерных рифов со значительным терригенным стоком. Стромбусы питаются перифитоном и детритом. Многие их виды достигают крупных размеров — до 30 см. Их раковины очень красивы и широко добываются в качестве сувениров.

Наибольшим числом видов представлено на рифах сем. Cypraeidae. Это преимущественно ночные моллюски, питающиеся микрофитобентосом, перифитоном, детритом и частично мелким зообентосом. Они встречаются в большом количестве практически во всех биотопах рифа. Особенно плотные видовые популяции образуют такие их виды, как Cypraea moneta, Cypraе caputserpentis, C. annulus, C. arabica, C. mauritanica.

Днем циприи обычно находятся в убежищах. Будучи предметом коллекционирования, циприи интенсивно собираются туристами и местным населением, что наносит существенный ущерб их популяциям. В биотопах, занятых мягкими грунтами — коралловым песком, заиленными песками, в большом количестве встречаются наряду с упоминавшимися выше микромоллюсками и стромбусами мелкие и среднеразмерные виды гастропод-фитофагов из сем. Rissoinidae, Stomatellidae, Rissoinidae, Columbellidae, детритофаги из сем. Cerithiidae и Pyramidiidae, а также грунтоеды из сем. Xenophoridae и Hyponicidae. В составе нехищных переднежаберных гастропод имеются также и фильтраторы. Это весьма специализированные формы гастропод из сем. Calypteriidae, Siliqudriidae и Vermetidae, представленные на рифах всего несколькими видами. Наибольшее значение среди них имеют верметиды Vermetus и Dendropoma. Эти моллюски имеют палочковидные вытянутые раковины и поселяются в значительном количестве в зонах флета и лагуны на поверхности животных и отмерших кораллов (Hadfiedl et, al., 1972).

В составе подкласса Opistobranchia нехищные гастроподы представлены крупными моллюсками аплизиями с маленькой раковиной (сем. Aplysiidae). Аплизии питаются макрофитами, причем они используют микрофлору для облегчения переваривания растительного материала так же, как это делают жвачные животные (Carefoot, 1981). Подкласс Pulmonata представлен в составе нехищных гастропод несколькими видами морских улиток и слизней из сем. Siphonariidae и Onchidiidae, которые обитают в супралиторали.

9.1.2. ХИЩНЫЕ ГАСТРОПОДЫ, ГАСТРОПОДЫ-КОРАЛЛОФАГИ

Характерная особенность сообществ моллюсков, заселяющих донные биотопы коралловых рифов, состоит в обилии и разнообразии входящих в их состав хищных гастропод (Kohn 1971; Kohn, Levitien, 1976; Taylor, 1978, 1984). По числу видов и по биомассе хищные гастроподы составляют в большинстве биотопов рифов от 20 до 30% суммарных их показателей для всех моллюсков, включая двустворчатые. Таксономический

состав основных семейств этой группы гастропод представлен в табл. 9.2. Он включает 27 семейств гастропод, преимущественно переднежаберных. Заднежаберные хищные моллюски представлены главным образом голожаберными их формами, которые относятся к отряду Nudibranchia. В составе хищных гастропод можно выделить специализированную группу моллюсков, которые питаются другими моллюсками, группу моллюсков, питающихся макрозообентосом и мейо-микробентосом, и группу моллюсков-кораллофагов.

Основу фауны хищных гастропод как по числу видов, так и по численности и биомассе формируют мурексы, представленные двумя семействами: Muricidae и Thaisidae конусы (сем. Conidae) и митры (сем. Mitridae). Мурексы и конусы представлены на рифах 15–20 видами. Наиболее распространенными видами этих семейств можно считать таизид Morulauva. и M. squamosa, а также конусов Conus sponsalis и C. ebraeus. На рифах у о-ва Гуам около 80% всей численности хищных гастропод в биотопах флета составляли конусы и мурексы. При этом на площадке 15 м^2 можно было обнаружить до 7 видов конусов и до 3 видов митр (Taylor, 1984). Все эти моллюски, а также хищные гастроподы из родственных им семейств Tonnidae, Magilidae, Buccinidae и Vasidae питаются преимущественно моллюсками и полихетами. Мурексы, питающиеся другими моллюсками, высверливают дырочки в их раковинах с помощью кислоты, выделяемой специальной железой. В составе перечисленных выше семейств хищных гастропод можно выделить несколько гильдий, виды которых специализированы в отношении состава жертв (Reichelt, Kohn. 1985). Самую крупную из таких гильдий образуют гастроподы, которые питаются почти исключительно эррантными полизетами из сем. Eunicidae и Spionidae. На флете рифа у о-ва Гуам в нее входило 16 видов родов Conus, Drupa, Cantharus, Engina, Vasum, Iredalea, Bursa. Вторая по числу видов гильдия включает хищных гастропод, которые питаются преимущественно мелкими растительноядными гастроподами, такими, как Bittum, Dendropoma, Diala. Эта группа представлена в основном видами из сем. Muricidae, Thaisidae и Costellariidae (Pusia). Пузии в отличие от мурексов, сверлящих дырки в раковинах своих жертв (Taylor, 1976), поедают моллюсков, обездвиживая их своей ядовитой слизью. Третья гильдия хищных гастропод, включает их виды: Mitra litterata, M. cucumerina, Imbricularia conovula (сем. Mitridae), Drupa grossularia (сем. Traisidae) и Vasum turbinellus (сем. Vasiidae). Они питаются преимущественно червями сипункулидами. Среди хищных гастропод есть виды, которые питаются ежами (Bursa bufonia), морскими звездами (Charonia tritonis и некоторые другие Cymatiidae), мелкими донными ракообразными (Drupa ricinus, Cantharus fumosum). Есть среди них и всеядные виды, относящиеся к родам Cantharus, Vasum, Nassarius, Bursa, Conus.

Широко известна способность упомянутой выше крупной хищной гастроподы Charonia tritonis ("рог тритона") поедать крупных звезд-кораллофагов Acanthaster. Харония является главным естественным врагом звезды акантастера, дорзальная поверхность которой покрыта ядовитыми шипами. Харония имеет на верхнем крае своей раковины специальный козырек. С помощью этого козырька моллюск переворачивает звезду на спину и выедает ее изнутри. Другими естественными врагами этой звезды являются конусы, которые поедают икру, откладываемую звездой. Конусы в большинстве своем всеядны. Наряду с мелким бентосом и молодью моллюсков и фораминиферами они поедают кладки донных беспозвоночных, икру рыб, а также трупы.

Многие хищные моллюски живут в ассоциации со склерактиниевыми или мягкими кораллами. В числе хищных гастропод несколько их видов питаются склерактиниевыми и мягкими кораллами и зоантариями. Хищные моллюски, питающиеся кораллами, вооружены прочной радулой, которая снабжена зубчиками. С их помощью моллюск выскребает ткани кораллов. Моллюск Heliacus располагает длинным хоботком, на конце которого находится рот, вооруженный зубчатой радулой. Моллюски поедают слизь и зооксантеллы, выделяемые полипами, а также и сами полипы. При этом заднежаберные гастроподы-кораллофаги поедают преимущественно склерактиниевые кораллы, тогда как представители переднежаберных голожаберных моллюсков предпо-

Таблица 9.2

Массовые виды хищных брюхоногих моллюсков коралловых рифов

КЛАСС, ПОДКЛАСС семейство	Род, вид
КЛАСС GASTROPODA, ПОДКЛАСС PROSOBRANCHIA Thaisidae	Thais aculeata, T. armigera, T. tuberosa, T. hippocastanum, T. kienerii, T. intermedia, T. rusticai, Drupa clathrata, D. morum, D. ricinus, D. cornus, D. maculotrion, D. digitalis, Drupella elata, D. cariosa, D. ochrostoma, D. rugosa, D. cornus, D. margariticola, Drupina grossularia, D. rubusidae, Morula nodicostata, M. margariticola, M. squamosa, M. uva, M. spinosa, M. marginalba, M. fiscella, M. granulata, M. anaxeres, M. digitatus, Maculotrion brachiatus, Mancinella tuberosa, M. kineri, Menathis pica, Marchia clavus, Ampurpura tenuispina, Nassa francolina, N. septa.
Muricidae	Murex brunneus, M. adustus, Chicoreus penchinati, Ch. brunneus, Ch. ramosus, Purpura petula
Naticidae	Natica onca, N. robillardi, N. gualteriana, Polinec es tumidus, P. melanostoma, P. lacteus
Cassidae	Cassis cornuta, Cypraecassis rupa, Casmaria erinaceus, C. ponderosa, C. vibex
Tonnidae	Tonna perdix, T. galea, T. cepa, Malea pommus, Malea pomum
Cymatiidae	Cymatium nicobaricum, C. gemmatum, C. muricinum, C. pileare, C. pyrum, Septa rubecula, Gyrineum jucandum, G. tuberculae, Charonia tritonis, Distorsio anus
Bursidae	Bursa bufonia, B. lamarckii, B. granularis, B. rhodostoma, B. bubo, B. cruentata, B. rubeta, Apollon bitraberculare
Colubraridae	Colybraria maculosa, C. cumingii, C. lanceolata
Magilidae	Corallophila violacea, C. bulbiformis, C. monodonta, C. caribaca, C. abbreviata, Quoyula monodonta, Q. madreporaria, Magilus fimbriatus, Rapa rapa
Fasciolariidae	Latirus nodatus, L. smaragdus, L. polygonus, L. craticulatus. L. iris, Peristernia australiensis, P. nassatula, P. gemmata, Dolicholatrus lancea. Leucozonia leucozonalis
Buccinidae	Cantharus undosis, C. gandosus, C. farinosus, C. fumosus, Peristernia nassatula, Engina alveolata, E. lineata, E. tuberculosa, E. bonasina, E. mendicaria, Pyrenea zora, Peristernia nassatula, Pleuroploca austrasia, Phos cyanostoma, Columbella turturina, C. varians
Nassariidae	Nassarius gaudiosus. N. pauperus, N. albescens, N. coronatus, N. radianus, N. papillosus, N. grandifous, N. aculearis, N echihatus, N. ambiguus
Architectoniidae	Heliacus variegatus, Architectonia perspectim, Phillipia radiata, H. bisulcatus
Epitoniidae	Epitonium imperialis, E. symmetrica
Volutidae	Cymbiolacca pulchra, Cymbium amphorus, C. umbilicatus, Cymbiola ritula, Amoria maculata

Таблица 9.2 (окончание)

КЛАСС, ПОДКЛАСС семейство	Род, вид
Olividae	Oliva annulata, O. chrysostoma, O. episcopalis, O. cruenta, O. ispidula, O. miniacea, O. carulea, O. irisans, O. maura, O. paxillum, O. tesselata
Vasidae	Vasum turbinellus, V. armatum, V. ceramicum,
Mitridae	Mitra littelata, M. acuminatus, M. cucumerina, M. mitra, M. stricta, M. coffea, M. crenifera, M. pontifacalis, M. saltata, M. ambigua, M. speciosa, M. filaris, M. ferrugina, Strigatella litterata, S. paupercula, S. acuminata, S. scutulata, Pusia consanguinea, P. crocata, P. multicostata, Imbricaria punctata, I. conovola, Swensonia fissurata
Ovulidae	Ovula ovum, Cyphoma gibbosum, Jenneria pustulata, Pedicularia dicussata
Costellariidae	Pusia amabile, P. crocata, P. canallarioides, Vexillum vexillum, V. deshayesi, V. exauperatum, V. sanguisugum, V. lautum, V. rubrum, V. acupictum, V. echinatum, V. granosum
Turridae	Etrema scalarina, Kermia pimula, Iredaleapigmaea, Lophiotoma indica, Daphnella interrupta, D. ruvana, Macteola thiasoles, Lienardia rubidus, L. grinocincta
Conidae	Conus catus, C. virgo, C. refifera, C. ebraes, C. chaldeus, C. textile. C. marmoreus, C canonicus, C. coronatus, C. lividus, C. frigidus, C. miles, C. rattus, C. sponsalis, C. talipa, C. nanus, C. distans, C. arnatus, C. generalis, C. flavidus, C. vexillum, C. striatus, C. betulinus, C. arenatus, C. geographicus, C. leopardus, C. musicus, C. quercina, C. mus, C. pulicarius, C. moliaris, C. eburneus, C. musculus, C. virgo, C. lythoglyphys, C. pertusus, C. violaceus
Terebridae	Terebra affinis, T. maculata, T. dimidiata, T. areolata, T. argus, T. cremulata, T'. subulata, T. babylonia, T. archimedis, T'. cerithina, T. chlorata, T. guttata, T. larvigata, T. plicata, T. undulata, Hacstala pentellata, Duplicaria raphanula
Harpidae	Harpa amourelta, H. harpa
ПОДКЛАСС OPISTOBRANCHIA отряд Nudibranchia Dorididae (кораллофаги)	Notodorus gardineri, Asteronotus cespitosus, Discodorus fragilis, Platydorus iredalli, P. scabra, Doriopsis pectin, D. viridis
Chromodorididae	Glossodorus atromarginata, Chromodoris lineolata, C. kutzeri, C. marginata Ceratostoma cornigerum, Hypselodoris bulleckii
Hexabranchidae	Hexabranchus sanguineus
Aeoliidae	Aeolidiella indica, Cerberilla affinis
Glaucidae	Glaucus atlanticus, Phidiana indica, Glaicilla marginata

читают в качестве объекта питания восьмилучевые кораллы горгонарии и альционарии. В числе переднежаберных хищников гастропод, питающихся склерактиниевыми кораллами, представители семейства Architectonidae (Philippia radiata), Epitoniidae (Epithonium ulu), Magilidae (представители родов Corallophila, Quoyula, Leptoconchus, Magilopsis Magilis), Thaisidae (Drupa cornus, Drupella fragus), Opulidae (Jenneria pustulata, Pedicularia decussata). Некоторые представители магилид-кораллофилид питаются шестилучевыми кораллами антипатариями. Многие кораллофилиды и архитектониды образуют ассоциации с зоантариями, проявляя к ним отношение своеобразного симбиоза. Они живут в постоянном сожительстве с зоантариями Palythoa или Zoanthus, не повреждаясь при этом их мощными нематоцистами. С помощью имеющегося у них длинного хоботка они поедают выделяемую ими слизь и зооксантеллы (Robertson, 1980). Гастропода архитектонида Heliactis, ведущая сходный с такими кораллофилами образ жизни, наряду со слизью поедает и ткани самих полипов (Robertson, 1967). Внутри этих семейств отмечены случаи более тонкой трофической специализации. Так, Corallophila violacea питается корралом Porites, Coralophila erosa и C. deformis – акропоридами, C. abbreviata – кораллами Montipora и Acropora palmata, некоторые другие виды (C. monodonta) – горгонариями и зоантариями. Гастроподы-магилиды Quoyula madreporarium предпочитают коралл Pocillopora, Q. monodonta – кораллы Stylophora и Seriatopora, Leptoconchus cumingi – кораллы Millepora и Goniopora Magilus antiguus – кораллы Goniastrea и Leptoria (Demond, 1957, Gohar, Soliman, 1963, Robertson, 1967, 1970, Ott, Lewis, 1972; Harris, 1975). Некоторые хищные переднежаберные гастроподы питаются мягкими кораллами. Среди них широко распространенная на индо-тихоокеанских рифах овулида Ovula ovum, которая питается преимущественно альционариями Sarcophyton, Lobophytum и Sinularia. На рифах Атлантики обычна овулида Cyphoma gibbosum, которая поедает герматипные горгонарии.

Как известно, октокораллы располагают мощными средствами химической защиты и весьма ядовиты (см. 12.5.1). Поедающие их моллюски выработали способность нейтрализовать действие ядовитых терпеноидов, которые они потребляют вместе с пищей и даже могут накапливать их в своем теле. При этом сами становятся ядовитыми, защищая себя таким путем от выедания рыбами.

Способность питаться мягкими кораллами и зоантариями в наибольшей степени присуща заднежаберным хищным гастроподам, относящимся к классу Opistobranchia. Они не имеют раковины и принадлежат к группе голожаберных моллюсков. Фауна голожаберных моллюсков коралловых рифов богата и разнообразна (Ostergaard, 1955). Они обитают, как правило, на колониях кораллов или на губках, которыми они питаются. Лишь отдельные виды голожаберных моллюсков эолид Pinufius и Phestilla питаются склерактиниевыми кораллами. Большинство же их видов питается мягкими кораллами и зоантариями. Эолида Aeolidopsis rausonii поедает исключительно зоантарий Palythoa, являясь своеобразным их эктопаразитом. Они постоянно живут в колониях зоантарий и выедают ткани их полипов с помощью длинного хоботка (Robertson, 1980). Некоторые другие хищные Opistobranchia из отряда Nataspidea питаются губками и асцидиями, выгрызая их с помощью специального хоботка, вооруженного мощной зубчатой радулой.

Характерная особенность взаимоотношений некоторых эолид и глаукид со своими жертвами – мягкими кораллами состоит в приобретенной ими в ходе эволюции способности к вторичному симбиозу с зооксантеллами, которых они извлекают из тканей поедаемых или кораллов. Вдоль их тела проходят ряды бахромчатых карманообразных выростов кишечника, которые набиты непереваренными живыми зооксантеллами, попадающими туда из пищеварительного тракта. В течение нескольких дней зооксантеллы остаются в этих "карманах" живыми. Они продолжают фотосинтезировать и "кормить" своего нового подставного "хозяина", после чего постепенно отмирают, попадают снова в кишечник и там перевариваются, а их место занимает новая порция зооксантелл. Растительноядные заднежаберные гастроподы из сем. Elysiidae, Hermaea, Oxynoe и Elysia, поедая макрофиты, не переваривают сразу содержащиеся в их тал-

ломах хлоропласты, задерживая в теле моллюска в специальных выростах их кишечника, аналогичных имеющимся у голожаберных гастропод. Эти хлоропласты некоторое время функционируют и поставляют продукты фотосинтезы своему "хозяину" моллюску (Clark, Busacca, 1978; Rudman, 1981). Наряду с таким "заимствованием" зооксантелл многие голожаберные моллюски используют и другой функциональный элемент тканей своих жертв–нематоцисты. Заглатывая ткани кораллов, они не переваривают содержащиеся в них стрекательные клетки-спироцисты, а встраивают их в ткани собственного эпителия, где используют их по назначению – для защиты от нападения (Edmunds, 1966; Robertson, 1970).

Неядовитые голожаберные моллюски ввиду отсутствия у них раковины защищены от выедания покровительственной окраской и покровительственной формой тела настолько совершенно, что они практически неотличимы от субстрата–веточек колоний предпочитаемых ими кораллов. Проводя опыты по питанию альционарии Lemnalia, я однажды с удивлением заметил, что одна из "веточек" колонии вдруг поползла по стенке аквариума. Эта "веточка" оказалась новым видом голожаберного моллюска, который живет на колониях лемналии. Ядовитые голожаберные моллюски и саккоглоссы имеют чаще всего яркую предупредительную окраску. Многие из них имеют причудливые и часто необычайно красивые формы тела и раскраску, являясь одним из главных чудес и украшений кораллового рифа. Некоторые из них к тому же достаточно крупны, достигая в длину 15–20 см.

На мягких грунтах рифов можно встретить представителей класса Scaphopoda (лопатоногие или "зубовидные" моллюски), раковины которых внешне несколько напоминают раковины вытянутых в длину гастропод. Эти моллюски имеют однокамерные незавитые раковины размером от нескольких миллиметров до 10 см. По форме они напоминают острый клык или прямой рог. Имея такую форму раковины, они легко перемещаются в толще осадка. В донных биотопах рифа встречаются также головоногие моллюски из класса Cephalopoda: каракатицы и небольшие осьминоги размером до 20–30 см.

9.1.3. ДВУСТВОРЧАТЫЕ МОЛЛЮСКИ

Обитающие на рифах сообщества двустворчатых моллюсков достаточно богаты как в фаунистическом, так и в количественном отношениях. Здесь в достатке имеется твердый субстрат для поселения сессильных видов двустворчатых моллюсков, большие площади биотопов мягких грунтов, которые заселяют их подвижные (вагильные) формы. Обилие микропланктона в толще воды рифов (см. 6.1.6) обеспечивает для них необходимую кормовую базу. Все двустворчатые моллюски являются фильтраторами. Среди них есть симбиотические виды, способные к автотрофному питанию с помощью зооксантелл. В целом двустворчатые моллюски по числу видов, а также по численности и биомассе составляют от 10 до 30% от суммарных показателей для всей малакофауны рифов. Список основных семейств и видов двустворчатых моллюсков коралловых рифов приводится к табл. 9.3.

Прибойную зону скалистой литорали, а также поверхности колоний отмерших массивных кораллов и "негритянских голов", расположенных в прибойной зоне наветренного края рифа и на флете, заселяют устрицы (сем. Ostraea). Их нижняя створка прирастает к известковой поверхности, что обеспечивает надежное прикрепление моллюска к скальному субстрату. Такие виды, устриц, как Ostraea cucullata, O. sandwicheinsis, Crassostrea gigas, Saccostrea amasca, образуют в прибойной зоне индо-тихоокеанских рифов плотные видовые популяции, насчитывающие сотни особей на 1 м^2. Спондилусы, или "шипастые устрицы", и некоторые чамы (сем. Chamidae) предпочитают селиться на скальном субстрате в зонах умеренной прибойности, на стенках каналов, тоннелей. Большинство других сидячих двустворок прикрепляются к субстрату с помощью биссуса. В их числе представители сем. Mytilidae, Pteriidae, Pinnidae, Malleidae. Они заселяют скальные поверхности флета, поверхность отмерших

Таблица 9.3

Двустворчатые моллюски коралловых рифов

Семейство	Роды, вид
Arcidae	Arca plicata, A. ventriculosa, A. avellana, A. zebra, Arcopsis adamsi, Striarca tenebrica, Barbatia decussats, B. bicolorata, B. parva, B. tenella, B. fusca. B. helblingi, B. lacerata, Andaria antiquata, A. maculosa
Nuculidae	Ennucula superba
Glycimeridae	Tucetona amboinensis
Pteriidae	Pteria chinensis, P. penguen, Pinctada margaritifera, P. radiata, P. maxima, Austropteria lata, Electoma alvacorvi, E. zebra, Isognomon perna
Malleidae	Vulsella vulsella, V. spongiarum
Amusiidae	Amusium ballati
Limidae	Lima lima, L. ctenaria, Limaria fragilis
Pinnidae	Pinna muricata, Atrina vaxellum
Spondylidae	Spondilus ducalis, S. aurautius, S. barbatus, S. varins
Ostreidae	Ostrea procles, O. hanleyana, O. sandwichiensis, O. eguestris, Grassostrea amasa, G. gigas, Hyotissa hyutis, H. numisma, Lopha cristagalli, L. hyotis, Saccostrea mordax
Mytilidae	Modiolus agripeta, M. americanus, M. auriculatus, M. metalfei, Septifer binocularis, Brachidontes variabilis, Musculus sp., Botula silicula, B. cinnamomia, Leicosolenus, nasuta, Lithophaga (виды- см. табл. 9.4)
Chamidae	Chama ospersa, C. reflaxa, C. imbricata, C. divaricata, C. lazarus, C. nivalis, C. pacifica, C. reflexa
Lucinidae	Codakia punctata, C. tigerina, C. bella, Ctena divergens, C. lazarus, C. fibula, Nallacina gorgoni, Diplodonta globosa
Carditidae	Cardita variegata, C. incrassata
Cardiidae	Hemicardium hemicardium, Fragum fragum, Parvicardium suetensis, Trachycardium muricatum, T. leucostoma, Corculum cardissa
Tredachidae	Tridacna maxima, T. squamosa, T. gigas, T. derasa, T. crocea, T. elongata, T. elongata, Hippopus hippopus
Pectinidae	Gloripallium pallium, Chlamys lemniscatus, Plicatula chinensis
Isognomidae	Isognomon perna, I. isognomon, I. zebra
Veneridae	Lioconcha herbarea, L. ornata, Periglypta puerpera, P. reticulata, Timoclea marica, Galarium pectinatum, G. timidum, Dosinia histrio
Tellinidae	Tellina tongana, Tellinella virgata, Penguitellina robusta, Quinquipagus palatum, Quadrans gargadia, Arcopaga remeies, A. scobinata, Macoma dispar.
Psammobili	Asphis violaceus, Gari maculosa
Articidae	Trapezium obesa
Donacidae	Donax faba
Mactridae	Mactra maculata, Atactodea striata, A. glabrata, Ervilia bisculpta, Mesodesma glabrata
Corbulidae	Corbula modesta, Alboides hydropica
Gastrochaenidae	Gastrochaena mytiloides, G. cuneiformis, G. frondosa

колоний, а иногда и живых кораллов, стенки расщелин и гротов в зонах умеренной прибойности. Пинны селятся на дне лагун, прикрепляясь к обломкам кораллов или к раковинам тридакн, занесенных осадком. Многие виды этих моллюсков являются объектом промысла. Мидий, модиолусов и пинн добывают ради их мяса, а жемчужниц птериид – ради жемчуга и перламутра.

Представители семейств Limidae, Isognomidae, Arcidae, Lucinidae также селятся на поверхностях флета и в зоне патч-рифов, в кавернах, на колониях отмерших кораллов, под камнями. Некоторые виды сем. Arcidae наряду с двустворками Nucleidae и Lucinidae обитают преимущественно в зонах литорали и флета в биотопах, занятых грубыми песками или обломочным материалом. Некоторые из них зарываются в песок (Arca plicata, A. chama) и обитают в зоне песчаной литорали. Важным компонентом донной фауны зон флета и патч-рифов являются тридакны, имеющие в своей мантии растительные симбионты. В составе надсемейства Cardiidae, к которому относятся тридакны, есть еще один вид моллюска – первичного симбионта с зооксантеллами – Corculum cardissa. Этот моллюск имеет тонкую прозрачную раковину и зарывается в грунт только наполовину, что обеспечивает достаточную освещенность для фотосинтеза находящихся в его мантии зооксантелл (Kawaguti, 1950). Вопросы симбиоза тридакнид с зооксантеллами и их экологии будут рассмотрены отдельно (см. 9.1.4).

Биотопы дна каналов, прорезающих флет и склоны рифа, а также дно лагун, занятое рыхлыми осадками, заселяют преимущественно свободно живущие двустворки, которые лежат на поверхности грунта и способны передвигаться по нему, резко схлопывая створки (Pectinidae) или зарываясь в грунт, вертикально передвигаются по его поверхности или в его толще с помощью "ноги" (Cardiidae, Corbulidae, Veneridae, Psammobilidae, Tellinidae). Встречаются в этих биотопах, и иногда в значительном количестве, седентарные двустворки, такие, как Pinna, Codakia (сем. Lucinidae), которые прикрепляются к колониям, обломкам корралов и раковин, находящихся на поверхности песчаного грунта или в его толще.

В зонах интенсивного роста кораллов обитают достаточно плотные, редко учитываемые при оценках биомассы бентоса надежно скрытые от наблюдателя популяции сверлящих двустворчатых моллюсков. Более подробные сведения об этой важной группе двустворчатых моллюсков приведены ниже (см. 9.1.5).

9.1.4. ТРИДАКНЫ И ИХ СИМБИОЗ С ЗООКСАНТЕЛЛАМИ

Тридакны – самые крупные среди ископаемых и современных двустворчатых моллюсков. Вес отдельных экземпляров Tridacna gigas может превышать 300 кг при длине раковины более метра (Yonge, 1975). Tridacna deresa – вторая по величине тридакнида – достигает в длину 50 см, Hyppopus hyppopus – 45 см, T. maxima и T. squamosa – 40 см, T. crocea – 20 см. Ниже замка между створками у тридакн имеется отверстие, через которое выходит мощный биссус. С помощью биссуса они прочно крепятся к скальному грунту. T. crocea способна совершать с помощью биссуса вращательные движения, всверливаясь таким путем в известковый субстрат. T. maxima настолько плотно прирастает к грунту, что ее обрастают окружающие кораллы и кораллины, и часто она также оказывается как бы вросшей в субстрат флета. У крупных взрослых тридакн (T. gigas, T. deresa, Hyppopus) биссус отмирает, отверстие в раковине зарастает, и они лежат на грунте свободно, удерживаясь на месте собственным большим весом.

В дневное время тридакны широко раскрывают створки своей раковины и выставляют на свет края своей изумительно раскрашенной мантии. В тканях мантии тридакн находится масса симбиотических водорослей – зооксантелл, которые днем интенсивно фотосинтезируют и передают большую часть произведенных продуктов фотосинтеза тканям моллюска (Muscatine, 1967, Coreau et al., 1973). Последние авторы указали также и на другой механизм использования продукции зооксантелл. Избыточные зооксантеллы, накапливающиеся в тканях мантии, поглощаются амебоцита-

ми, которые присутствуют в кроветоке, и ими перевариваются. Непереваренные амебоцитами остатки зооксантелл экскретируются ими в почках, которые у тридакн развиты необычайно сильно. Таким образом, в кроветоке тридакн фунционирует как бы добавочная пищеварительная система, с помощью которой вещество зооксантелл поставляется тканям моллюска. Фекалии тридакн содержат много непереваренных зооксантелл, которые у T. maxima составляли до 80% их массы (Ricard, Salvat, 1977). По своей структуре и по физиологическим свойствам зооксантеллы тридакн не отличаются от зооксантелл герматипных кораллов (Taylor, 1973a). Поэтому особенности фотосинтеза и механизмы световой адаптации и транслокации у них аналогичны таковым у кораллов (Goreau et al., 1973; Scott, Jitts, 1977). Степень автотрофности тридакн, определяемая соотношением фотосинтеза и дыхания (P_t/M_t), возрастает с увеличением размера моллюска. В дневное время оно варьирует от 1,18 до 3,42 у разноразмерных раковин весом от 1 до 10 кг, что в суточном балансе должно соответствовать отношению P_t/M_t 0,6–1,7 (Munro, Gwyther, 1981). У среднеразмерных тридакн T. maxima в опытах in situ отношение P_t/M_t в суточном балансе было выше единицы до глубины 10 м (Jaubert, 1977). Таким образом, тридакны, как и кораллы, могут покрывать за счет фотосинтеза большую часть своих энергетических трат. Кальцификация у тридакн и сама возможность роста их огромных раковин обеспечиваются сопряжением этого процесса с фотосинтетической функцией зооксантелл, как это имеет место у кораллов (см. 3.2). Одновременно тридакны имеют нормально функционирующий фильтрационный аппарат (Goreau et al., 1973).

Опыты показали, что тридакны хорошо отфильтровывают даже мелкие клетки фитопланктона размером 10–12 мкм (Isochrysis) и зооксантеллы, находящиеся в толще воды (Ricard, Salvat, 1977). По мнению этих авторов, несмотря на способность тридакн отфильтровывать водоросли, они их плохо переваривают, равным образом, как и отфильтрованный зоопланктон. Соответственно они считают, что тридакны, являясь симбионтами-автотрофами, не нуждаются в гетеротрофных источниках питания. С таким выводом в отношении тридакн, как и в отношении кораллов, однако, трудно согласиться. Возможно также, что значение фильтрационного питания у тридакн состоит не столько в поставке дополнительной энергии, сколько в обеспечении поставки биогенов в виде органических их форм из среды, обедненной солевыми биогенами, каковой являются воды коралловых рифов. Благодаря своей высокой фильтрационной активности тридакны сравнительно быстро накапливают в своих почках тяжелые металлы: цинк, медь, кадмий, попадающие в воду в результате антропогенного загрязнения. Поэтому они могут служить очень чувствительным индикатором такого загрязнения.

Тридакны – гермафродиты. В период размножения яйца и сперма выбрасываются в воду, где и происходит оплодотворение. При этом выход половых продуктов у одного моллюска является триггером для нереста соседних особей, что увеличивает возможность перекрестного оплодотворения. Таким образом, успех размножения тридакн в значительной мере зависит от плотности их видовых популяций. Как правило, в нетронутых рифовых сообществах они достаточно плотны, причем на отдельных рифах они представлены одним или двумя видами тридакнид (Mc Michel, 1974, Ricard, 1981). В местах их промысла, нередко хищнического, популяции тридакн изрежены, что ввиду описанных выше особенностей их размножения наносит им часто непоправимый ущерб. Из оплодотворенных яиц развиваются планктонные личинки-велигеры. Планктонная стадия личинки длится 1–2 недели, после чего велигеры осаждаются на субстрат, превращаясь в крошечных (размером 0,3 мм) моллюсков с хорошо развитой ногой. С помощью ноги они ползают по грунту до тех пор, пока не находят подходящий субстрат, где они оседают, прикрепляясь с помощью биссуса.

Тридакны характеризуются сравнительно высокой для сидячих животных скоростью роста (Mc Michael, 1974). Так, T. gigas вырастает за первый год на 10 см, с последующим увеличением в длину на 8–12 см в год. За 10 лет эта тридакна вырастает в длину до 60 см. Годовой прирост у T. deresa – около 5 см в год. За 6 лет T. gigas увеличивает

вес от 0,2 до 29 кг (Munro, Gwyther, 1981). T. maxima вырастает до своего максимального размера за 11–13 лет (Ricard, 1981). Годовой коэффициент *P/B* в естественных популяциях тридакнид (T. maxima) оценивается величиной около 0,2 (Ricard, 1977). Учет запасов и прироста тридакн в лагуне атолла Такапото показал, что за год населяющая ее популяция тридакны T. maxima (14 млн особей) производит около 120 т чистого мяса (при запасе 530 т). Такие сравнительно высокие темпы роста этих моллюсков, их крупные размеры и несложность их добычи делают их притягательным объектом рационального промысла и марикультуры, особенно если учесть высокую цену сухого мяса тридакн (около 100 долл. за 1 кг, Yamaguchi, 1977; Munro, Gwyther, 1981).

9.1.5. СВЕРЛЯЩИЕ МОЛЛЮСКИ

Сверлящие моллюски играют важную роль в жизни рифа. Они очень широко распространены в зоне скального флета и особенно в зонах интенсивного роста склерактиниевых кораллов (Евсеев, Силина, 1982). Рассверливая своими ходами колонии живых кораллов, они снижают их механическую прочность, оказывая тем самым существенное влияние на популяционную экологию многих их руководящих видов. В их числе предпочитаемые сверлящими моллюсками в качестве субстрата массовые виды ветвистых рифостроящих склерактиний Acropora и Stylophora (Connell, 1973; Evseev, 1981). Сверлящие моллюски рассверливают, причем часто до состояния пчелиных сот, участки скального флета, "негритянские головы", колонии отмерших кораллов, являясь, таким образом, наряду со сверлящими губками одним из основных агентов биоэрозии рифа (Goreau, Hartman, 1963; Trudgill, 1983). Сверлящие моллюски представлены несколькими семействами двустворок и одним родом гастропод (Soliman, 1969; Appukutan, 1972; Hadfield, 1976; Kleemann, 1980). Сведения об их таксономическом составе обобщены в табл. 9.4. На рис. 9.1 показан вид раковин нескольких их массовых представителей. Как по числу видов, так и по общей численности среди сверлящих моллюсков преобладают митилиды из рода Lithophaga, насчитывающего более десятка видов. Литофаги имеют удлиненную раковину цилиндрической формы. Длина раковины взрослых моллюсков у разных видов литофаг варьирует от нескольких миллиметров до 5–9 см. У большей части видов она составляет 1–2 см.

Сверлящие моллюски сверлят живые колонии склерактиниевых кораллов, мертвые их колонии, скальный известняк флета и "негритянских голов", раковины тридакн

Таблица 9.4

Сверлящие моллюски

Класс, семейство	Род, вид
Класс Bivalvia Mytilidae	Lithophaga nigra, L. hanleyana, L. cumingiana, L. gracillis, L. simplex, L. teres, L. stammineus, L. laevigata, L. obesa, L. lima, L. lessepsiana, L. kuehnelti, L. lithophaga, L. purpurea, L. calcifer, L. malaccana, Botula cinnamea, B. silucula, Fungiacava eilatensis
Veneridae	Venerupis macrophylla
Petricolidae	Petricola lithophaga, P. divergens
Aloidae (подотряд Myaceae	Aloides sulculosa
Gastrochaenidae	Gastrochaena gigantea, G. impressa, G. apertissima
Pholadidae	Pholadidea chevey, Parapholas quadrizonata, Jouannetia cumingii
Tridacnidae	Tridacna crocea
Класс Gastropoda Magilidae	Corallophila violacea, C. erosa

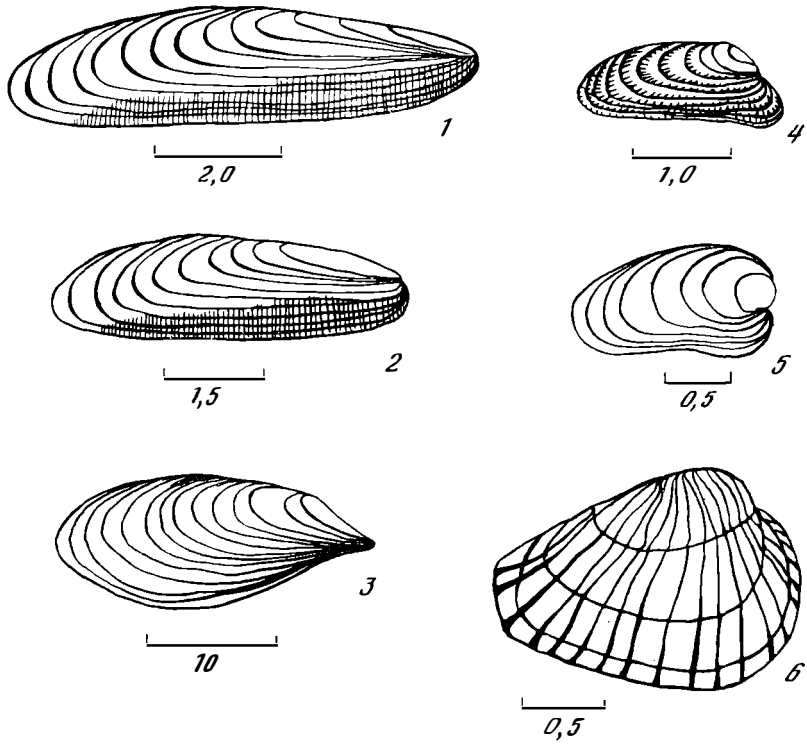


Рис. 9.1. Сверлящие моллюски (по: Appukuttan, 1972)
1 — Lithophaga higra, *2* — L. teres, *3* : Gastrochaena impressa, *4* — Venerupis maer, *5* — Botula cinnamomea, *6* — Perricola lithophaga.
Масштаб дан в см

и даже доломитизированные известняки (Kleemann, 1973). При этом среди разных их видов отличается известная специализация в отношении предпочитаемого ими субстрата (Soliman, 1969; Евсеев, Силина, 1982). Некоторые виды литофаг (всего 5–6 видов) живут только в мертвых колониях кораллов. Среди них L. laevigata, L. malaccana, L. teres. Другие виды предпочитают скальный флет или "негритянские головы" (L. obeasa). Имеется также группа видов, встречающаяся преимущественно в колониях живых кораллов Stylophora (L. cumingiana, L. lessepsiana), Cyphastrea, Montipora (L. hanleyana, L. lima), Acropora, Stylophora (L. kuehnelti), Favia, Lobophyllia, Symphillia (L. simplex). Одну из причин такой специализации литофаг в отношении заселяемого ими субстрата можно видеть в том, что разные виды сверлящих моллюсков пользуются разными способами сверления: механическими, химическими или их комбинацией (Gohar, Soliman, 1963). Наиболее распространен среди них комбинированный способ сверления (Barthel, 1981). Велигеры сверлящих моллюсков оседают на живые или мертвые колонии кораллов, выбирая подходящий для данного их вида известный субстрат. Молодой моллюск после метаморфоза всверливается в выбранной им зоне колонии или скального субстрата, со временем образуя в нем грушевидный канал с узким выходом наружу, через который моллюск выставляет свои сифоны. Задняя часть хода моллюском цементируется (Barthel, 1981). Если скорость роста живого коралла, в котором поселился моллюск, превышает скорость сверления, моллюск начинает сверлить ход в обратном направлении, чтобы предотвратить зарастание наружного выхода (Soliman, 1969). Скорость сверления литофагами скального субстрата оценивают в 2–4 мм в год (Barthel, 1981).

Способностью сверлить живые кораллы наряду с перечисленными выше видами

литофаг обладает комменсал одиночных кораллов фунгий Fungiacava. Этот небольшой моллюск всверливается в центральную часть кораллита фунгий, располагаясь вблизи кишечной полости полипа, в которую он выводит свои сифоны. Таким образом, моллюск-комменсал фильтрует воду, обогащенную выделяемыми полипом зооксантеллами и слизью, прямо из кишечной полости коралла-хозяина (Goreau et al., 1970; Hadfield, 1976). Другие сверлящие двустворки, такие, как Gastrochaena, которые сверлят субстрат механическим способом, селятся только в мертвом известняке – в отмерших колониях массивных кораллов и в скальном флете (Soliman, 1969). Способностью активно всверливаться в известковый субстрат обладает также одна из тридакн Tridacna crocea. Прикрепившись своим прочным биссусом к субстрату, осевший молодой моллюск совершает вращательные движения, высверливая в нем ложе для растущей раковины. В конце концов взрослая ее раковина оказывается замурованной в скальном субстрате флета или в колонии (часто живой) массивного коралла (Yonge, 1975). Представление о плотности заселения рифа сверлящими моллюсками дают данные, полученные на краю рифового плато Суэйн – Большой барьерный риф (Евсеев, Силина, 1982). В 14 колониях живых кораллов, относившихся к 6 видам, в плите – обломке скального флета размером 20 х 30 см и в в раковине тридакны было в сумме обнаружено 600 экземпляров сверлящих моллюсков.

Среди моллюсков-комменсалов склерактиниевых кораллов наряду со сверлильщиками есть виды, которые "гнездятся" в их колониях. Их велигеры оседают на отмерший участок колонии живого коралла или на живой ее участок, который затем отмирает. Со временем окружающие раковину осевшего моллюска живые участки колонии разрастаются и раковина моллюска оказывается вросшей в колонию. В числе таких моллюсков Barbatia, Pedium и тридакна T. maxima (Yonge, 1967).

Описанные виды комменсализма сверлящих моллюсков при их сожительстве с живыми кораллами явно выгодны прежде всего самим моллюскам, поскольку они таким образом надежно спасаются от выедания. Кораллам же на первый взгляд такой комменсализм должен приносить только вред. Действительно, на участках интенсивного "заражения" ими кораллов они десятками внедряются в их колонии и ослабляют тем самым их механическую прочность, часто приводя к разрушению их прибоем. Однако, с другой стороны, такое раздробление колоний ветвистых кораллов во время штормов способствует их размножению и расселению, что в конечном итоге идет на пользу вида. К тому же фильтрационная активность моллюсков комменсалов, которая сопровождается у двустворок выделением большого количества псевдофекалий, может улучшить трофические условия полипов коралла-хозяина вблизи зоны их поселения.

9.1.6. СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ МОЛЛЮСКОВ И ИХ РОЛЬ В ЭКОСИСТЕМЕ РИФА

Сообщества моллюсков коралловых рифов характеризуются высоким видовым разнообразием. Общее число их видов в пределах одной рифовой системы варьирует от 100 до 550 видов (Maes, 1967; Ricard, Salvat, 1972; Hopkins et al., 1977; Mastaller, 1978; Златарский, Эсталелла; 1980; Taylor, 1984). Видовой состав моллюсков наряду с перечисленными выше авторами описан для атоллов Альдабра (Taylor, 1976) и Диего Гарсия (Taylor, 1971), архипелага Чагос (Sheppard, 1984), банки Фантом (Евсеев, 1982), рифов Скотта (Сиренко, 1980), рифов островов Новые Гебриды (Будин и др., 1982), атолла Кантон (Kay, 1978), островов Микронезии (Demond, 1957), атолла Фаннинг (Kay, 1971; Kay, Switzer, 1974), атолла Уантри (Hutchings, 1974). Число видов гастропод в сообществах моллюсков, обитающих на рифах, в среднем составляет 50–70% от общего числа видов моллюсков, заметно варьируя в разных биотопах (Maes, 1967; Kay, 1971; Евсеев, 1982). Доля гастропод в сообществах обычно бывает ниже на флете, возрастая в зоне скальной литорали и мягких грунтов дна лагуны.

В составе сообществ моллюсков рифа можно выделить следующие трофические их группировки:

Таблица 9.5

Трофическая структура сообществ моллюсков (в % от общего числа видов) в разных биотопах атолла Фаннинг (острова Лайн)
(данные: Kay, 1971; Kay, Switzer, 1974)

Трофические группировки моллюсков	Лагуна открытая	Лагуна закрытая	Патч-рифы	Флет подветренного рифа	Флет наветренного рифа	Зона рва	Глубина 10 м	Глубина 20 м
Растительноядные и всеядные	66	54	43	46	34	38	60	31
Хищники и трупоеды	24	6	56	53	66	52	24	66
Фильтраторы	10	40	1	1	1	10	16	3

1) фитофаги, питающиеся талломами макрофитов и морских трав (аплизии, Opistobranchia);

2) всеядные бентофаги, которые питаются мелкими макрофитами нитчатками и кораллинами перифитонных обрастаний флета и мертвых кораллов, детритом и мелкими донными животными (трохусы, турбиниды, пателлы, литторины, цеританиды, стромбусы, некоторые мурициды, хитоны);

3) бентофаги-хищники, которые нападают на моллюсков, полихет, иглокожих (конусы, мурексы, морулы, кассисы, циматумы, харонии, бурсы, рапы, латирусы, митры и ряд других хищных моллюсков);

4) хищные моллюски-кораллофаги, питающиеся тканями склерактиниевых и мягких кораллов (овулы, цифомы, хелиакусы, эпитонии, голожаберные моллюски);

5) фильтраторы, питающиеся фитопланктоном, бактериопланктоном и взвешенным детритом (верметиды, туррителлиды, все двустворчатые моллюски);

6) симбионты, покрывающие значительную долю своих энергетических трат за счет фотосинтеза имеющихся в их тканях симбиотических водорослей (тридакны, коркулюмы).

Соотношение этих трофических группировок в сообществах моллюсков в разных зонах рифа также существенно меняется (табл. 9.5). Относительное число видов фильтраторов, представленных двустворчатыми моллюсками, обычно бывает выше в зонах скальной литорали и внешнего склона, а также на дне лагун. Доля хищных моллюсков-гастропод бывает особенно высокой в сообществах флета, патч-рифов и в зоне рва на внешнем склоне рифа. В среднем же в сообществах большинства рифов по числу видов фитофаги, всеядные гастроподы и хитоны составляют 30–40%, хищники и кораллофаги – 40–50% и фильтраторы – 10–20%. Как мы видим, отличительной особенностью сообществ моллюсков на рифах является заметное преобладание хищников, на что указывали многие исследователи (Kohn, 1968; Kohn, Levitien, 1976).

Структура сообществ моллюсков в разных рифовых системах весьма отлична, поэтому делать на этот счет какие-либо общие заключения было бы преждевременно. С тем чтобы дать представление о таксономической структуре сообществ моллюсков, ниже мы приводим некоторые конкретные примеры основных ее черт для ряда рифов.

Атолл Фаннинг, острова Лайн (Kay, 1971, Kay, Switzer, 1974)

В сообществе осыхающего флета наветренного рифа атолла эти авторы обнаружили 101 вид моллюсков, относящихся к гастроподам. В их числе 65 видов микромоллюсков с размером раковины менее 1 см. В составе макромоллюсков преобладали роды Conus, Drupa, Drupina, Morula, Grossularia, Maculotrion, Vasum, Vermetus, Patella. В пробах наибо-

лее чисто встречались хищные моллюски таизиды, питающиеся в основном гастроподами верметидами. Среди микромоллюсков преобладали гастроподы Obtortio, Tricolia, Diala. В зоне рва у внешнего края рифа на обломочном материале было найдено 19 видов макромоллюсков с доминированием гастропод Maculotrion digitatus, Euplia varians, Morula uva, Engina tuberculosa, Drupa ricina и устриц O. banleyana. На внешнем крае скального флета доминировали Patella, Drupa ricina и Morula granulata.

В сообществах лагунных патч-рифов доминировали крупные гастроподы: Glypeomorus brevis, Rhinoclavis asper, Cerithium breve, Pupa sacata, Pyramidella, Cypraea moneta, C. annulus, Neritina bensoni, Plaxaxis lineolata, Maculotrion digitalis и двустворки: Fragum fragum, Tellina robusta, Cardita variegata, Electroma, Ostrea и Tridacna maxima. Гастроподы составляли здесь 22% общего числа макромоллюсков. Микромоллюски были представлены 35 видами гастропод. В сообществах супралиторали преобладали гастроподы Nerita и Littorina, обычные для такого типа биотопа. Максимальную численность давали их виды N. plicata и L. coccinea.

В лагуне с дном, занятым обломочным материалом и коралловым песком, среди макромоллюсков преобладали Cymatium pyrum, Trochus histrio, Cypraea moneta. В этом биотопе обитает очень богатая фауна гастропод – микромоллюсков размером менее 1–3 мм из родов Tricolia, Leptorthria, Obtortio, Euchelus, Merelina, Triphora, сем. Diastomidae, Triphoridae, Orbitestellidae. Самым массовым видом была микрогастропода Obtortio pupoides.

Рифы Скотта, Индийский океан (Сиренко, 1980)

На скальной литорали у берега о-ва Сэнди в расщелинах селятся мелкие митриды Strigatella litterata, S. paupercula, нериты Nerita plicata, N. polita, циприи C. annulus и C. moneta. На песчаной сублиторали доминировали крупные гастроподы Cerithiidae, Terebridae Conidae, Naticidae, Olividae и Mitridae. В числе массовых их видов были: Rhinoclavus articulatus, Terebra cerithina, T. chlorata, T. felina, Conus eburneus, C. tesuatus, C. pulicarius, Polynicea flemingiana, Oliva annulata, Mitra mitra. В лагуне на дне, заросшем ветвистыми кораллами, на участках, покрытых песком и обломочным материалом, доминируют крупные ламбисы (Lambis lambis, L. chiraga), конусы (Conus litteratus, C. marmoratus, C. sponsalis), церитииды Cerithium nodulosum, трохусы Trochus maculatus и несколько видов циприй. На скальном флете, подверженном воздействию прибоя, были обычны трохусы (Trochus pyramis, T. niloticus), турбиниды (Turbo chrysostomus) нериты (N. albicilla), таисы (Thais aculeata, Drupa morum, D. ricinum, Morula granulata), вазумы (Vasum turbinellus). В каверных флета селятся циприи (C. moneta, C. annulus, C. erosa, C. caputserpentis) и конусы (Conus ebraeus, C. chaldeus). На скальном грунте внешнего склона, покрытого кораллами, были обычны Tectus pyramis, Drupella cornis, Stomatella auriola. На кораллах встречались гастроподы-кораллофаги Quoyula madreporarum и Corallophila violacea.

Барьерный риф у о-ва Мурea, острова Общества (Ricard, Salvat, 1972)

На участках флета барьерного рифа, занятых песком с редкими кораллами, доминировали гастроподы. Процент видов их доминирующих таксонов от общего числа видов моллюсков составлял: митриды – 15%, церитиды – 11%, конусы – 10%, мурексы и родственные им моллюски – 8%, циприи – 7%, теребры – 6%, стромбусы и ламбисы – 4%. Однако по абсолютной численности (без учета микромоллюсков) на первом месте были циприи (52%). Далее шли: церитиды –. 16%, теребры – 4%, митры – 2%. При этом 5 видов из их общего числа в данном биотопе 117 видов формировали 75% всей численности моллюсков. Этими видами были: Cypraea obvelata, Cerithium piperitum, Strombus mutabilis, Terebra sp. и Vermetus maximus. Три вида из 117 давали 90% всей их биомассы. Это Vermetus maximus, Tridacna maxima и Cypraea obleviata. В прибрежной лагуне того же барьерного рифа, где дно было занято песком с примесью

детрита и редкими кораллами, численность ципреи C. obleviata составляла более 60% общей численности. Их численность в этом биотопе превышала 100 экз./м^2. Наряду с ней в числе массовых видов были гастроподы Cerithium piperitum, Strombus mutabilis, Cantharus fumosus, C. coronatum и Pyramidella sp.

Плотность сообществ моллюсков сильно варьирует в разных зонах рифа. Она бывает очень высокой обычно в зоне каменистой литорали и в прибойной зоне флета, где на вертикальных поверхностях плотно селятся двустворчатые моллюски, а на горизонтальных плоскостях в промоинах скапливаются среднеразмерные гастроподы (нериты, арки, цериты, литторины, хитоны) в количестве до сотен экземпляров на квадратный метр. Поэтому в таких биотопах биомасса моллюсков может выражаться килограммами на 1 м^2 (Grassle, 1973; Гульбин и др., 1987). В то же время на флете и на песчаном дне лагуны численность моллюсков макробентоса – 3–20 экз/м^2 и их биомасса – 5–50 г/м^2 (Salvat, 1972; Ricard, 1981). Средняя для лагуны атолла Такапото биомасса моллюсков около 5 г/м^2. Оценивая значения этих величин, следует иметь в виду, что они могут быть существенно заниженными в виду недоучета микромоллюсков в рыхлых осадках рифов, биомасса которых может быть соизмеримой с биомассой макромоллюсков (Hutchings, 1974).

Многие моллюски являются объектом промысла (Ricard, 1981). В их числе халиотисы, мидии, пектены, кардиумы, венериды, литторины и уже упоминавшиеся выше тридакны, пинны, устрицы, жемчужницы, стромбусы.

9.2. ГУБКИ

9.2.1. ЧЕРТЫ МОРФОЛОГИИ И ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ФИЗИОЛОГИИ

Губки являются вторым по значению элементом сидячего зообентоса коралловых рифов после самих кораллов и зоантарий. В определенной степени функции губок в экосистеме рифа сходны с функциями кораллов. Многие виды губок, как и кораллы, живут в симбиозе с водорослями и, таким образом, служат дополнительным источником валовой автотрофной продукции в сообществах рифа. Известковые губки продуцируют карбонатный материал и участвуют в процессах роста и консолидации скального тела рифа. Склероспонгии (кремневые губки) играют определенную роль в формировании каркаса рифа, участвуя в процессе рифостроения в приглубых его зонах, где скорость роста самих кораллов тормозится недостатком света (Hartman, Goreau, 1970). Наконец, спикульный материал губок играет заметную роль в формировании донных осадков рифа. С другой стороны, сверлящие губки влияют на процессы роста рифов, являясь одним из главных агентов его биоэрозии (Goreau, Hartman, 1963; Thomas, 1971; Hartman, 1977).

Филогенетически губки занимают промежуточное положение между одноклеточными и многоклеточными животными. Их ткани не имеют дифференцированной эктодермы и эндотермы. Они состоят из специализированных групп клеток, двигательная активность органелл которых в определенной мере синхронизирована, хотя каждая клетка питается самостоятельно. Тело губки состоит из межклеточного структурного вещества (мезглеи), в котором передвигаются амебоидные клетки. Мезоглея покрыта снаружи слоем эпителиальных клеток (пинакодермой). Они же выстилают поверхность каналов, пронизывающих губку. На этих каналах имеются расширения – фильтрационные камеры (рис. 9.2). Поверхность камер выстлана слоем специализированных воротничковых клеток, имеющих жгутики. С их помощью в фильтрационных камерах создается постоянный ток воды, из которой хоаноциты с помощью жгутиков, воротничков и слизи извлекают пищевые частицы, осуществляя таким путем фильтрационное питание. С помощью электронной микроскопии было найдено, что воротничок хоаноцита представляет собой подобие сита, состоящего из отдельных нитевидных выростов цитоплазмы, скрепленных поперечными тяжами. Хоаноцит прогоняет с помощью жгута воду через воротничок, как через фильтровальную воронку, которая

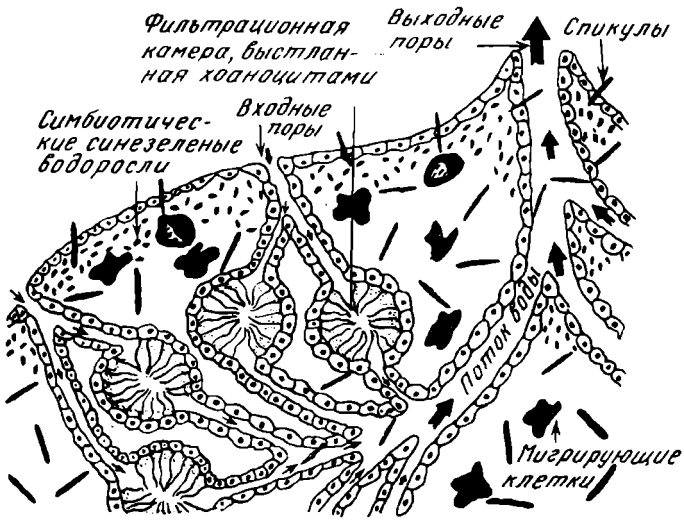


Рис. 9.2. Схема строения губки

улавливает взвесь (Rasmont, 1968). Часть уловленных хоаноцитами пищевых частиц фагоцитируют и переваривают они сами, а часть передают другим клеткам. Любопытно, что у хоаноцитов личинок воротнички сплошные, как их себе и представляли раньше. Материал, из которого построена скелетная основа губки – мезоглея, состоит в основном из волокнистого структурного белка – коллагена и из волокон очень прочного рогоподобного вещества – спонгина. Волокна коллагена и спонгина армированы кремневыми или известковыми спикулами. Форма спикул у губок водоспецифична. Они бывают игольчатыми, трех- и четырех лучевыми. Материал спикул известковых губок наряду с кальцитом содержит карбонаты марганца и стронция.

Форма колоний губок очень разнообразна: от инкрустирующих, листовидных и чашевидных форм до трубкообразных и массивных. Их средние размеры составляют у большинства видов 20–50 см. Сверлящие губки имеют меньшие размеры колоний, а губки с трубкообразными колониями могут достигать в высоту 2 м. Форма колоний губок имеет адаптивное значение. Инкрустирующие, листовидные и чашевидные колонии с относительно тонкими стенками образуют, как правило, губки, которые живут в симбиозе с водорослями. Тонкие стенки и большая удельная поверхность колонии обеспечивает оптимальные условия освещенности для водорослей-симбионтов, которые служат важным источником питания губки-хозяина. Инкрустирующая форма колоний характерна и для многих видов сверлящих губок. Трубообразная форма колоний обеспечивает лучшие условия фильтрационного питания для губок крупных размеров. В такой колонии при ее взаимодействии с течением возникает "тяга", как в печной трубе, что снижает траты энергии губкой на процесс фильтрации (Reiswig, 1974).

Губки, как и кораллы, размножаются как половым, так и бесполым путем. Среди них есть гермафродиты и двуполые виды. Оплодотворение, как правило, внутреннее. Во внешнюю среду выделяются оплодотворенные яйца или личинки. Личинки губок очень мелкие. Большинство из них живут в планктоне, хотя есть среди них и ползающие по дну. Вегетативное размножение губок происходит почкованием или фрагментированием. Последний способ особенно характерен для сверлящих и инкрустирующих губок, которые разносятся вместе с кусками колоний кораллов, на поверхности которых они растут и затем приживаются на новом месте. Растут осевшие губки довольно быстро. Так, осевшая личинка губки Mycale за год вырастает в губку объемом 50 $см^3$.

Губки (наряду с полихетами, сабеллидами и серпулидами) являются наиболее мощными тонкими фильтраторами в донных сообществах рифа. Синхронно работающие жгутики хоаноцитов создают в каналах, пронизывающих тело губки, постоянный ток воды. При этом крупные частицы взвеси улавливаются на поверхности колонии и в каналах выстилающими их эпителиальными клетками-пинакоцитами. Мелкие частицы, включая бактерии, улавливаются в основном воротничковыми клетками-хоаноцитами в фильтрационных камерах. Бактерии служат главным источником питания губок (Сорокин, 1971; Sorokin, 1973, 1978; Reiswig, 1975). В соответствии с данными последнего автора, скорость фильтрации, определенная путем прямого измерения потоков воды через колонию, близка к 0,5–0,8 л/ч на 1 $см^3$ объема колонии. Каждые 4–20 с губка профильтровывает объем воды, равный ее собственному объему. Наши измерения показали, что скорость фильтрации у губок близка к 200–400 л воды на 1 г углерода тканей в сутки. При этом губка практически нацело извлекает из воды бактериопланктон и фитопланктон. Наряду с этим из воды извлекается часть коллоидных частиц и растворенного органического вещества. Энергетические затраты губок на процессе фильтрации, выраженные в единицах поглощенного ими кислорода, составляют в среднем 1–4 мкг O_2 на 1 л воды. При этом в последнем случае при затрате 4 мкг O_2/л губка (Verongia) пр расчетам не может покрыть трат кислородами на обмен за счет отфильтрованной пищевой взвеси. Дополнительными источниками энергии могут быть у нее фотосинтез ее симбионтов-водорослей и потребление ею растворенной органики (РОВ). Интенсивность дыхания губок выражается величинами 0,02–0,07 $см^3$ $O_2/см^3$ колонии в час, или 0,4–1,5 $см^3$ O_2/г сухого веса колонии в час (Reiswig, 1974). Суммарный рацион сообщества губок в зоне фор-рифа у Ямайки он оценивает в 1,5–4 г органического вещества на 1 $м^2$ в сутки. В состав рациона входят все компоненты взвеси (бактерии, фитопланктон, микрозоопланктон, детрит), а также коллоидные частицы и РОВ (Stephens, Shinske, 1961; Reiswig, 1975; Sorokin, 1978; Vacelet, 1979; Wilkinson, Garrone, 1980; Wolkinson, 1978, 1983). За счет фильтрационного питания губки, не содержащие симбионтов (Mycale), покрывают 100% трат на обмен, тогда как ситбионтные (Verongia) всего около 20%. Остальные 80% они получают за счет фотосинтеза симбионтов и усваивая растворенное органическое вещество (Reiswig, 1974).

Способность к симбиозу у большинства губок, заселяющих верхние и средние горизонты рифов, в значительной мере объясняет их способность успешно конкурировать с другой сидячей фауной. Губки в отличие от кишечнополостных имеют в своих клетках в качестве эндосимбионтов цианобактерии (синезеленые водоросли) и гетеротрофные бактерии. Присутствие гетеротрофных бактерий в клетках губок было обнаружено еще в 30-х годах. Позже эти наблюдения подтвердились (Levi, Levi, 1965; Vacelet, 1971). Подробными исследованиями было доказано, что эти бактерии являются не паразитами, а эндосимбионтами губок (Wilkinson, 1978, 1978a, 1983; Wilkinson, Garrone, 1980). Бактерии находятся в вакуолях специальных клеток–бактериоцитов и в скелетной массе губки – мезохиле (рис. 9.3). Общее их число достигает 10^7 клеток/г сырого веса, причем у некоторых губок биомасса бактерии составляет до 30–40% всей массы клеток губки (Vacelet, Donadey, 1977; Wilkinson, 1978, 1983). Оказалось, что одна губка может содержать до 5–7 разных видов бактерий.

Исследования видового состава бактерий, населяющих ткани губок, показали, что часть этих бактерий неотличимы от обычных планктонных бактерий. В то же время некоторые бактерии оказались специфичными и присутствовали во многих видах губок, обитающих в разных регионах (Wilkinson et al., 1981). У губок Terpios в мезоглее обнаружены симбиотические бактерии, имеющие нитчатую форму голубой пигмент. Морфологически эти бактерии сходны с нитчатыми цианобактериями, но лишены хлорофилла (Santavy, 1985). Функция бактерий, как эндосимбионитов, состоит главным образом в усвоении растворенного и взвешенного вещества из потока воды. При этом они наращивают свою биомассу, которая затем переваривается клетками губки. Действительно, в присутствии меченного тритием аланина метка появлялась

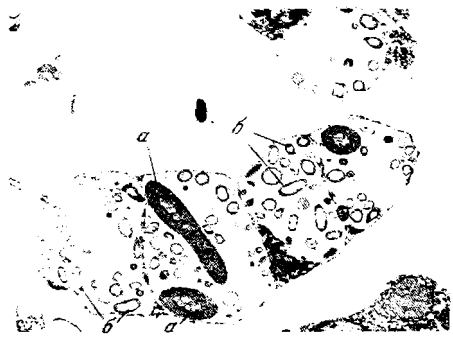


Рис. 9.3. Симбиотические бактерии (*б*) и синезеленые водоросли (*а*): в вакуоли клетки губки Sphonochalina tabernacula, фото К. Вилкинсона

прежде всего в бактериях, находящихся в клетках губки, что было видно на радиоавтографах срезов. Позже метка появилась и в клетках губки (Wilkinson, Garrone, 1980). Важная функция бактерий-симбионтов, населяющих мезоглею, состоит в том, что бактерии, потребляя излишки коллагена и взвесь, прочищают каналы, пронизывающие тело губки, и поддерживают тем самым ее нормальную фильтрационную активность. В числе массовых видов губок, имеющих в своих тканях бактерий-эндосимбионтов: Paricharax, Jaspes, Neofibularia, Carterospongia. Симбиотические бактерии присутствуют в яйцах некоторых губок и таким путем передаются их потомству (Levi, Levi, 1976). Во многих губках в качестве эндосимбионтов одновременно присутствуют бактерии и синезеленые водоросли.

Синезеленые водоросли известны в качестве эндоосимбионтов только у губок и у некоторых червей-эхиурид (Kawaguti, 1971). Впервые эндосимбионты у губок были найдены Фельдманом в 1933 г. Он обнаружил в клетках губок одноклеточные и многоклеточные синезеленые водоросли. Позже у некоторых губок из рода Cliona в качестве эндосимбионтов были обнаружены зооксантеллы и даже криптомонады (Sara, Liaci, 1964). Синезеленые водоросли-симбионты губок представлены у большинства из них мелкими одноклеточными цианобактерий Aphanocapsa feidmanni (реже – A. raspaigella) – специализированными симбиотическими видами, близкими к пелагическим цианобактериям Synechococcus. Размер клеток A. feldmanni 2–3 мкм и A. raspaigella 6–12 мкм. У некоторых губок (Tethya, Ulosa) в качестве симбионтов присутствует многоклеточная нитчатая синезеленая водоросль Phormidium spongeliae. Синезеленые водоросли-симбионты присутствуют в среднем у половины всех видов губок, заселяющих освещенные зоны рифов (Vacelet, 1981; Wilkinson, Trott, 1985). Они присутствуют в большом количестве в верхнем слое тканей губки толщиною до 1 см в зависимости от их светопроницаемости. Одноклеточные синезеленые-симбионты находятся преимущественно в вакуолях крупных специализированных клеток-цианоцитов. В одной такой клетке их бывает до нескольких сотен (Wilkinson, 1980). Часть их находится также и в мезоглее. Общая биомасса синезеленых водорослей в составе симбиотических губок может достигать 50% биомассы клеток самих губок. Многоклеточные же синезеленые водоросли находятся преимущественно в мезоглее. Цианоциты регулируют размножение симбионтов и их метаболизм так же, как и клетки кораллов, регулируют обмен и размножение зооксантелл. Они стимулируют транслокацию продуктов фотосинтеза водорослей, получая от них питание таким биотрофным путем. Избыток клеток симбионтов цианоциты переваривают, получая от них питание также и некротрофным путем (Sara, 1971; Vacelet, 1971). В качестве транслоцируемых водорослями продуктов фотосинтеза преобладают глицерин и гликоген (Wilkinson, 1980, 1983a). По оценкам последнего автора, транслокация составляет около 12% всей продукции симбиотических водорослей. Остальная их чистая продукция используется губкой некротрофным путем.

До сих пор не вполне ясно, каким путем происходит "заражение" губок симбиотическими синезелеными водорослями. Судя по тому, что они присутствуют в личинках некоторых губок, "заражение" происходит, по-видимому, уже на стадии яйца. Наличие симбиотических водорослей оказывается полезным для губок в нескольких аспектах. Главный из них, несомненно, состоит в получении дополнительной энергии, поставляемой губке-хозяину симбионтами. За счет их фотосинтеза губки могут при оптимальных

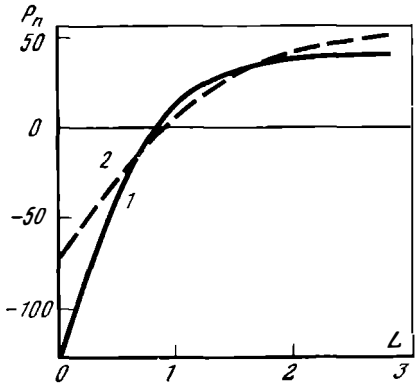


Рис. 9.4. Световые кривые симбиотических губок Carterospongia (*1*) и Cascospongia (*2*); P_n – чистая продукция фотосинтеза, мкг O_2/г в час; L – освещенность, Е/м² в час (по: Wilkinson, 1985)

условиях освещенности компенсировать более половины своих суточных трат на обмен. Другая важная функция симбионтов губок состоит в том, что они, поглощая свет, снижают ингибирующее действие прямой солнечной радиации на клетки губки-хозяина. Наряду с этим синезеленые водоросли обладают способностью потреблять солевые биогены из воды и поставлять их уже в органической форме клеткам хозяина. К тому же симбиотические водоросли потребляют продукты обмена клеток губок и переводят их в состав собственной биомассы, которая затем снова используется клеткой-хозяином. Наконец, синезеленые водоросли-симбионты фиксируют молекулярный азот, улучшая тем самым азотный баланс губки-хозяина (Wilkinson, 1979). Не случайно поэтому губки, которые имеют растительные симбионты, растут на свету намного бычтрее, чем в темноте (Wilkinson, Vacelet, 1979).

Синезеленые-симбионты присутствуют в губках разных таксономических групп. Они были найдены у представителей многих семейств известковых губок и склероспонгий. В сообществах губок, обитающих на рифах, можно выделить три их трофические группировки: группу фототрофов, группу миксотрофов и группу гетеротрофов. Эти группировки отличаются по степени участия автотрофной продукции в компенсации их обмена. Она выражается отношением фотосинтеза и дыхания (P_t/M_t), измеряемым в середине дня при среднем уровне освещенности, типичном для глубин 10–30 м, где обитают губки (400 мк Е/(м². с). У фототрофных губок это отношение выше 1,5, у миксотрофных – $< 1{,}5$, а у гетеротрофов близко к нулю. Максимальные значения отношения часовых величин P_t/M_t в середине дня (2,5–4) зарегистрированы у симбиотических губок, веерообразных или чашевидных, колонии которых имеют тонкие просвечивающие стенки. В среднем эти фототрофные губки за счет фотосинтеза своих симбионтов компенсируют летом 60–120% своих трат на обмен и зимой 50–70%. Заросли губок в биотопах флета и склонов рифов центральной части Б. барьерного рифа Австралии плотностью около 300 г/м² создают автотрофную продукцию в размере 0,1–0,2 г С/м² (валовый фотосинтез). Это составляет около 2% от валовой первичной продукции рифа, равной 7,7 г С/(м² ◦ сут) (Wilkinson, 1981, 1983а). Измерения зависимости интенсивности фотосинтеза губок от освещенности показали, что ее оптимум лежит в пределах интенсивности света 170–300 мк Е/м² • с), что близко к 50–150 W/м² (рис. 9.4). Это несколько выше оптимума освещенности, характерного для кораллов. Для фототрофных губок отмечана световая адаптация к пониженной освещенности (Wilkinson, 1981; Wilkinson, Trott, 1985). Содержание хлорофилла в колониях губок варьирует у разных видов от 10 до 100 мкг/г сырого веса. Максимум поглощения хлорофилла губок близок к 664 нм (Wilkinson, 1979). Фототрофные виды губок доминировали в сообществах флета некоторых рифов Б. барьевного рифа. На флете и в верхней части склона рифа Дэвис они составляли 80% всех видов губок. У 7 из 9 массовых видов отношение P_t/M_t было близко к 3 (Wilkinson, 1983).

9.2.2 СОСТАВ СООБЩЕСТВ ГУБОК, ЧЕРТЫ ИХ ЭКОЛОГИИ

В сообществах губок коралловых рифов насчитывается до 500 их видов. Они представлены тремя основными их классами: Demospongiae, Calcarea и Sclerospongia. При этом 90–95% всех видов относятся к демоспонгиям, 4–8% – к известковым губкам Cal-

carea и 1–2% – к склероспонгиям (кремневым губкам). Представители класса Demospongiae характеризуются скелетом, состоящим из коллагена (спонгина), армированного мелкими игольчатыми силикатными спикулами. У известных губок спикулы трех- и четырехлучевые, состоящие из кальцита. Склероспонгии образуют в основании колонии массивную аргонитовую структуру. Их спикулы состоят из силиката. Значительная часть видов губок коралловых рифов (до 20%) представлена сверлящими их видами (Pang, 1973; Rutzler, 1975). На рифах Мадагаскара найдено около 150 видов губок (Vacelet,Vacceur, 1977), в Карибском бассейне – 400 видов (до глубины 120 м), из которых 92% видов относятся к демоспонгиям. Все мелководные губки представлены демоспонгиями и в небольшом числе – известковыми губками. Приглубые зоны внешнего склона тоннели и пещеры заселяются в значительной мере склероспонгиями (Hartman, Coreau, 1970).

В числе массовых родов губок, населяющих мелководья и средние горизонты индотихоокеанских рифов, следует назвать следующие: Tethya, Plectronia, Mycale, Timea, Spirastrella, Ulosa, Higginsia, Pericharax, Jaspis, Neofibularia, Asteropus, Haliclona, Jantella, Phyllospongia, Dysidea, Ircinia, Carteriospongia, Pseudoazinissa, Scleroderma, Carmina. Reneria, Callyspongia, Cacospongia, Dictyonella, Prianos. Psamaplysilla. На внешнем склоне в глубинных зонах массовыми родами являются Spirorhabda, Hymedesmia, Acanthotriaena, Scleritoderma., Astrosclera, Leucetta, Murrayana. На малых и умеренных глубинах рифов Атлантики массовые роды губок представляют: Tethya, Chondrilla, Haliclona, Gellioides, Iotrochota, Crantella, Cliona, Verongia. На нижних горизонтах склонов обитают: Amhimedon, Iotrochota, Ulosa, Ectypoplasia, Calyspongia, Niphates, Cliona, Xestospongia, Chondrilla, Anthosigmella. У подножия фор-рифа обычны склероспонгии Caratoporella, Stromattospongia, Hispidoptera и известковая губка Leucetta (Lang et al., 1975). В колониях живых и мертвых кораллов, в щелях и пустотах скального флета и под камнями преобладают инкрустирующие виды губок. Массовыми среди них являются представители родов: Erylis, Paratetilla, Tethya, Timea, Spirastrella, Ulosa, Higginsia (de Laubenfels, 1950; Reiswig, 1973; Hartman, 1977; Suchanek, 1983; Wilkinson, Trott, 1985).

В верхних горизонтах склона и на мелководьях флета преобладают фототрофные или сверлящие губки небольшими инкрустирующими или плоскими колониями, а также губки криптофауны, заселяющие щели скального субстрата. В приглубых зонах лагуны на мягких грунтах часто встречаются губки, которые до половины зарываются в осадок или прикрепляются к участким твердого субстрата. В зарослях кораллов много инкрустирующих и сверлящих губок. Однако наибольшее разнообразие и наибольшие показатели их биомассы характерны для средних горизонтов в зонах опор и верхней части фор-рифа (Hartmann, Goreau, 1970; Vacelet, Vasseur, 1977; Bak, Luckhurst, 1980). Биомасса губок в мелководных зонах рифов в большинстве случаев составляет 10–150 г/м^2, а на глубинах 20–40 м – 100–500 г/м^2 (Reiswig, 1973; Wilkinson, Trott, 1985). Однако на флете некоторых рифов она иногда бывает достаточно высокой – до 1,2 кг/м^2.

Обладая сравнительно высокой скоростью роста, губки и особенно их фототрофные виды во многих случаях успешно конкурируют с кораллами и другими представителями сидячего бентоса (Glynn, 1973). Среди них есть виды, токсичные для соседних с ними кораллов. Контакт такой губки с кораллом вызывает некроз тканей последнего. Многие губки проявляют антибиотическую активность, образуя антибиотики, встроенные в мембраны клеток (Burkholder, 1973; Amade, Pesando, 1985). Предполагается, что они предотвращают их обрастание микрофлорой.

Питательная ценность губок очень низка. Их выеданию препятствуют также их игольчатая структура и токсичность многих их видов для донной фауны и рыб. Губками могут питаться лишь немногие виды рыб–тетрадонов, ежей и голожаберных моллюсков.

9.2.3. СВЕРЛЯЩИЕ ГУБКИ

Большая специализированная группа сверлящих губок включает преимущественно представителей сем. Clionidae, а также несколько видов родов сем. Adocidae (Siphonodyction) и Spirastrellidae (Speciopongmella). Сверлящие виды формируют до четверти всей фауны губок на средних и верхних горизонтах рифа. Большинство из них относится к инкрустирующим формам. Массовыми являются представители родов Cliona (C. lampa, C. copiosa, C. viridis, C. aprica, C. langae, C. laticlavicola), Mycale (M. laevis), Anthosigmella (A. varians). Губки высверливают отверстия, ямки и дырки в живых и мертвых кораллах, в обломочном материале, в раковинах крупных моллюсков, а также в скальном флете. Среди живых кораллов нападению губок в наибольшей степени подвержены из них, которые имеют отмершие участки у основания колонии. Такова, например, Acropora cervicornis. Личинки губок оседают на такие участки и, рассверливая их, ослабляют устойчивость колоний кораллов к волнобою и течениям (Thomas, 1971; Pang, 1973). Сверлящие губки значительно ослабляют устойчивость колоний кораллов на крутых склонах, где целые массивы листовидных агариций обваливаются, будучи подточены у основания сверлящими губками (Goreau, Hartman, 1966). Отмечена видовая специализация губок – клион по отношению к отдельным видам кораллов, на которых они поселяются (Goreau, Hartman, 1963). Зараженность кораллов сверлящими губками значительно возрастает в зонах антропогенного загрязнения рифа (Rose, Risk, 1985).

Скорость сверления известкового материала губками в условиях рифа была определена экспериментально. Она оценивается величинами 0,25–3кг/м^2 в год (Neumann, 1966; Moore, Shedd, 1977). Линейная скорость сверления известняка губками варьирует в пределах 2–5 мм в год. Они сверлят ячейки или каверны 1–5 мм в диаметре. В результате сверления губки образуют характерные полусферические чешуйки известняка, которые легко различимы в составе донных осадков рифа. Механизм сверления известняка губками весьма своеобразен (Rützler, Riegler, 1973; Wilkinson, 1983a). Эти губки имеют специальные "скребущие" клетки, которые вооружены пседодиями, способными к химическому растворению известняка. Псевдоподии проникают в толщу известняка, как ковши экскаватора, и откладывают от него чешуйку. Сверлящие губки играют большую роль в процессах биоэрозии рифа и его роста, особенно на ранних этапах рифогенеза (Marshall, 1983). Их деятельность влияет на форму растущего рифа (Goreau, Hartman, 1963) и на продолжительность жизни колоний кораллов, даже массивных (Hudson, 1977). Однако сверлящие губки вызывают не только биоэрозию рифа, но в ряде случаев способностью формированию его скальной основы. Развиваясь в массе в местах скопления обломочного материала, они как бы цементируют их в единый массив, поверхность которого затем обрастает кораллинами и консолидируется, образуя участок скального флета (Wueff, 1984). Сверлящие губки играют большую роль в образовании донных осадков рифа. "Чипсы" губок на многих рифах формируют 20–30% всей массы кораллового песка (Hartman, 1977).

Заметную роль в процессе формирования скальных конструкций рифа играют кремневые губки-склероспонгии (Hartman, Goreau, 1970; Lang et al., 1975). Эти губки растут в тоннелях и в щелях внешнего склона рифа, а также под кораллами в зонах опор и фор-рифа. Их массивные арагонитовые основания укрепляют и цементируют щели и промоины в скальном флете, предотвращая механическую эрозию рифа. В нижних горизонтах рифа, где рост коралловых ослаблен, склероспонгии части служат главным агентом, обусловливающим наращивание скального известняка.

9.3. ПОЛИХЕТЫ И ПРОЧИЕ ЧЕРВИ

Полихеты представлены на рифах двумя их основными группами – подклассом свободно живущих эррантных полихет (Errantia) и подклассом сидячих полихет (Sedentaria). Эррантные полихеты имеют уплощенное или круглое тело, по бокам которого расположены ряды параподий – выростов, несущих щетинки. Их размеры варьируют от 2 мм до 10 см. Отдельным таксонам этих полихет свойственна пищевая специализация, чем соответствует и строение их ротового аппарата (Fauchald, Jumars, 1979). Сидячие полихеты живут в постоянных или временных домиках-трубках. Ротовой аппарат большинства из них преобразован в орган фильтрации. Источниками их питания служат планктон и взвешенный детрит.

Эррантные полихеты представлены на рифах следующими основными их семействами: Nereidae, Eunicidae, Syllidae, Polynoidae, Amphinomidae. Реже встречаются представители сем. Cirratulidae, Aphroditidae, Glyceridae, Phillodocidae.

Нереиды – относительно крупные хищные полихеты. Они имеют уплощенное тело с хорошо развитыми параподиями. Захват пищи происходит у них с помощью выдвигающейся глотки и массивных челюстей. Они населяют биотопы с рыхлым грунтом или обломочным материалом, в котором они строят свои норки. Стенки их норок армированы слизью. Червь питается, вылезая почти целиком из норки и поедая все, что он находит вокруг нее: микрофитобентос, детрит, макрофиты, а также и животную пищу. Собрав все съедобное вокруг себя, червь покидает норку и, найдя подходящее место, быстро строит новую. Среди нереид отмечены отдельные случаи трофической специализации. Известны нереиды-фильтраторы (Nereis diversicolor), которые строят, подобно хирономидам, ловчую слизистую сеть в своей норке. Есть среди них специализированные хищники (N.grubel) и фитофаги (N.procera). Однако основная часть нереид представлена всеядными их видами. Некоторые нереиды в период размножения меняют форму тела. Их параподии удлиняются, а на голове появляются крупные глаза, которые занимают почти всю ее поверхность. Таких червей в брачном наряде называют гетеронереисами. После метаморфоза они поднимаются в толщу воды, образуя плотные рои, в которых самцы и самки после совершения брачного "танца" выметывают яйца и сперму в воду, где происходит оплодотворение. Большая часть отнерестившихся червей поедается рыбами. Массовыми представителями этого семейства являются: Nereis caudata, N.falcaria, N.jacksoni, N.trifasciata, Platynereis isocita, Perinereis calodonta, P.anomala, Ceratonereis mirabilis .

Эуницидытакже представлены достаточно крупными червями, длинными, с круглым телом до 1–2 см в диаметре, с короткими параподиями и бахромой жабр на дорзальной стороне. Большинство эуницид рифа живет в биотопах скального флета в составе криптофауны в отмерших кораллах, под камнями, в пустотах скального флета. Многие эуницидыимеют очень колоритную окраску. У эуницид хорошо развит ротовой аппарат. Они располагают мощной выдвигающейся глоткой. Их челюсти вооружены двойными мандибулами и усажены рядом максилл. Некоторые их виды способны сверлить ходы даже в твердом известняке и в живых кораллах (Lysidice, Palola, Eunice schemacephala). Молодые особи большей части видов эуницид свободно передвигаются по субстрату. Взрослые же особи ведут оседлый образ жизни. Одни виды строят трубки, другие живут в брошенных норках, просверленных сипункулидами, третьи делают собственные норки в рыхлом и даже в скальном грунте (Dry, 1967). Среди эуницид много комменсалов, сожительствующих с губками, моллюсками, голотуриями, гидроидами. Есть среди них и паразиты (Arabella). Некоторые их виды (Eunice viridis) образуют в период размножения брачные рои, аналогичные описанным выше роям нереид. В составе эуницид имеются специализированные хищники, которые питаются другими червями, остракодами, мелкими моллюсками (E.aphroditois), а также фитофаги, которые питаются кораллинами и перифитоном (E.viridis). Большинство же эуницид всеядны с преобладанием в их рационе животной пищи (Day, 1967; Faucald, Jumars, 1979). Массовыми представителями эуницид на рифах являются: Eunice atra, E.cincta,

E.australis, E.antennata, E.caribbea, Palola siciliensis, Lysidice collaris, L.ninetta, Nematonereis unicornis, Drilonereis falcata, Lumhrinereis etraura, Marphysa regulis, M.corallina, Arabella mutans, A.iricolor.

Семейство силлид объединяет мелких полихет размером от 2 мм до 2 см. Они имеют уплощенное тело с тонкими волосковидными параподиями. Это одна из важнейших групп мейо- и микробентоса, которая части доминирует в составе сообществ скального флета, обломочного материала и рыхлых осадков рифа (Kohn, Lloyd, 1973; Hutchings, 1974). Их мощная выдвигающаяся глотка снабжена засасывающим органом – провентрикулом, с помощью которого они высасывают полипы гидроидов. Челюстной аппарат большинства силлид образован одним крупным скребущим зубом и серией мелких зубчиков. Силлиды в большинстве своем не строят временных трубок. Лишь некоторые их виды – комменсалы гидроидов строят такие трубки из слизи, прикрепляя их к стволам своих "хозяев". Большинство силлид – специализированные хищники, пищей которых являются гидроиды, мшанки, асцидии, губки, зоантарии. Однако среди них есть и всеядные формы (род Eusyllis). Эусиллисы живут в песчаных грунтах. В состав рациона этих силлид наряду с животной пищей (остракодами, микромоллюсками) входит микрофитобентос. Важная особенность силлид состоит в их способности к вегетативному размножению. Тело червя делится при этом на куски, на концах которых регенерируют новые головы и хвосты. Благодаря этому свойству силлиды быстро осваивают субстрат и дают высокую численность (Hutchings, 1974). Доминирующие виды силлид в биотопах рифов представляют: Syllis cornuta, S. alternata, S. spongicola, S.amica, S.gracilis, S.exilis, Opistosyllis laevis, Tryanosyllis zebra, Exogene longicornis, E.dispar, E.verugira, Brandia rhopalophora, Odontosyllis ctenostoma.

Полиноиды – относительно крупные полихеты, тело которых покрыто ярко раскрашенными чешуйками. Они живут под камнями и входят в состав криптофауны. Полиноиды – хищники, питающиеся преимущественно другими червями и кладками моллюсков. Яйца оплодотворяются самцом в момент их откладки самой под чешуйки, где и происходит их созревание. Массовые их виды: Harmothoe indica, H.dictyophora, Lepidonotus carinulatus, L.glaucus, L.jukesi, L.jacksoni, Dendropoma sp.

Амфиномиды или "огненные черви" – толстые, крупные, малоподвижные полихеты, живущие под камнями на флете. Их тело покрыто, как шубой, тончайшими ядовитыми ломкими иглами, которые служат им надежной защитой. Амфиномиды – хищники. Их массовые виды: Eurithoe complanata, E.chilensis, Amphinome flava, A.rostrata, Notopygos megalops, Hermodice carunculata. Последний вид известен как коралловофаг, поедающий и сверлящий живые кораллы и ослабляющий их устойчивость к волнобою (Marsden, 1962).

Седентарные полихеты представлены на рифах основными их семействами: Serpulidae, Sabellidae, Spionidae, Terebellidae, Capitellidae, Chaetopteridae. Большинство из них – тонкие фильтраторы, способные отфильтровывать бактериопланктон. В состав серпулид как подсемейство входят спирорбисы – одна из наиболее распространенных групп рифовых седентарных полихет. Их прочные армированные известью трубки диаметром до 1,5 см встроены в колонии кораллов. Личинки спирорбисов оседают на поврежденные рыбами или на отмершие участки колоний молодых кораллов. Трубка полихеты растет вместе с колонией, слегка обгоняя ее так, что края трубки всегда приподняты над ее поверхностью. Таким путем червь избегает атаки со стороны полипов коралла-хозяина. На головном конце полихеты находится сложный фильтрационный аппарат в виде двух спиралей, имеющих вид опрокинутых конусов. Он образован ротовыми щупальцами, которые покрыты плотным слоем ресничного эпителия. Поверхность щупалец секретирует тончайшую слизистую сеть, которая, взаимодействуя с потоком воды, возникающим под воздействие ресничного эпителия, вылавливает из нее взвешенные частицы: бактерии, детрит, фитопланктон (см. 6.2.9). Фильтрационные конусы спирорбисов имеют разнообразную поражающую воображение окраску. Они часто десятками располагаются на поверхности колоний крупных массивных кораллов, таких, как Porites или Mentastrea, и служат одним из главных украшений коралловo-

го рифа. В числе массовых видов спиробрисов Spirobranchus gigantea, Spirobris nautiloides. Другие серпулиды строят прочные извилистые известковые трубки диаметром 1–3 мм на вертикальных скальных поверхностях рифа в зонах сублиторали, флета и склонов. Их длина 0,5–3 см. Иногда трубки серпулид покрывают скальные поверхности сплошным слоем. Серпулиды представлены на рифах массовыми видами: Hydroides longispinosa, H. exaltatus, Pomatoceros sp., Serpula vermicularis.

Сабеллиды в большинстве своем – крупные полихеты, которые заселяют преимущественно рыхлые осадки. Из песчинок, склееных слизью, они строят довольно прочные трубки, нижние конусы которых уходят в толщу осадка или под камни, если полихета живет на скальном флете. На рыхлых грунтах они часто образуют плотные поселения. Их фильтрационный аппарат состоит из прямых и длинных перистых щупалец. В случае опасности они мгновенно прячут их в трубку. Массовыми их видами на рифах являются: Megalomma vesiculatum, M. binoculatum, Sabella microphthalma, S. melanostigma, Hypsicomus phaetothaenia.

Спиониды строят постоянные или временные трубки или норки в рыхлом грунте. Некоторые виды (Polydora) способны высверлить норки в мертвых кораллах. Их головной конец снабжен тонкими гибкими щупальцами, поверхность которых покрыта ресничками. С их помощью червь, высунувшись из норки, собирает с окружающего участка дна осевший детрит. Спиониды способны также и к фильтрации. В случае необходимости они покидают свои трубки и строят новые. Их массовые виды: Malacoceros indicus, Prionospio cirrifera, Polydora armata, P. antennata, Pseudopolydora reishi, Boccardia polydranchia.

Теребеллиды по образу жизни сходны со спионидами. Они строят свои домики-трубки в мягких грунтах под камнями или в колониях мертвых кораллов. Для них характерны очень длинные многочисленные щупальца, снабженные ресничным эпителием. Располагаясь веером по поверхности дна, черви с помощью ресничек и слизистых тяжей собирают с нее осевший детрит и гонят его в сторону рта, где с помощью специальных выростов-губ пищевые частицы сортируются, а затем заглатываются. Массовые виды теребеллид: Terebella ehrenbervi, Liomia medusa, Streblosoma hesslei, Hanchiella tribullata, Terebellidae strolmi, Eupolimnia nebulosa, Reteterebella queenslandia.

Капителлиды по форме напоминают дождевых червей. Из слизи и песка они строят себе трубки в рыхлом осадке, с поверхности которого они собирают детрит и микроводоросли. Их массовые виды: Scyphoproctus somalus, Dasybranchus caducus, D. cadutus, Pulliclla armata.

Хетоптериды живут в трубках, погруженных в рыхлый осадок или укрепленных в щелях твердого грунта. Питаются они, прогоняя воду с помощью ресничного аппарата через слизевую сеть, выделяемую параподиями. Образующийся пищевой комок затем заглатывается (Barnes, 1964). На рифах распространены: Chaetopterus variopedatus, Mesochaetopterus minutus, Phyllochaetopterus sp. Остальные семейства полихет представлены массовыми их родами: Cirriformia, Dodecaceria, Cirratulus, Cirriformia (сем. Cirratulidae), Phyllodoce, Eulalia, Notophyllum, Pterocyrrus (сем. Phyllodocidae), Armandia, Ophelia (сем. Opheliidae).

Как мы видели выше, среди полихет есть сидячие фильтраторы, сидячие и бродячие детритофаги и сестонофаги, хищники и паразитические виды. Они в большом количестве заселяют норы, щели и пустоты скального флета, обломочный материал и рыхлые осадки. Полихеты являются важным компонентом криптофауны отмерших кораллов. При анализе криптофауны только одной большой колонии отмершего коралла на Большом барьерном рифе было найдено более 100 видов полихет (Grassle, 1973). Многие полихеты живут в сожительстве с губками, кораллами и гидроидами, являясь их комменсалами или симбионтами. Они играют существенную роль в планктоне рифа (Sale, 1976). Многие мелкие полихеты периодически выходят в толщу вод рифа (см. 6.3.2). В большом числе донные полихеты появляются в толще воды в период нереста. Наконец, важным элементом мероплактона рифа являются их личинки

трохофоры. Наряду с этим среди полихет есть и чисто планктонные их формы, такие, как томоптериды.

Учет фауны полихет в биотопах скального флета, где они играют доминирующую роль в составе зообентоса, сопряжен с большими трудностями. Исследователю приходится вырубать зубилом блоки скального известняка. Эти блока затем фиксируют формалином, после чего их дробят и вымывают из них фауну (Kohn, Lloyd, 1973; Hutchings, 1974; Vittor Johnson, 1977) или полностью растворяют куски известняка в соляной кислоте (Hutchings, Weate, 1978). При таком способе отбора проб скального материала часть подвижной фауны может уйти. В связи с этим при оценке имеющихся данных об общем числе видов и о численности и биомассе полихет следует учитывать, что они могут быть существенно заниженными (Fauchald, 1974). В последние годы был найден метод, обеспечивающий более полный учет фауны полихет в скальном субстрате. Он состоит в установке на дне блоков пористого кораллового известняка объемом около 1 дм^3 на срок 2–3 года (Hutchings, 1981, 1983, 1985). За этот период блок заселяют полихеты, обитатели окрестного биотопа. В таких блоках удается обнаружить больше видов полихет, чем в пробах, вырубленных рядом из скального флета. Так, в блоках, установленных на рифе у о-ва Лизард на срок 2 года, было обнаружено 144 вида полихет, что намного выше, чем можно было обнаружить в пробах. В блоках преобладали полихеты Polydora, Syllis, Hydroides, Ceratonereis, Nematonereis. Рекрутирование полихет идет в основном путем оседания из водной толщи их личинок и молоди. Важное значение имеет первоначальное поселение на блоках сверлящих сипункулид, высверливающих норки, которые затем заселяют полихеты.

Общее число видов полихет, заселяющих отдельные рифы, достаточно велико и может достигать 100–130 (Западная Атлантика). На багамских рифах обнаружено 46 видов, на рифах Тулеара – 118, на рифах Гуама – 29, на рифах Таиланда и Суматры – 76, на атоллах французской Полинезии 132 вида, в южной части Б.барьерного рифа – около 140 видов (Kohn, Lloyd, 1973; Hutchings, 1974, 1985; Vittor, Johnson, 1977; Peyrot-Clausade, 1977, Devaney, 1987). По общему числу видов в большинстве случаев преобладают представители сем. Syllidae и Eunicidae. По общей численности доминируют эти же семейства, а иногда также и серпулиды. По биомассе обычно доминируют эуниципы, нереиды и капителлиды. Доминирующее значение силлид обеспечивается в значительной степени тем, что они способны к вегетативному размножению. Анализ структуры сообществ полихет на ино-тихоокеанских рифах показывает, что в биотопах скального флета, покрытого живыми и отмершими кораллами, макрофитами и кароллинами, равно как и в мелководных донных биотопах, занятых обломочным материалом, как по числу видов (10–20), так и по численности (10–60 тыс/м^2), обычно доминируют мелкие силлиды размером 2–15 мм. За силлидами следуют эуниципы, капителлиты, нереиды, хетоптериды (Kohn, Lloyd, 1973; Hutchings, 1974, 1985; Peyrot-Clausade, 1977; Бужинская и др., 1980) (рис. 9.5). На рифах Западной Атлантики в этих биотопах преобладают эуниципы и серпулиды (Vitton, Johnson, 1977). Сидячие полихеты (в основном серпулиды) часто доминируют в сообществах каменистой литорали. Индекс видового разнообразия Шеннона H′ в сообществах полихет скального флета достаточно высок: 1,5÷2,8.

В мелководных биотопах рифа, занятых рыхлыми осадками, заросшими травой или макрофитами, а также на дне лагун фауна полихет несколько беднее, чем на твердых грунтах рифа, хотя ее значение в формировании бентоса рыхлых осадков остается весьма высоким. Средняя численность полихет в этих биотопах составляет 5–20 мыс/м^2 при биомассе 10–100 г/м^2 (Thomassin et al., 1976, 1982). В составе доминирующих здесь таксонов эррантных полихет эуниципы (Matphysa), капителлиды (Dasybranchus), полиноиды (Lepidonotus), нереиды (Nereis, Perinereis), глицериды (Glycera). Большое значение в этих биотопах имеют седентарные полихеты хетоптерусы (Chaetopterus, Mesochaetopterus), теребеллиды (Terebellidaes), спиониды (Prionospio). Структура сообществ полихет зависит от условий седиментации и от обилия детрита и планктона в толще воды. Так, на прибрежных рифах у Флориды, обогащенных детритом и планктоном,

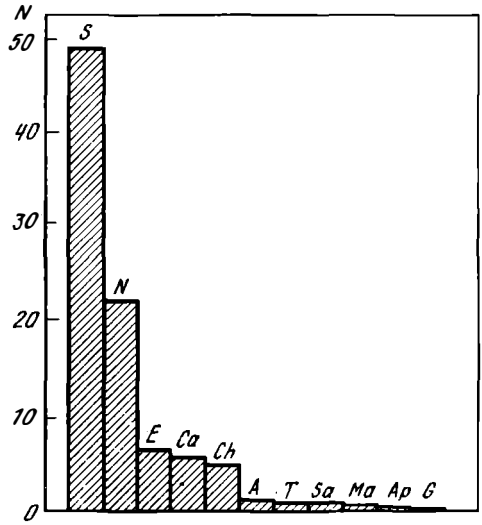


Рис. 9.5. Численность (*N*) представителей основных семейств полихет в пробе скального известняка с риф-флета о-ва Гуам

S – Syllidae, N – Nereidae, E – Eunicidae; Ca – Capitellidae, Ch – Chaetopteridae, A – Amphinomidae, T – Terebellidae, Sa – Sabellidae, Ma – Maldanidae; Ap – Aphroditidae, G – Glyceridae

доминируют фильтраторы-серпулиды, а на рифах, где планктон беднее, доминируют сестонофаги-эуниципиды. В целом же в составе сообществ рифов в среднем около 30% общего числа видов полихет представлено фильтраторами, около 40% – детритофагами и около 30% – хищниками (Vittor, Johnson, 1977).

Общая численность полихет в мелководных донных биотопах, по оценкам разных авторов, варьирует в пределах 10–130 тыс./м^2 при биомассе от 20 до 200 г/м^2. (Hutchings, 1974; Kohn, White, 1977; Reichelt, 1979). Последняя величина следует из данных об биомассе полихет (преимущественно эуницид) на рифах у Тулеара, равной 0,9 г сухого веса на 1 дм^3 скального известняка (Peyrot-Clausade, 1977). Тогда при условии, что сухой вес полихет равен 20% от сырого в слое 0–5 см, их биомасса и будет выражаться приведенной выше величиной – более 200 /м^2. При этом, как отмечалось выше, 50–70%, а иногда и 90% общей их численности составляют силлиды. Однако их доля в биомассе обычно меньше, чем у остальных полихет, ввиду их малых размеров (2–10 мм) и малого веса (0,2–2 мг/экз). По биомассе же доминируют чаще всего эуниципиды, капителлиды, серпулиды и реже нереиды.

Полихеты по своему значению в трофодинамике рифа занимают одно из ведущих мест в сообществах рифа. Они используют практически все доступные источники пищи и создают при этом большую биомассу, обладающую высокой кормовой ценностью. Они служат важнейшим источником питания большинства рыб-бентофагов, многих рыб-планктонофагов и хищных донных беспозвоночных, особенно хищных моллюсков (Kohn, 1968; Bakus, 1969; Vittor, Johnson, 1977). Имея малые размеры и высокую скорость роста, обладая частично способностью к вегетативному размножению, полихеты создают существенную, а во многих случаях преобладающую долю продукции всей донной фауны (Hutchings, 1974, 1981). Обладая способностью сверлить норы в скальном известняке, многие полихеты участвуют в процессе биоэрозии рифа (Hutchings, 1974; Warme, 1977).

Наряду с полихетами существенную роль в донных биотопах рифа играют и другие группы червей, среди которых выделяются сипункулиды и нематоды. Эхиуриды, олигохеты и турбеллярии также являются обычными компонентами донной фауны в некоторых биотопах рифа, однако их численность, как правило, сравнительно невелика.

Сипункулиды и эхиуриды. Сипункулид и эхиурид выделяют в настоящее время в отдельные типы беспозвоночных. Сипункулиды имеют короткое мешковидное или цилиндрическое несегментированное тело размером от 2–3 мм до 10 см, которое оканчивается втягивающимся хоботком. Они встречаются во всех типах грунтов рифа, высверливая или выкапывая себе убежища в виде норки. Многие их виды способны сверлить коралловый известняк (Warme, 1977). Рот сипункулид находится на конце растяжимого и подвижного хоботка, длина которого часто соизмерима с длиной тела. Ротовое отверстие окружено венчиком щупалец. Конец хоботка часто вооружен роговыми зубчиками. Численность сипункулид может достигать значительных величин. Она максимальна в зоне гребня флета – до 1–2 тыс./м^2. В рыхлых грунтах их численность не-

велика: 20–50 экз/м^2 (Rice, Macintyre, 1982). Биомассу их в зонах скального флета можно оценить в 10–30 г/м^2. Сипункулиды служат источником питания рыб-бентофагов и особенно хищных моллюсков, таких, как конусы и митры. На отдельных рифах число их видов варьирует от 5 до 30. Всего же на рифах обитает до 300 видов сипункулид (Rice, 1976). В биотопах скального флета преобладают сипункулиды, способные сверлить известняк: Paraspidosiphon, Aspidosiphon, Lithacrosiphon. Червь Aspidosiphon elegante сверлит норки в живых кораллах, а A.jukesi живет в симбиозе с одиночным кораллом Heterocyathus (см. 11.2.2). Сипункулиды Siphonosoma vasum, S.novaepommeraniae, Phascolosoma perlucens, Golfingia misakiana роют норки в рыхлом грунте.

Эхиуриды по внешним чертам строения напоминают сипункулид. От их мешковидного тела размером 0,5–5 см отходит хоботок, который у них в отличие от сипункулид не втягивается внутрь тела. Рот находится на конце хоботка, вооруженного крючками. Эхиуриды живут в норках, в щелях, под камнями. С помощью своего хоботка они собирают оседающий поблизости детрит. На рифах они представлены родами: Anelassorhynchus, Pseudobonellia, Achaetobonella.

Олигохеты. Эта группа кольчатых червей-аннелид представлена мелкими тубифицидами и в меньшей степени энхитреидами. Олигохеты в сравнительно небольшом количестве входят в состав мейобентоса рыхлых осадков лагуны и особенно литорали барьерных и окаймляющих рифов, куда поступает детрит с суши. Их значение может возрастать в зонах восстановленных осадков и заиления. Олигохеты – одна из наименее изученных групп мейобентоса. Их численность в зонах наибольшего обилия составляет 50–200 экз/дм^3 осадка, что на порядок меньше численности нематод (Thomassin et al., 1982). Размеры их 5–20 мм. Некоторые тубифициды из родов Phallodrilus и Coralllodrilus не имеют кишечника, но располагают симбиотическими бактериями. Большинство же олигохет питаются микрофлорой и мелким детритом. В составе мейофауны донных осадков рифа наряду с упомянутыми выше родами тубифицид можно встретить роды Limnodriloides, Heterodrilus, Marcusaedrilus (Jamieson, 1977; Mather, Bennett, 1984).

Нематоды. Круглые черви нематоды обычны в составе мейобентоса рыхлых грунтов коралловых рифов (Renaud-Mornant et al., 1971, 1971a; Thomassin et al., 1975, 1976; Grelet, 1985). Их биомасса в коралловом песке близка к 1–10 г/м^2 при численности 0,2–2 млн/м^2. Их размеры составляют всего 0,2–1 мм и индивидуальный вес 3–10 мкг. Как видно из приведенных величин, биомасса нематод в рыхлых осадках рифа весьма значительна и является важным источником питания всевозможной донной фауны и рыб. Сами они в большинстве своем – грунтоеды или детритофаги. Среди них есть и хищники (Salvat, Renant – Morant, 1969).

Немертины. На рифах в составе инфауны, под камнями и в обломочном материале встречаются представители ленточных червей-немертин из классов Anopla и Enopla. Некоторые их виды достигают 1 м и более в длину (Baseodiscus hempria, B.delineatus, B.guinquelilineatus). Длина других массовых немертин Gorgonorhynchus repens и Nemerites hermaphroditicus – 5–10 см, а Poseidonemerites bothwelae – 1 см. Мелкие немертины могут составлять заметную долю мейобентоса, песков. В большинстве своем немертины – хищники (Denaney, 1987; Gibson, 1982).

Турбеллярии (плоские черви). Свободно живущие плоские черви, обитающие на рифах, относятся преимущественно к отряду Polycladida (роды Pseudoceros, Stylochoplana, Paraplanocera). Они имеют размеры 1–5 см. Многие из них ярко раскрашены. Чаще всего они – комменсалы кораллов, губок или обитатели криптофауны. Их численность на рифах невелика.

9.4. ДОННЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ

Ракообразные – один из наиболее разнообразных компонентов донной фауны рифа. Разные их представители занимают в биотопах рифа множество трофических ниш и способствуют полному использованию энергетических ресурсов рифа. Они входят в состав мейобентоса и макробентоса. Сотни видов ракообразных являются симбионтами сидячей и подвижной донной и пелагической фауны рифа, а также входят в состав криптофауны. Общее число видов ракообразных на индо-тихоокеанских рифах превышает 1200, включая более 800 видов декапод, из которых около 500 видов крабов (Serene; 1972; Haig, 1976).

В составе донных ракообразных рифов можно выделить следующие их группы: а) демерсальные ракообразные (мизиды, копеподы, некоторые кумовые), которые днем уходят на дно и прячутся от выедания в донных осадках, в макрофитах, пустотах скального субстрата; б) ракообразные, заселяющие рыхлые осадки и обломочный материал, заросший травой и макрофитом (Thomassin, 1974; Haig, 1976); в) ракообразные криптофауны, заселяющие пустоты и щели скального субстрата, колонии отмерших кораллов, пространство под камнями (Царева, 1980; Peyrot–Clausade, 1981); г) ракообразные, которые сожительствуют с организмами сидячего и реже – подвижного бентоса (Patton, 1976; Bruce, 1976; Галкин, 1982).

9.4.1. НИЗШИЕ РАКИ

Подвижные низшие ракообразные представлены в донных сообществах рифа мелкими взрослыми и личиночными формами размером 0,05–3 мм, которые входят в состав мейобентоса (Thomassin et al., 1976, 1982). Среди них преобладают циклопы, гарпактиды и остракоды, а также науплиусы циклопид. В наибольшем количестве эти группы низших раков встречаются в рыхлых осадках, в обломочном материале и в зарослях макрофитов. Численность циклопид в коралловых песках барьерного рифа у Тулеара составляла 4–15 тыс./дм^3 (Ориентировочная биомасса 1–5 г/м^2). Численность остракод в составе мейобентоса варьировала от 40 до 400 экз/дм^3. В донных осадках у о-ва Муреа численность этих рачков была почти на порядок ниже. Донные циклопиды – хищники. Значительная часть их мигрирует ночью в толщу воды и питается зоопланктоном (см. 6.3.3). Среди циклопид есть виды – симбионты и паразиты кораллов. Симбионты из сем. Lichomolgidae живут на поверхности колоний, питаясь слизью и зооксантеллами и выполняя отчасти роль чистильщиков. Некоторые копеподы (Anthessius, Astroxynus, Nanaspis) являются симбионтами моллюсков и иглокожих. Специализированные копеподы-паразиты Xarifa живут внутри полипов кораллов. Их конечности редуцированы, а тело имеет червеобразную форму (Patton, 1976). Копеподы Pandarus, Dentigryps, Caligus, Lepeophtheirus являются паразитами рифовых рыб. Остракоды представлены в донных осадках несколькими десятками видов, относящихся преимущественно к родам Sarsiella, Codonocera, Rutiderma, Cycloleberis, Cylindroleberis, Cypridina, Xestoleberis, Pardoxostoma, Anscottiella (Hartman, 1964; Herriott, Immerman, 1979; Шорников, 1980; Jones, 1984). Эти рачки – преимущественно фитофаги и детритофаги.

Сидячие низшие ракообразные представлены усоногими раками – балянусами из отряда Cirripedia. Среди них есть обычные балянусы, которые поселяются на скальных поверхностях флета и каменистой литорали, а иногда и на панцирях черепах и на раковинах моллюсков, и сверлящие их виды (Lithotrya), которые всверливаются в известковый субстрат. Имеется также группа кораллобионтов (Smith, 1971; Patton, 1976; Галкин, 1982). Эти рачки врастают в живой коралл так, что их наружная раковина оказывается полностью скрытой в теле колонии, а на поверхности ее остается отверстие с приподнятыми краями, иногда закрываемое створками, через которое рачок фильтрует, высунув наружу свои видоизмененные грудные ноги. В их числе есть представители рода Balanus, близкие к свободно живущим балянусам (B. calidus, Kochloria

floridana). Некоторые их виды (B. durhami) врастают своей раковиной в колонии живых кораллов (Mc Closkey, 1970). Основная же часть балянусов-кораллобионтов представлена специализированными видами из сем. Pyrgomatidae, которое насчитывает около 35 видов – симбионтов кораллов. Их раковинка состоит из 4 пластинок вместо 6, иногда и они редуцированы у высокоспециализированных их видов. Среди балянусов-кораллобионтов встречаются виды с разным уровнем такой специализации. Одни из них (их можно назвать комменсалами) питаются исключительно планктоном, как фильтраторы. Другие утратили частично или полностью способность к фильтрации и питаются слизью и даже тканями коралла-хозяина (Hoekia).

9.4.2. ВЫСШИЕ РАКИ

Такие представители класса Malacostraca, как мизиды, стоматоподы, кумовые, изоподы, амфиподы, заселяют прежде всего биотопы, занятые рыхлыми осадками или обломочным материалом и заросшие макрофитами (Johes, 1984). Много их бывает и в зарослях макрофитов на скальном флете. Значительная часть видов этих таксонов относится к демерсальным ракам, которые питаются как хищники или как фильтраторы, поднимаясь ночью в толщу воды. Днем они прячутся в донных осадках, в талломах макрофитов или в стеблях морских трав. Мизиды встречаются в пробах донных осадков в небольшом количестве и представлены в основном демерсальными видами из родов: Auchalina, Gastrosaccus, Erythrops, Doxomysis. В рыхлых осадках присутствует молодь и мелкие виды взрослых изопод, которые формируют заметную часть мейобентоса (Thomassin et al., 1982). Многие виды изопод постоянно живут на поверхности талломов макрофитов. Некоторые их виды живут в песке (Exosphaeroma), в обломочном материале (Cirolana), под камнями на скальном флете (Obrinus). Массовые их роды наряду с упомянутыми выше: Aranthura, Leptanthura, Mesanthura. Изоподы питаются в основном перифитоном и детритом, а также растительным материалом. Некоторые виды изопод селятся у основания колоний кораллов и горгонарий, питаясь сбрасываемым ими слизистым осадком (Kensley, 1982). Многие изоподы являются паразитами рыб.

Кумовые раки представлены их массовыми родами: Bodotria, Discoides, Sheardia. Многие их виды относятся к демерсальным. Кумовые встречаются, как правило, в рыхлых осадках. Эти раки – хищники, питающиеся мелкими ракообразными и нематодами. **Стоматоподы** – относительно крупные донные раки с размерами 2–8 см. Они зарываются в осадок, прячутся в зарослях микрофитов и нитчаток или роют норы в песке. Стоматоподы – хищники, некоторые из них – демерсальны. Массовые их виды: Pseudosquilla ciliata, Austrosquilla, littoralis, Alima clorida, Lysisguilla, Leptosquilla sp., Nanosquilla sp. (Thomassin, 1974).

Амфиподы – гаммарусы и капреллиды-представлены на рифах большим числом видов (Bernard, 1976). Они являются существенным компонентом зообентоса рифов (Thomassin, 1974; Jones, 1984). Амфиподы встречаются на литорали в выбросах водорослей, на поверхности рыхлых осадков в зонах скопления детрита, на талломах макрофитов. Некоторые из них (Hyale, Maera, Mallacota) строят своего рода гнезда на талломах макрофитов. А такие виды амфипод, как Lembos, Gammaropsis, Amphythoe, Cymadusa, строят себе убежища в виде трубок из слизи, застывающей в воде. Они укрепляют эти трубки в щелях и в брошенных норках полихет. Амфипода Cyrapus строит себе подвижный домик-трубку, подобную домику ручейника (Bernard, 1976). В скалах под камнями живет Lysianassa. Молодь амфипод питается детритом. Для взрослых амфипод во многих случаях характерна трофическая специализация. Среди них есть фильтраторы (Urothoe, Albunea), фитофаги, питающиеся микрофитобентосом (Siphonoecetes), хищники, а также паразиты и комменсалы: Podoceridae которые живут в гидроидах и едят их полипы. Leucothoe – в асцидиях и губках, Cyproidinus – в мантийной полости моллюсков, Listriella – в норах полихет и крабов. Большинство же амфипод питается растительными остатками и трупами. В числе массовых гаммарид:

Ampelisca, Cymadusa, Gammaropsis, Dexamine, Leucothoe, Listriella, Perixlusa, Lysianassa, Lembos, Cerapus, Melita, Photus и капреллид: Metaprotella, Dodecadina, Phthilisca.

Несмотря на заметную роль перечисленных выше групп высших ракообразных в составе бентоса рифов, основу их фауны и преобладающую биомассу создают десятиногие раки (Decapoda) из подотрядов: креветок (Natantia), крабов и лангустов (Reptantia). Виды этих подотрядов, заселяющих донные биотопы рифа, исчисляются сотнями. Многие из них являются комменсалами и симбионтами многих крупных беспозвоночных рифа, и прежде всего – самих кораллов (Patton, 1976; Bruce, 1976). Креветки представлены на рифах в основном над семействами Stenopodidea и Caridea. Стеноподиды или коралловые креветки, такие , как Stenopus, Microprosthema, Odontozona, необычайная красочно раскрашены. Некоторые их виды являются комменсалами кораллов и актиний. Численность их в составе фауны невелика. Креветки-каридеи включают ряд семейств, очень широко представленных в сообществах рифов как в составе свободно живущего подвижного макробентоса, так и в составе симбионтов кораллов и других донных животных. В числе этих семейств: Alpheidae, Palemonidae и Gnathophyllidae, представленных на индо-тихоокеанских рифах соответственно 140 и 90 видами. Из 90 видов палемонид более 80 относятся к подсемейству Pontoniidae, в состав которого входят разнообразные креветки-комменсалы, которые сожительствуют с кораллами, губками, гидроидами, актиниями, ежами и асцидиями (см. 9.4.3). Преобладающая их часть относится к сем. Alpheidae, Hyppoliehidae.

Большинство креветок -- грубые фильтраторы и детритофаги. В рыхлых осадках рифа в норках живут роющие креветки-призраки из надсеймейства Thalassinidae (Axius, Scytoxeptus, Callianassa). Отдельные группы декапод обитают в разных зонах рифа. На внешнем склоне их мало. В районе гребня флета обычны Brachycarpus и Odontozona. На мелководьях флета преобладают Pontionidae, Hyppolitidae, а также Anehanas и Periclimenes. Мелководья, занятые песком и морскими травами, заселяют креветки Alpheus, Hyppolite, Thor, Saron, а песочное побережье – Ponthophilus, Leptochela, Metapenacapsis. Крупные креветки Abpheus и Callinassa роют в песке постоянные норки глубиною 30–60 см, цементируя их стенки слюной. В лагуне большая часть креветок представлена комменсалами, заселяющими губки, кораллы, альционарии, а также свободно живущими альфеидами и молодью крупных креветок-детритофагов Benaeus и Metapaenopsis, Heteropenaeus, имеющих промысловое значение (Bruce, 1976, 1976а).

Лангусты представлены на рифах главным образом родом Palinurus (колючие и скальные лангусты). Это ночные животные, которые днем прячутся в пустотах скального флета. Род Palinurus включает 5–7 видов, в числе которых в индо-тихоокеанских рифах их массовыми являются P.ornatus, P.lotgipes, P.versicolor, P.penicillatus. Два последних вида лангустов являются объектом промысла (George, 1974). Крабы, объединяемые в подотряд Reptantia, представлены на рифах двумя их надсемействами: Anomura (раки-отшельники и родственные им крабы) и Brachyura (истинные крабы). Крабы Anomura представлены четырьмя их семействами, широко распространенными на рифах как в составе свободно живущей фауны, так и среди комменсалов. Истинные раки-отшельники (сем. Paguridae) живут в раковинах гастропод и встречаются на рифах повсеместно. Особенно многочисленны они в сообществах флета и литорали. Днем многие из них прячутся под камнями. Массовые их роды: Calcinus, Dardanus, Clibanarius, Diogenes, Pagurus, Paguristes, Coenobita, Birgus, Paguritta. Пагуритты живут в трубках, которые они строят в колониях массивных кораллов. Раки-отшельники – хищники. Они питаются в основном моллюсками и полихетами (Thomassin, 1974). Некоторые из них живут в кораллах или под кораллами и питаются их полипами. В их числе Calcinus и Trizopagurus (Gillhurst, 1985). Они повреждают кончики ветвей молодых кораллов. К Anomura относят также крабов из сем. Hippidae, Galatheidae, Porcellanidae. Среди них есть свободно живущие небольшие крабы-фитофаги и детритофаги. Часть видов этих семейств – комменсалы (Allogalathea).

Истинные крабы Brachyura – самая многочисленная группа ракообразных в составе макробентоса рифов. Они представлены на рифах десятками родов и сотнями видов, среди которых большинство – свободно живущие крабы. Крабы входят в состав криптофауны, населяют биотипы рыхлых осадков, участки дна, занятые обломочным материалом, мелководья, песочную и каменистую литораль (Taylor, Lewis, 1970; Serene, 1972; Thomassin, 1974; Царева, 1980; Peyrot-Clausade, 1981; Jones, 1984). Многие виды истинных крабов являются комменсалами, симбионтами или паразитами кораллов и других представителей сидячей фауны рифа. Наиболее многочисленная группа крабов объединена семейством Xanthidae, насчитывающим до сотни видов. Эти крабы предпочитают селиться в пустотах и щелях скального флета и являются одним из основных компонентов криптофауны. Большинство ксантид – свободно живущие фитофаги. Они питаются перифитоном, детритом и частично мелким бентосом. Среди них роды Actaea, Paractaea, Eriphia, Leptodius, Euxanthus, Dairia, Atergatus, Pilumnus, Actumnus, Cymo, Chlorodiella, Domecia, Liomera, Carpilius, Xanthias. В числе комменсалов-ксантид такие распространенные их роды, как Traperia, Tetralia, Phymodius.

Другое массовое семейство крабов Majidae (крабы-пауки). Они населяют преимущественно биотипы скального флета и внешнего склона. Эти крабы камуфлируют поверхность своего колючего панциря кусочками губок и асцидий. Их массовые роды: Camposcia, Micippa, Tiarina, Huenia, Oncinopus, Hyastenus. На флете и на песчаных мелководьях часто встречаются плавающие крабы-портунусы (сем. Portunidae). В большинстве это довольно крупные крабы, вооруженные мощными клешнями. Они представлены родами Portunus, Thalamita, Thalamitoides, Lissocarcinus. Некоторые мелкие портунусы – комменсалы голотурий и альционарий. У дромусов (сем. Dromiidae) задние ноги подняты над панцирем и проспособлены для того, чтобы удерживать на спине краба губку или асцидию для камуфляжа. Крупные крабы-грапсусы (сем. Grapsidae) и коробчатые крабы-калаппы (сем. Calappidae) – хищники, питающиеся моллюсками. Грапсусы живут под камнями на флете. Калаппы (роды Calappa и Matuta) населяют песчаные прибрежные мелководья, зарываясь днем в песок (Gibbs, 1978). Аналогичным образом ведет себя и мелкий краб-галька Philyra (сем. Leucosiidae). В прибойной полосе песчаных пляжей обитают крабы-призраки (сем.Ocypode). Это специализированные хищники, нападающие на подвижную добычу: рыб, молодых черепах, креветок. Спасаясь от преследования, они молниеносно зарываются в песок. Представители других распространенных на рифах семейств крабов Hapalocarcinidae, Eumedonidae, Pinnotheridae – в большинстве своем комменсалы.

Крабы населяют все основные биотопы рифа, исключая приглубые участки внешнего склона, где они сравнительно редки. Отмечена определенная зональность в распределении крабов на рифе (Thomassin, 1974; Peyrot Clausade,1981; Jones, 1984).

9.4.3. СИМБИОЗ У РИФОВЫХ РАКООБРАЗНЫХ

Среди ракообразных коралловых рифов насчитываются десятки их видов, живущих в симбиозе с другими беспозвоночными и рыбами. Это представители инфауны кораллов, комменсалы и паразиты иглокожих, губок, моллюсков и рыб. В наибольшей степени изучена инфауна герматипных кораллов, в составе которой ракообразные занимают одно из ведущих мест (McCloskey, 1970; , Patton, 1976; Bruce, 1976; Наумов и др., 1980; Odinetz, de Forges, 1985). Многие представители инфауны кораллов оказались специфичными видами в отношении выбора хозяина. Инфауна, заселяющая отдельные колонии кораллов одного вида, образует в них своеобразные однотипные "сообщества", которые были использованы в качестве моделей для изучения факторов, определяющих видовое разнообразие сообществ как компонентов экосистемы (Abele, 1979). Действительно, каждая средняя и крупная колония ветвистых кораллов Pocillopora или Acropora содержит от 5 до 15 видов симбиотических ракообразные, не считая других представителей инфауны (губок, моллюсков, полихет). Число особей раков в расчете

на одну колонию этих кораллов варьирует в пределах 5–40 экз. В составе ракообразных инфауны кораллов преобладают креветки подсемейства Pontioniidae, семейств Alpheidae и Hippolithidae и крабы сем. Xanthidae. В числе наиболее массовых родов креветок-симбионтов: Periclimenes, Philarius, Harpilopsis, Fenneria, Coralliocaris, Johaste, Thor, Hymenocera, Synalpheus, Alpheus. Среди крабов в составе инфауны кораллов чаще присутствуют ксантиды Chlorodiella, Phymodius, Cymo, Domecia, Trapezia (около 20 видов), Tetralia (3–5 видов). На карибских рифах в кораллах встречаются крабы-пауки Mithrax и представители сем. Porcellanidae. На горгониевых кораллах живет краб Quadriella, (Castro, 1976; Austin et al, 1980; Odinetz, de Forges, 1985).

По степени зависимости от коралла-хозяина среди них можно выделить три основные группы. Одни из них являются в норме свободно живущими и используют колонию коралла определенного вида в качестве временного убежища, которое они в случае необходимости покидают. Таковы креветки Periclimenes spiniferus и крабы Phymodius unilatus и Chlorodiella nigra, которые часто находятся в колониях коралла Pocillopora. Ко второй группе можно отнести раков-симбионтов, которые постоянно живут внутри колонии, но не имеют ярко выраженных морфологических адаптаций, которые существенно отличали бы их от родственных свободно живущих их видов. К таким ракам можно отнести креветок Periclimenes anymone, P. madreporae, Thor amboinensis и краба Chorodiella andreoussi. Третья группа симбионтов включает высокоспециализированные виды раков, которые морфологически адаптированы к жизни в колонии живого коралла и в ее использовании не только как постоянного убежища, но и как источника пищи. В числе таких специализированных симбионтов усоногие раки-кораллобионты Pyrgomatidae, циклопы-паразиты кораллов Xarifa, креветки Harpiliopsis beaupress, Alpheus lottini, крабы Trapezia, Tetralia, Hapalocarcinus. Они имеют небольшие размеры. Их тело уплощено, и они легко перемещаются внутри колонии с помощью своих видоизмененных конечностей, приспособленных для ползания по слизистой ее поверхности. На конечностях таких специализированных видов раков имеются щеточки и гребешки. С помощью щеточек рак раздражает полипы, стимулируя выделение ими слизи, которую он сгребает с помощью гребешков и поедает (Bruce, 1976).

Неспециализированные симбионты-креветки первых двух из упомянутых выше групп являются комменсалами. Будучи фильтраторами, они вообще не зависят от коралла как от источника пищи. В то же время фекалии фильтрующих раков инфауны служат пищей их хозяев-кораллам. Комменсалами являются крабы из первой группы, которые используют коралл-хозяин только как убежище, и крабы из второй группы, которые поедают слизь, выделяемую кораллами, собирая ее с поверхности колонии или у подножия колонии, куда она сбрасывается кораллом вместе с оседающей в него взвесью. Специализированные крабы и креветки третьей группы проявляют взаимовыгодные симбиотические отношения. Они защищают коралл-хозяин от нападения звезд и ежей, в частности от звезд Acanthaster (Abele, Patton, 1976; Glynn, 1983), а также от оседающих на колонию сверлящих губок и моллюсков, чистят колонию от слизи и взвеси. В то же время они питаются исключительно за счет хозяина, поедая не только слизь, но зачастую и ткани ценосарка и полипов или отнимают у полипов пойманные ими жертвы. Для раков-симбионтов третьей группы характерно образование постоянных пар. На одну колонию коралла приходится, как правило, одна пара данного вида. Она охраняет колонию от вторжения других раков того же вида. Крабы Hapalocarinus и креветка Poratypton могут влиять на рост ветвистых кораллов, на ветвях которых под действием рака-симбионта образуются "галлы"—камеры, в которых сидят замурованные в них самки крабов. Личинки этих раков садятся на точку роста ветки коралла, обрастая сидящего крабика и образуя "галл" (Patton, 1979). Крабы Cryptocherius образуют ямки-домики в теле массивных кораллов, убивая полипы в точке своего осаждения. В этом месте коралл перестает расти, за счет чего на его поверхности образуется ямка.

Заселенность коралла раками зависит от уровня продуктивности планктона. На барьерных рифах она выше, чем на атоллах (Abele, 1979; Kropp, Birkeland, 1981). Другие

авторы полагают, что плотность сообществ инфауны в колониях кораллов зависят от количества осаждающей на них взвеси (Brock, Smith, 1983). Интенсивная седиментация стимулирует отдачу кораллами слизи, которой питаются комменсалы (Odinetz, de Forges, 1985). Биомасса инфауны, заселяющей кораллы, составляет 5–15 г/кг веса колонии (Shirayama, Horikoshi, 1982). Преобладающая ее часть (до 70%) приходится на сверлящие моллюски, 20–50% – на раков, 10–20% – на полихет. Общая численность организмов инфауны ветвистых кораллов на рифах Гуама составляла 50–300 экз/кг. Согласно Е.В. Краснову и др. (1982), биомасса инфауны кораллов составляет 0,4–4,3 г на 1 колонию объемом 0,4–2,6 дм^3 и число животных – 5–28 экз. на 1 колонию. Показатель видового разнообразия, по Шеннону (H), в сообществах инфауны кораллов оказался близким к его величинам в сообществах свободно живущей донной фауны: 1,5–2,5. При этом состав инфауны разных по систематическому положению кораллов различен даже при сходстве формы их колоний (Наумов и др., 1980). Существенно, что через некоторое время после отмирания колонии коралла специализированные компоненты инфауны постепенно заменяются в ней оппортунистическими элементами криптофауны (Coles, 1980).

Среди ракообразных много симбионтов других животных. Краб Anchistus custos – симбионт крупных двустворчатых моллюсков. Он счищает псевдофекалии с их жабр, питаясь ими. Некоторые креветки сожительствуют с губками и гидроидами (Alpheus, Hyppolite, Periclimenes), с голожаберными моллюсками (P.imperator), с асцидиями (Pontonia, Periclimenes). Некоторые виды креветок известны как чистильщики-симбионты рыб и актиний. В их числе Periclimenes, Pedersonia, Hyppolysmata grahami, H.californica, Stenopus hispida (Limbaugh et al., 1961; Bruce,1979).

Обильная фауна донных ракообразных, включая инфауну и криптофауну, служит важнейшим источником питания многих видов рыб-бентофагов (Vivien, 1973; Thomassin, 1974). Важным кормовым ресурсом фауны рифа, включая кораллы, являются таже пелагические и демерсальные личинки и молодь ракообразных (см. 13.2.2.5).

9.5. ИГЛОКОЖИЕ

Иглокожие представлены на рифах бесстебельчатыми морскими лилиями – комatулидами, голотуриями, морскими ежами, офиурами и морскими звездами. Эти основные их группы достигают в биотопах рифа значительного видового разнообразия при проявлении эндемизма в составе их сообществ в районах отдельных и особенно изолированных рифовых систем, таких, как рифы Красного моря или Карибского бассейна (Clark, 1976). На индо-тихоокеанских рифах обитают более 1000 видов иглокожих, на рифах Западной Атлантики – около 150 видов, причем видов, общих для этих двух больших зоогеографических регионов, всего 8. Такая изолированность фаун иглокожих указанных регионов аналогична изолированности фаун обитающих в них кораллов. Эндемизм фауны иглокожих в отдельных районах выражается, в частности, и в том, что из 1027 видов, населяющих рифы индо-тихоокеанские, насчитывается всего 57 видов, заселяющих этот регион из конца в конец. В среднем в пределах отдельных рифовых систем насчитывается обычно от 20 до 150 видов иглокожих. Так, число их видов в Красном море – 48, в Карибском бассейне – около 100, на рифах Филиппин – около 190, в районе Б.барьерного рифа – около 160 (Marsh, Marashall, 1983).

Перечисленные выше группы иглокожих, исключая морских звезд, образуют на рифах и особенно в мелководных зонах лагуны, флета и внешнего склона достаточно плотные сообщества и моноспецифические популяции, являясь важнейшим элементом свободно живущего макробентоса. Велика и их функциональная роль как компонента экосистемы рифа. Они занимают все основные трофические ниши. Среди них есть фильтраторы (офиуры, морские лилии), детритофаги и грунтоеды (офиуры, голотурии), фитофаги (морские ежи) и хищники (морские звезды, а также частично ежи и офиуры).

Иглокожие играют существенную роль в регенерации биогенов (Webb et al., 1977)

и оказывают существенное влияние на процессы рифогенеза. Они имеют массивный известковый скелет, составляющий до 90% массы их тела. Элементы их скелета служат важным источником поставки карбонатного материала. Выедание ежами и звездами макрофитов перифитона и спата кораллов оказывает существенное влияние на формирование сообществ кораллов, равно как и поедание самих кораллов звездами и ежами, особенно звездой Acanthaster (см. 15.1). Голотурии-грунтоеды, пропуская через свой кишечник огромные массы кораллового песка, существенным образом влияют на формирование донных осадков и на протекающие в них продукционные процессы. Наконец, иглокожие служат источником питания для многих моллюсков и рыб, а голотурии являются одним из главных объектов промысла, ведущегося на рифах.

В настоящее время мы располагаем достаточно полной информацией в составе и структуре сообществ рифовых иглокожих, о питании и размножении некоторых их групп (Endean, 1957; Clark, Taylor, 1971; Clark, 1974; 1976; Marsh, 1974; Lisddell, 1982; Yamaguci, Lucas, 1984). Сведения об их количественном распределении весьма отрывочны. Оценка плотности популяций большинства доминирующих видов ежей, офиур, морских лилий и звезд затрудняется тем, что эти преимущественно ночные животные днем прячутся в укрытиях скального флета и трудно поддаются учету. Поэтому надежные количественные данные имеются лишь в отношении голотурий (Bakus, 1968).

9.5.1. МОРСКИЕ ЕЖИ

Морские ежи представлены на рифах четырьмя основными семействами: правильными ежами – диадемами и эхинометрами (сем. Diadematidae и Echinometridae) и неправильными ежами из сем. Clypeasteridae и Brissidae (сердцевидные ежи). В пределах отдельных рифовых систем число их видов составляет от 5 до 30. Общее число видов морских ежей на индо-тихоокеанских рифах достигает 140 (Clark, 1976). На Б. барьерном рифе 26 видов ежей и на рифах Филиппин – 39. Плотность отдельных видов популяций массовых видов диадем, эхинометр или сердцевидных ежей может достигать 20–70 экз./м^2 при их размерах 5–15 см в диаметре (Clark, 1974; Будин, 1980; Фадеев, Лукин, 1987). Морские ежи преимущественно ночные животные. Днем большинство из них прячутся в укрытия. Диадемы залезают в щели и промоины, выставив оттуда пучки своих длинных ядовитых игл. Эхинометры залезают в норки и углубления, которые они сами высверливают в скальном известняке. Сердцевидные ежи зарываются в песок.

В большинстве своем ежи всеядны. Диадемы и эхинометры питаются преимущественно макрофитами и перифитоном. Они поедают такие склерактиниевые кораллы и разнообразный микробентос (Bak, Van Eys, 1975; Sammarco, 1982; Hixon, 1985). Они соскребают со скального флета вместе с перифитоном и кораллинами спат кораллов и мелких гастропод. Диадемы, по-видимому, способны питаться также и из толщи воды, как седиментаторы. Частички детрита и хлопья органики приклеиваются к их длинным иглам и на их поверхности перевариваются блуждающими амебоцитами (Thomassin et. al., 1982). Сердцевидные ежи питаются фораминиферами, мелкими моллюсками и микрофитобентосом. Суточный рацион ежей на литорали некоторых атлантических рифов оценивается в 1–4 г/м^2 органического вещества в сутки (Ogden, 1977; Hatcher, 1983). Эти величины близки к 20–90% суточной продукции донных растений и составляют 1–6% от биомассы самих ежей.

Одно из наиболее распространенных на рифах семейств морских ежей – длинноиглые ежи и диадемы (Lessios et al., 1984). Иглы некоторых крупных диадем достигают длины 30–40 см. Иглы диадем ядовиты и служат им хорошей защитой. В состав семейства Diadematidae и родственного ему сем. Tripneuseidae входят массовые роды морских ежей, такие, как Diadema, Aseropyga, Echinothrix, Temnopleurus, Mespilia, Toxopheustes, Tripneustes, Nudechinus. На карибских рифах они представлены видами: Diadema antillarum, Astropyga radiata, A.magnifica, Echinoehrix calamaris, E. diadema, Tripheustes ventricosa. На рифах Индо-Пацифики массовыми видами диадем являются Diadema

setosum, Diadema savighyi, Tripheustes pileosus, T. gratilla, Echinothrix diadema, E. calamaris (Endean, 1957; Clark, 1976; Будин, 1980; Marsh, Marshall, 1983). В пучках длинных игл диадем находят убежище мизиды, мелкие рыбы и даже каракатицы. Другие широко распространенные на рифах группы правильных ежей – эхинометры и сидариды. Они включают такие массовые роды морских ежей как Echinometra, Echinostrephus, Heterecentrotus, Eucidaris. На индо-тихоокеанских рифах самыми массовыми видами эхинометр и сидарид являются Echinometra mathaei, E. molaris, E. oblonga, Echinostrephus acilulatus, Heterocentrotus mammillatus, H. trigonarius, Ercidaris metularia, E. thouarsii. На рифах западной Атлантики массовыми их представителями являются Echinometra lucunter, E. viridis, Eucidaris tribuloides. У ежей-эхинометр относительно короткие прочные острые иглы. Гетероцентротусы – карандашные ежи-вооружены массивными известковыми палочковидными иглами, с помощью которых они передвигаются и высверливают себе убежища в скальном известняке.

На рыхлых грунтах рифа преобладают зарывающиеся в грунт неправильные ежи (сем. Clypeasteridae) и сердцевидные ежи (сем. Brissidae). Они имеют уплощенное тело и очень короткие плотно сидящие тонкие иглы. В числе неправильных ежей массовыми их представителями на рифах Атлантики являются Clypeaster rosaceus, Encope stockesi, Leodia sp., Metlita quinquesperforata, Echinoneus cyclostomus. На индо-тихоокеанских рифах массовым является последний вид, а также Clypeaster reticulatus, C. fervens, Echinodiscus bisperforatus, E. auritus. Сердцевидные ежи на рифах Атлантики представлены видами Plagiobrissus grandis и Meoma ventricosa, а на рифах Индо-Пацифики – видами Metalia spatagus, M.sternalis, M.dicrana, Brissus latecarinatus, Rhinobrissus hemiasteroides. Неправильные ежи являются важным элементом макробентоса рыхлых осадков лагуны. Они часто образуют очень плотные видовые популяции с численностью 10–20 экз./м^2 (Будин, 1980). В зарослях травы их численность может достигать 230 экз./м^2 (Фадеев, Лукин, 1987).

Несмотря на свою защищенность многие ежи, особенно сердцевидные, служат важным объектом питания многих рыб-бентофагов, таких как диодоны и триггеры, а также крупных хищных гастропод и лангустов. Некоторые рыбы сопособны поедать даже диадем, переворачивая их на спинку выпускаемой ими из рта струей воды. Ежи диадемы, поедая в большом количестве водную растительность и осевшую молодь кораллов, а также и сами кораллы, оказывают существенное влияние на структуру донных сообществ флета (Bak, Van Eys, 1975; Benyahu, Loya, 1977; Ogden, Lobel, 1978; Williams, 1981, 1982; Sammarco, 1981; 1985; Sammarco et al., 1974).

9.5.2. МОРСКИЕ ЗВЕЗДЫ

На рифах обитает весьма разнообразная фауна морских звезд. Общее число их видов в индо-тихоокеанских рифах достигает 230. В пределах отдельных рифовых систем число их видов варьирует в пределах 5–20 (Marsh, 1974; Clark, 1976). Массовые виды морских звезд, населяющих индо-тихоокеанские рифы, относятся к сем. Oreasteridae (Будин, 1980; Marsh, Marshall, 1983). Среди них наиболее распространены линкии: синяя линкия Linkea laevigata, пестрая небольшая линкия L. multiflora и крупные – размером до 30 см безлучевые массивные звезды Culcita, по форме напоминающие пятиугольник: C. coricca, C. schmideliana, C. novaeguineae. Они очень разнообразны по окраске. Другой род этого семейства – Pentaceraster – представлен в основном крупными звездами размером до полуметра: P.dracilis, P.regukus и P. australis. Родственные этому роду звезды Protoreaster отличаются мощными шипами на дорзальной стороне лучей. Массовыми их представителями являются P. hodulosus, P. lincki. В числе других массовых представителей этого семейства звезды Ophidiaster, Oreaster, Nardoa, Fromia, Leiaster.

Несколько массовых видов относятся к семействам, входящим в порядок Spinulo-

sida. В их числе звезды Echinaster, Methrodia, Valvaster, Asteropsis, Patiriella, Asterina, Luidia, Asteropecten, Archaster и звезда "терновый венец" – Acanthaster planci. Бóльшая часть звезд концентрируется на скальных грунтах в зонах каменистой сублиторали, флета и патч-рифов. Некоторые из них (Oreaster) предпочитают нижние горизонты внешнего склона (Будин, 1980). Звезды небольших размеров входят в состав криптофауны (Ophidiaster grandis, Asterina burtoni, Diasterina leptalacantha). Звезда Culcita встречается обычно на песчаном дне, заросшем травой и макрофитами.

Большинство морских звезд всеядны. В процессе питания они наползают с помощью амбулякральных ножек на пищевой объект и выворачивают наружу свой желудок. Приросшие к скальному грунту неподвижных объекты – сидячую фауну, такую, как кораллы, губки, двустворчатые моллюски, а также прикрепленные растительные объекты – перифитон, макрофиты, кораллины, звезды переваривают на месте, обволакивая их своим вывернутым желудком (Thomassin, 1976). Осевший на поверхность грунта детрит, мелкий подвижный зообентом и фораминифер звезда может захватывать своим желудком и, водворив его на место, переваривать захваченную пищу во время передвижения на новое место. Звезда Protoreaster использует желудок только для собирания пищи – детрита и фораминифер с поверхности дна и переваривает ее, убрав желудок с захваченной пищей внутрь тела. Такие всеядные крупные звезды, как Culcita, способны поедать и переваривать кораллы, предпочитая при этом массовые виды с относительно крупными полипами. Они поедают также молодые колонии ветвистых кораллов, нанося заметный ущерб их сообществам, особенно на рифах Атлантики (Endean, 1971; Coreau et al., 1972). Звезды Pteraster, Asterina являются хищниками, питаясь губками, асцидиями, гидроидами. Среди звезд коралловых рифов имеются и специализированные хищники, ориентированные исключительно на питание кораллами. Это крупные, вооруженные ядовитыми шипами звезды Acanthaster, которые в периоды вспышки своей численности наносят рифам огромный ущерб. Проблемы, связанные с акантастером, рассматриваются нами ниже (см. 15.1). Сами звезды, особенно их мелкие виды, а также их кладки и молодь служат объектом питания многих рыб-бентофагов, крабов и хищных моллюсков-конусов, кассисов, хароний.

9.5.3. ОФИУРЫ

Офиуры – ночные животные, которые днем прячутся в укрытиях: под камнями, в щелях и норах, в зарослях травы. Их численность в некоторых биотопах рифа достигает 50–70 экз/м^2 (Finshelson, 1974). Число их видов в пределах отдельных рифовых систем варьирует от 5 до 60. Общее число видов офиур на индо-тихоокеанских рифах достигает 300 и на рифах западной Атлантики – 50 (Devaney, 1974; Clark, 1976; Hotchkiss, 1982; Marsh, Marshall, 1983).

Офиуры имеют 5 змеевидных гибких и очень подвижных лучей-щупалец, которые снабжены системой длинных и подвижных амбулякральных ножек, способных к секретированию слизи и приспособленных к активному захвату взвешенной пищи из водной толщи. Поэтому большинство офиур по способу питания относятся к фильтраторам-седиментаторам, которые одновременно способны собирать с поверхности дна оседающий детрит и отмерший планктон. Их пищевой спектр весьма широк. Они питаются, как фильтраторы, планктоном и гипонейстоном. Наряду с этим они собирают осевший детрит и отмерший планктон, а также ловят мелких донных животных. У отдельных их видов отмечена специализация в отношении объектов и способов питания. Например, офиура Ophiocomina по своему анатомическому строению неспособна к фильтрации, что было подтверждено экспериментально. В тех же опытах методом изотопной метки была доказана способность офиур Ophiothrix и Ophiopholis отфильтровывать из взвеси водоросль Sceletonema costatum (Roushdy, Hansen, 1960). Офиуры способны питаться даже гипонейстоном (Ophiocoma scolopendrina). Офиокомы живут в расщелинах осыхающего флета. Во время прилива они с помощью одного-двух лучей "заякоривают" свое тело на поверхности флета, а остальные лучи вытягивают навстречу затопляющему

риф приливному течению, собирая с поверхности воды детрит и планктон, которые скапливаются в поверхностной пленке. Фильтрующие виды офиур выходят в ночное время из укрытий на приподнятые участки дна, омываемые течением (Woodley, 1975). Здесь они точно также заякориваются в грунте, а свободные щупальца распускают веером навстречу набегающему течению, вылавливая из него с помощью слизевых тяжей и очень подвижных и длинных амбулякральных ножек взвешенный детрит и планктон. Собранная пища по амбулякральному каналу быстро транспортируется вдоль луча ко рту (Fontaine, 1965; Magnus, 1967; Meyer, 1973a; Kissling, Taylor, 1977).

Офиуры коралловых рифов представлены следующими основными их семействами: Ophiocomidae (роды Ophiocoma, Ophiocomella, и Ophiomastix), Ophiothrichidae (роды Ophiothrix, Macrophiothrix, Acanthophiothrix, Ophiactis), Ophiodermatidae (роды Ophiarachma, Ophiopholis, Ophiopeza), Ophoinereidae (род Ophionereis), Amphipholis (роды Amphiura и Amphipholis), Ophiuridae (роды Ophiura, Ophiolepis). На рифах Индо-Пацифики наиболее массовые офиуры представлены следующими их видами: Ophiocoma brevis, O. dentata, O. erinaceus, O. pusilla, O. pica, O. scolopendrina, O. longispina, Ophiocomella sexradiata, Ophiomastix annulosa, Ophiorachna affinis, Ophiopeza spinosa, Ophionereis dubia, O. porrecta, Ophiura kinbergi, Ophiolepis cinta, Amphiura velox. На рифах Западной Атлантики в числе массовых видов офиуры Ophoicoma appressum, O. rinaceus, O. echinata, O. pumila, Ophiolepis imfressa, Ophiothrix angulata, O. oerstedi, Ophiactis savighyi, Ophiolepis punctispina, O. superba, Macrophiothrix hirsuta (Meyer, 1973; Devanly, 1974; Hotchkiss, 1982).

Трофическая специализация отдельных видов офиур в определенной степени определяет и зональность их распределения в разных биотопах рифа. Так, на рифах Флориды на биотопах мягких грунтов, занятых морскими травами и макрофитами, доминируют офиуры-детритофаги Ophiothrix erstedi и O. sabriscula. На флете обитают Ophiocoma appressum, O. echinata, Ophiolepis impressa. У края наветренного флета преобладают офиуры-фильтраторы Ophiocoma pumila, O. echinata, O. wendtii, в биотопах внешнего склона – Ophionemeis reticulata и в глубинной зоне фор-рифа – Ophiozona impressa, Ophiothrix lineata (Kissling, Taylor, 1977; Hotchkiss, 1982). Такие офиуры, как Ophiothela tigris и O. danae, являются комменсалами коралов, находя убежище в их колониях. Некоторые офиуры из рода Ophiocomella являются комменсалами губок и ногда в большом количестве поселяются в водопроводящих каналах их колоний (Clark, 1976a). Наибольшая численность офиур отмечена в обломочном материале на атлантических рифах – до 30 экз./м^2 (Bray, 1981). Офиуры играют заметную роль в трофодинамике рифа, являясь существенным элементом его биофильтра. Они служат источником питания многих рыб-бентофагов и хищных моллюсков.

9.5.4. МОРСКИЕ ЛИЛИИ

Морские лилии входят в состав фильтрующей донной фауны рифа. На многих рифах в биотопах внешнего склона их численность достигает 50–70 экз./м^2 (Macudra, Meyer, 1977). Лилии, заселяющие современные рифы, относятся к бесстебельчатым. Это свободно живущие преимущественно ночные животные. В палеозое морские лилии были сидячими фильтраторами, которые прикреплялись к субстрату с помощью стебелька. Со временем лилии, заселявшие мелководные биотопы трофической зоны, под прессом выедания утратили стебелек, получив возможность спасаться днем от этого пресса, уходя в укрытия. Вместе с тем они выработали способы расположения своих лучей и пиннул в потоке течения, которые обеспечивают им оптимальные условия пассивной фильтрации (Rutman, Finshelson, 1969; Meyer, 1979; la Touahe, West, 1980; Byrne, Fontaine, 1981). Обладая способностью к активному плаванию с помощью своих подвижных лучей, лилии выходят вечером из укрытий и перемещаются в толще воды, занимая позицию, выгодную для фильтрационного питания. Они выбирают для этого участки внешнего склона, приподнятые над субстратом и максимально взаимодействующие с течением. Чаще всего они садятся на обращенной к набегающему тече-

нию стороне колонии коралла, горгонарии или на высоких губках. При этом они располагают свои лучи, с помощью которых они фильтруют взвесь и планктон, в вертикальной плоскости в виде чаши амбулякральными ножками навстречу течению. Иногда они располагают свои лучи в виде веера, развернутого поперек течения. Но в этом случае их лучи могут поворачиваться вокруг оси на 180°, обращая амбулякральные ножки навстречу течению. Расчеты показывают, что через такую "чашу" или через веер одного экземпляра лилии средних размеров при скорости течения 2 см/с будет проходить за ночь 20–40 м^3 воды. Частицы детрита и планктона, проносимые течением сквозь перистый луч лилии, захватываются слизевой сетью, которую выделяют их длинные амбулякральные ножки. Собранная пища по амбулякральному каналу быстро транспортируется в рот. Скорость ее транспорта вдоль луча достигает 4–5 см/мин (Meyer, 1973; Zmarsly, Holland, 1981; Liddell, 1982). Среди лилий есть такие их виды, которые обитают в зонах повышенной седиментации и слабых течений и ориентированы на собирание оседающей взвеси. В этом случае их лучи развернуты в виде чаши в горизонтальной плоскости. Такой способ преобладает и у современных сидячих стебельковых лилий, которые обитают на глубинах более 200 м (Marcurda, Meyer, 1974). Число лучей, с помощью которых эти лилии отфильтровывают взвесь, у разных их видов варьирует от 10 (Comatula, Tropiometra, Oligometra) до 200 (Comanthus lenneti). Большинство же видов рифовых лилий имеет от 20 до 40 лучей.

Общее число видов морских лилий на рифах Карибского бассейна – 8, на индо-тихоокеанских рифах – 280. В пределах отдельных рифовых систем оно варьирует от 4–5 на отдельных рифах Атлантики (Meyer, 1973; Macurda, Meyer, 1977; Macurda, 1982) до 14 на красноморских рифах (Finshelson, 1974) и до 20–35 видов на рифах Б. барьера Австралии или Филиппин (Marsh, Marshall, 1983; Rowe et al., 1986). Массовые их виды на рифах представлены главным образом семействами: Comasteridae (роды Comanthus, Capillaster, Nemataster, Comaster, Comantheria, Comatella, Comactinia), Mariametridae (роды Lamprometra, Heterometra, Oxymetra, Decametra, Stephanometra), Antedonidae (роды Toxometra, Iridometra).

На рифах Карибского бассейна в числе массовых видов Nemataster rubiginosa, N. discoidea, N. grandis, Comactinia echinoidea, Ctenatendon kinze (Meyer et al., 1978). На индотихоокеанских рифах широко распространены Lampometra klunzingeri, L. palmata, Oxymetra finschi, Heterometra savignyi, Capillaster multiradiatus, Comanthus benneti, C. suavia, C. mirabillis, C. parvicirrus, Tropiometra carinata, Oligometra serripinna. Отмечена зональность в распределении отдельных видов популяций лилий. Так, на мелководьях красноморских рифов преобладают Lamprometra и Capillaster, а на внешнем склоне – Oligometra, Comataster, Colobometra (Finchelson, 1974). Достигая значительной численности в биотопах внешнего склона многих рифов, морские лилии являются важным компонентом их бентоса. Будучи элементом биофильтра, они поставляют взвесь и остатки планктона из водной толщи в донные биотопы. Сами лилии служат пищей многим рыбам-бентофагам. Известковые скелеты лилий служат одним из существенных источников биогенного карбоната, формирующего рыхлые осадки рифа. На многих лилиях обитают разнообразные комменсалы: полихеты, офиуры, копеподы, мелкие гастроподы (Finshelson, 1974).

9.5.5. ГОЛОТУРИИ КОРАЛЛОВЫХ РИФОВ

Голотуриям принадлежит ведущая роль в составе подвижного макробентоса дна лагун и мелководных биотопов лагуны и флета, занятых рыхлыми осадками и обломочным материалом. Некоторые их виды обитают под камнями. Голотурии являются вторым по значению после рыбы объектом промысла в зоне рифов. Вес взрослых экземпляров крупных их видов достигает 1–2 кг. Средняя биомасса голотурий в зонах их массового расселения составляет от 100 до 500 г/м^2 при численности от 0,2 до 40 экз./м^2 (Bakus, 1968; Webb et al., 1977; Левин, 1979; Shelley, 1985). Максималь-

ная концентрация голотурий – 200 экз./м² Holothuria difficilis – была зарегистрирована в ночное время на атоле Эниветок (Bakus, 1973). Большинство голотурий – грунтоеды, способные к частичной избирательности потребляемых со дна компонентов донного осадка. С помощью своих ротовых щупалец они отбирают более питательные компоненты грунта: фораминиферы, детритные частицы, микроводоросли фитобентоса. Доказательством избирательности питания голотурий служит факт обогащенности заглатываемого ими материала азотом и углеродом по сравнению с их содержанием в окружающем грунте, а также в 2–3 раза более высокое содержание в нем бактериальной биомассы. Главным же питательным компонентом заглатываемого голотуриями донного осадка являются бактерии (Сорокин, 1971; Moriarty, 1982). Усвояемость ими бактериальной биомассы близка к 30–40%.

Важнейшая экологическая роль голотурий в донных биотопах рифа состоит в биотурбации донных осадков. При достаточно высокой плотности заселения голотуриями мелководных зон лагуны они за месяц пропускают через свой кишечник весь верхний слой осадка. Подсчеты показали, что на атолле Ронгелап обитающие там 5 млн голотурий (Holothuria atra и H. leucospilota) за год пропускают через себя около 250 тыс. т песка (Bonham, Held, 1963). Под действием их желудочного сока происходит растворение около 1% заглоченного ими известкового материала. При биомассе голотурий 200 г/м² сухой вес заглатываемого ими за сутки осадка составит 200–300 г. Таким образом, при этом будет растворяться 3–4 г кальцита, что составляет почти 20% средней скорости кальцификации, протекающей в донных биотопах рифа за счет роста кораллов и известковых водорослей (Webb et al., 1977). Потребляя верхний слой донных осадков рифа и пропуска его через кишечник, голотурии в значительной степени регулируют развитие в нем фитобентоса и микрозообентоса и подавляют развитие мейобентоса (Renaud-Mornant, 1977). Голотурии растут довольно быстро. Среднегодовая величина коэффициента P/B у них выше, чем у многих других крупных донных беспозвоночных, составляя 1,5–2,5 в год. Поэтому при достаточно высокой их средней биомассе в биотопах лагуны и флета их продукция составляет существенную долю общей продукции зообентоса.

Общее число видов голотурий в бассейне Индо-Пацифики около 140. В пределах отдельных рифовых систем число их видов варьирует в пределах от 10 до 60. В донных сообществах центра Б. барьерного рифа Австралии насчитывается 21 вид голотурий, на рифах Мадагаскара – 48 видов (Hammond et al., 1985; Conand, 1985). Среди голотурий, населяющих коралловые рифы, преобладают представители трех их основных семейств: Holothuriidae, Stychopidae и Synaptidae. Наиболее массовыми стихопидами являются крупные голотурии Stychopus chloronotus, S. variegatus и Thelenota ananas. Длина отдельных экземпляров стихопусов достигает 1 м. Голотурииды представлены на рифах такими массовыми видами голотурий, как Holothiria atra, H. leucospilota, H. edulis, H. arenicola, H. argus, H. difficilis, H. scabra, H. hilla, H. albiventer, H. coluber, Halodcima atra, H. edulis, Actinopyga echinites, A. mauritania, A. miliaris, Bohadschia argus, B. marmorata. Среди массовых видов синаптид: Euapta lappa, Synapta maculata, Synaptula recta. На рифах в зоне мягких грунтов встречаются также сидячие голотурии из сем. Dendrotrichidae. Тело этих голотурий полностью укрыто в толще осадка. Наружу в толщу воды выходят их длинные кустистые сократимые щупальца, которые склеивают слизью и захватывают пищевые частицы из толщи воды и с поверхности грунта. Массовыми их представителями являются Cucumaria, Pentacta.

Крупные голотурии защищены от выедания прочной туникой. Голотурии Actynopiga parvula, Holothuria difficilis и ряд других видов выбрасывают в случае опасности клейкие ядовитые кульверианови нити, которые выполняют защитную функцию. Значительная часть видов голотурий ядовиты для рыб (Bakus, 1968, 1973). Поэтому на рифах, заселенных человеком, главной причиной их смертности является промысел. Сушеные туники голотурий (трепанги) расцениваются как деликатес в странах Юго-Восточной Азии и островов Тихого океана (Bakus, 1973; Conand, 1981). В числе важнейших промысловых голотурий – представители родов Holothuria, Thelenota, Microthe-

le, Actinopyga. Суточная продукция биомассы двух видов съедобных голотурий Holothuria atra и Actinopyga echinites на мелководьях рифов у Новой Каледонии составляет около 1 т/га в год или около 40 кг/га чистого сушеного мяса трепанга. Скорость их роста близка к 0,5–1 см и прирост – 15–25 г/экз. за месяц.

9.6. АСЦИДИИ

Сидячие туникаты асцидии относятся к грубым фильтраторам рифа. Они способны отфильтровывать бактериальные агрегаты, фитопланктон и взвешенный детрит (Сорокин, 1971; Sorokin, 1978a). Многие рифовые асцидии являются важным элементом криптофауны. Среди них есть одиночные и колониальные формы. Именно последние преобладают в сообществах рифа. Тело асцидий находится внутри туники, состоящей из плотного вещества туницина, в состав которого входят полисахаридные волокна, армированные структурным белком и мелкими карбонатными спикулами. У колониальных форм зооиды помещаются в общей тунике. При этом у одних таксонов (Polyclinidae, Polycitoridae, Botryllinidae) они целиком заключены в общей тунике, а у других объединены общей туникой только у своего основания (Skavelinidae, Perophoridae). Колониальные формы асцидий образуют обычно инкрустирующие колонии толщиною 5–10 мм, которые обрастают скальные поверхности, отмершие кораллы или щели под камнями. Поток воды проходит в глотку под воздействием выстилающего ее ресничного эпителия. Взвесь оседает на слизи, которая затем заглатывается.

Важная особенность некоторых асцидий, населяющих рифы, состоит в их симбиозе с одноклеточными водорослями – прокариотами Prochloron (Levin et al., 1980; Kott, 1982; Paerl, 1984). Это в основном представители сем. Didemnidae (роды Didemnium, Tridemnium, Diplosoma, Lissoclinum, Echinoclinum). Водоросли располагаются у них в гастральной, жаберной и клоачной полостях внеклеточно. Симбионты асцидий водоросли Prochloron вначале отождествлялись со специализированным прокариотическими синезелеными хроококками, с которыми они имеют морфологическое сходство (Newcomb, Pugh, 1975). Однако позже было показано, что по своему пигментному составу они отличны от синезеленых, поскольку у них отсутствует фикобилин, но присутствует хлорофилл "a", что делает их светособирающую систему сходной с таковой у зеленых водорослей (Alberte et al., 1986). Поэтому симбиотические водоросли асцидий были выделены в отдельную группу Prochloron. Эти прокариотические водоросли занимают промежуточное положение между зелеными и синезелеными водорослями (Lewin, 1977, 1984). Клетки их имеют округлую форму. Их диаметр варьирует у разных видов асцидий от 10 до 30 мкм (Kott, 1982; Alberte et al., 1986). Содержание хлорофилла "a" в симбиотических асцидиях составляет 2–5 мг/г сухого веса их тела. Отношение хлорофиллов "a" и "б" близко к 3–6 (Lewin, Cheng, 1983).

Интенсивность фотосинтеза симбиотических асцидий-дидемнид в середине дня близка к 2–5 мкг O_2/г сухого веса в час или около 9 мкг O_2/мкг хлорофилла в час. Валовый суточный их фотосинтез близок к 70 мг O_2/мг хлорофилла "a" в сутки. Отношение суточных величин валового фотосинтеза и дыхания оказалось близким к 0,6. В середине дня фотосинтез несколько превышает дыхание. Симбиотические асцидии могут покрывать за счет фотосинтеза около половины своих трат на обмен (Kott et al., 1984; Olson, Porter, 1985). Симбионты асцидий способны фиксировать молекулярный азот (Paerl, 1983). Установлено, что колонии некоторых симбиотических дидемнид могут передвигаться по поверхности со скоростью 0,5–1 см в сутки, выбирая более освещенные участки (Birkeland et al., 1981).

Как уже отмечалось, в составе асцидий коралловых рифов преобладают их колониальные формы. Они представлены преимущественно семействами Didemnidae, Polycitoridae, Polyclinidae, Corellidae, Polyzonidae. Одиночные асцидии входят в состав семейств Ascidiidae, Diazonidae, Styelidae, Pyuridae. Всего на рифах Индо-Пацифики насчитывается около 200 видов асцидий (Eldredge, 1967). В числе наиболее массовых асцидий на рифах: Diplosoma, Tridemnium, Didemnium, Lissoclinum, Rhopalea, Podocla-

vella, Eudistoma, Aplidium, Ascidia, Perophora, Polycarpa, Symplegma, Pyura, Molgula. Асцидии являются важнейшим элементом биофильтра рифа и заметным компонентом бентоса. Они служат источником питания многих рыб-бентофагов, хищных моллюсков, декапод и полихет, иглокожих.

9.7. МШАНКИ

Мшанки – важнейший компонент криптофауны рифа. На современных рифах они заселяют скрытые от прямого солнечного света участки под камнями, под колониями живых и мертвых кораллов, щели, пустоты и тоннели скального флета. В приглубых участках склона и на дне глубоких лагун в условиях низкой освещенности мшанки заселяют открытые участки на отмерших кораллах, на обломочном материале и у основания талломов макрофитов (Cuffey, 1973). Мшанки играют заметную роль в процессах биогенной консолидации известкового тела рифа. В течение геологического времени были периоды, когда они были в числе основных рифостроителей. Мшанки трепостомы, имевшие сравнительно крупные ветвистые или массивные колонии, формировали каркас биостромов рифовых построек раннего палеозоя. В позднем палеозое ту же роль, а также роль уловителей и накопителей рыхлого известкового материала играли мшанки-фенестрины. В кайнозойское время роль основных рифостроителей перешла к склерактиниям. Доминирующей группой мшанок стали известковые мшанки-чейлостомиды (отряды Chelostomida и Ctenostomida), среди которых преобладают виды, имеющие инкрустирующие колонии, армированные кальцитом (Cuffey, 1974).

Мшанки – колониальные щупальцевые животные. Скелетный остов их колоний состоит из мукополисахаридного полимера. У большинства морских мшанок колонии инкрустированы известью. Размеры колоний мшанок 2–10 см, размеры отдельных их зооидов 0,1–0,3 мм. Колонии мшанок имеют самую разнообразную форму. Среди них встречаются виды, которые имеют инкрустирующие колонии в виде корки или тонкого налета, ветвистые колонии, веерообразные, грибовидные и воронковидные колонии, сетчатые или моховидные колонии, состоящие из тонких нитевидных веточек (Cuffey, 1977; Кубанин, Мурахвери, 1980). Находясь в активном состоянии, зооиды мшанок выставляют наружу венчик щупалец, покрытых ресничным эпителием, который выполняет функцию фильтрационного аппарата. С его помощью зооид отфильтровывает планктон и взвесь. Некоторые мшанки могут ловить мелкий зоопланктон (Bugula). Сами мшанки служат источником питания креветок, крабов, голожаберных моллюсков и некоторых рыб-хирургов (Soule, Soule, 1976). Их важная роль в биогенной консолидации рифа связана с их способностью выделять клейкое вещество полисахаридной природы, с помощью которого растущая колонии мшанки прочно приклеивается к субстрату (Soule, Soule, 1977). Клей быстро импрегнируется кальцитом, покрывая поверхность прочной коркой. В этой корке помещаются зооиды. Таким путем известковые мшанки Cheilostomida прочно цементируют поверхность отмерших кораллов и скального известняка, предотвращая ее эрозию. Наслаивая слой за слоем известковую корку, мшанки заращивают щели и пустоты в скальном известняке, способствуя тем самым его консолидации (Garett et al., 1971; Cufey, 1972, 1974). Ветвящиеся мшанки способствуют удержанию осадков в пустотах и щелях, что в конечном счете также ускоряет процесс консолидации рифа. Остатки колоний мшанок служат заметным источником известкового материала донных осадков рифа (Cuffey, 1973).

На современных рифах находят более 300 видов мшанок. В пределах отдельных рифовых систем число их видов варьирует от 30 до 200 (Powell, 1969). На гавайских рифах оно близко к 200 (Soule, Soule, 1977), на красноморских рифах – более 80 (Dumont, 1981), на рифах у Багамских островов – 42 (Cuffey, 1974, 1977). Преобладающая их часть относится к сем. Actidae и к сем. Reteporidae подотрядов Anascina и Ascophorina отряда Cheilostomida, а также к сем. Crisiidae, Idomoneidae и Lichenopori-

dae, отряда Cyclostomata. Это известковые мшанки, у которых колонии частично или полностью инкрустированы известью (Cuffey, 1973). У большинства мшанок колонии плоские инкрустирующие, хотя среди них встречаются виды с прочными ветвистыми колониями размером 3–10 см (Cigclisula, Crisina, Reteporella, Neviakopora), с тонковетвистыми колониями (Scrupocellaria, Margaretta, Caberea) или грибовидными колониями (Lichenopora).

Изучение распределения мшанок в разных зонах рифов на тихоокеанских атоллах и на рифах Атлантики, у Багамских островов выявило приуроченность их развития к приглубым зонам внешнего и лагунного склона, а также к тоннелям и к лагунным патч-рифам с большим количеством пустот и щелей (Cuffey, 1973, 1974, 1977). В этих зонах преобладают инкрустирующие формы Cheilostomata, обрастающие тыльную сторону колоний кораллов, щели и пустоты под камнями. В числе массовых их родов: Celleporaria, Crassimarginata, Parasmittina, Conasciposis, Microporella, Schizoporella, Bugula, Canda, Epistomia. На приглубных участках с ровным дном мшанки обрастают раковины крупных моллюсков, талломы макрофитов и обломочный материал. В таких биотопах наряду с некоторыми чейлостомами присутствуют циклостомы Crisia, Idmonea, Nevianopora, Lochenopora, образующие разнообразные ветвистые, моховидные, сетчатые, фестончатые или грибовидные колонии наряду с инкрустирующими. Особенно широко эти формы распространены на рифах у Бермуд (Dumont, 1981; Jackson, 1984). Наряду с перечисленными выше видами на этих рифах массовыми являются: Rhynchozoon, Aimulosia, Anarthropora, Cheilochasma, Holoporella, Steginoporella, Stylopoma (Cuffey, 1977).

Мшанки – одна из наименее изученных групп рифового бентоса. Однако уже имеющиеся сведения, как мы видели выше, доказывают их широкое распространение на рифах и важную функциональную роль как рифостроителей и как компонента фильтрующей фауны рифа (Soule, Soule, 1976).

9.8. ФОРАМИНИФЕРЫ И ДРУГИЕ ДОННЫЕ ПРОСТЕЙШИЕ

Фораминиферы – один из основных компонентов микробентоса рыхлых осадков рифа и один из главных источников формирования их минеральной фракции (Renaud-Mornant et al., 1971). Доля раковинок фораминифер в составе коралловых песков часто превышает 50%. Среди фораминифер, особенно рифовых, много прикрепляющихся (инкрустирующих) их видов, которые заселяют поверхность обломочного материала талломами макрофитов и листьями морской травы (Glenn et al., 1981). Фораминиферы–раковинные простейшие, которые относятся к типу Sarcomastigophora. Клетка фораминиферы находится внутри однокамерной или чаще сложной многокамерной раковинки с числом камер до сотни и более. Стенки раковинок фораминифер состоят из хитиноподобного полимера, поверхность которого покрыта слоем карбоната кальция, осаждаемого самой клеткой из морской воды. Их размеры в среднем составляют 0,5–1,5 мм. Однако в составе почти всех их семейств, заселяющих коралловые рифы, есть много видов гигантских фораминифер, которые содержат симбиотические водоросли. Размеры их раковинок могут достигать огромных для простейших организмов величин – 2–3 см (Marginopora, Alveolinella). Раковинки большинства видов фораминифер перфорированы. Через поры выходят псевдоподии, с помощью которых сидячие фораминиферы прикрепляются к субстрату, а подвижные передвигаются. Псевдоподии несут также функции органов дыхания и используются для сбора пищевых частиц. Фораминиферы питаются микрофлорой, простейшими, яйцами мелких беспозвоночных и их личинками. Среди них есть виды, имеющие внутри своих клеток симбиотические водоросли и способные к автотрофному питанию (Hedley, 1964; Lee, 1980).

Фауна фораминифер в пределах отдельных рифов включает обычно от 40 до 120 видов (Calvez, Salvat, 1980; Salvat, Venec-Peyre, 1981; Glenn et al., 1981). В большинстве своем они относятся к двум подотрядам: Miliolona и Rotaliina. Первый подотряд объеди-

няет фораминифер с цельными многокамерными раковинками. В состав этого подотряда входят повсеместно распространенные на рифах гигантские симбиотические фораминиферы Marginopora, Soritis, Alveolinella, Peneroplis. К подотряду Rotalina относятся фораминиферы с многокамерными перфорированными раковинками, которые, как правило, преобладают в биотопах рифов. В их числе такие массовые их формы, как Calcarina, Elphidium, Homotrema, Amphistegina, Heterostegina, Rotalina. Многие из них представлены гигантскими симбиотическими видами, такими, как Amphisegina lessoni, Heterostegina depressa, Calcarina sp. (Röttger, 1972; Ross, 1972; Plante-Guny, 1973; Smith, 1977).

Исследования состава и распределения фораминифер на отдельных рифах показали, что, как правило, в отдельных биотопах доминируют 2–3 массовых вида фораминифер, которые формируют более 80–90% всей их численности. При этом в биотопах, занятых водной растительностью или обломочным материалом, доминируют прикрепляющиеся их формы, а на песках – преимущественно крупные подвижные формы, которые содержат симбиотические водоросли и выползают на поверхность рыхлого осадка к свету (Glenn et al., 1981).

Так, на атолле Такапото на дне глубокой лагуны преобладали Peneropis, Sorties и Quingueloculina, а на мелководьях Amphistegina lessoni, Homotrema rubrum и Calcarina calcarea (Sournia, 1976). В лагуне атолла Сциили (острова Туамоту) на биотопе, занятом водорослями, и на песчаном дне было найдено соответственно 24 и 25 видов фораминифер, из которых только 3 были для них общими. В числе массовых были фораминиферы Textularia, Reussella, Sorties, Elphidium, Bolivinia, Purgo, Quingueloculina (Salvat, Venec-Peyre, 1981).

На рифах у о-ва Мурea среди 120 обнаруженных там видов фораминифер преобладала Cymbaloporetta squamosa (88% общей численности), а также: Acrevalina, Textularia, Spirolina, Ammonia, Amphistegina, Elphidium, Massalina, Quinguelaculina, Rosalina (Calvez, Salvat, 1980). В щелях флета и под камнями в составе криптофауны встречались Acrevulina, inhaereus, Planorbulina rubra, Miniacina alba, Cibicides refulgens, Planogypsina sp. Именно эти виды поселяются на тыльной стороне пластин, устанавливаемых в биотопах рифа с целью изучения экологии фораминифер (Palmieri, 1985). На листьях морской травы в Красном море в массе встречаются крупные симбиотические фораминиферы Amphisorus hempricii, Amphistegina lobifera, Sorties orbiculus. Их численность достигает 100–200 экз./дм^2 поверхности листьев (Zohary et al., 1980). Фораминифера Homotrema rubrum часто встречается в составе криптофауны (Vasseur, 1977).

Характерная особенность фораминифер коралловых рифов состоит в способности многих их массовых форм к симбиозу с водорослями, аналогично герматипным кораллам. Большая часть видов крупных симбиотических фораминифер относится к сем. Rotaliidae и Soritidae. Среди них: Marginopora vertebralis, Amphistegina lessoni, Calcarina calcarea, Archais angulatus, Spirolona arietina, Heterostegina depressa. Водоросли-симбионты несут в них те функции, что и у склерактиний. Они транслоцируют часть продуктов фотосинтеза хозяину-клетке фораминиферы. Они ускоряют кальцификацию, способствуя формированию раковинки фораминиферы, и обеспечивают ей высокие темпы роста. Показано, что симбионтная фораминифера Heterostegina depressa может расти на свету в аквариуме без добавки пищи (Röttger, 1972). Найдено также, что интенсивность кальцификации у симбионтной фораминиферы Archais angulata в опытах на свету тормозится при добавке ингибитора фотосинтеза (ДСМИ). Доказана зависимость скорости кальцификации у этой фораминиферы от интенсивности света, причем световые кривые кальцификации и фотосинтеза оказались у нее сходными со световыми кривыми герматипных кораллов (Duguay, Taylor, 1978). Не случайно все гигантские виды фораминифер содержат симбионтов.

Своеобразие симбиоза фораминифер состоит в поразительном разнообразии встречающихся в них растительных эндосимбионтов. Даже в пределах одного их семейства у отдельных видов входящих в него симбиотических фораминифер можно обнаружить разные виды водорослей-эндосимбионтов (Lee, 1980). Многие фораминиферы умерен-

ных вод и некоторые мелкие тропические фораминиферы содержат в качестве растительных эндосимбионтов цианеллы. Их считали "хлоропластами" синезеленых водорослей (Hedley, 1964), хотя на самом деле это, по-видимому, мелкие хроококковые цианобактерии. В пределах сем. Soritidae у отдельных видов фораминифер было обнаружено: 4 вида симбиотических динофлагеллят (Symbiodinium microadriaticum, Gymnodinium vertebralis, G. rotundatum, Amphidinium sp.), зеленые водоросли (Chlamydomonas provasolii и C. hedlei), диатомовые водоросли (Amphora, Nitzchia, Fragillaria) и даже одноклеточная красная водоросль Porphyridium. Более того, у одного и того же вида фораминифер, обитающего в разных географических зонах, могут быть разные виды водорослей-симбионтов. Например, у фораминиферы Homotrema depressa на красноморских рифах – симбионт-диатомея Nitzchia panduriformis, а на гавайских – N. valdestriata (Schmaljohann, Röttger, 1976; Lee et al., 1979). У фораминиферы Amphistegina lessoni в зависимости от места ее обитания симбионтами бывают диатомеи двух разных родов: Nitzchia или Fragillaria, а у маргинопоры – трех разных видов – двух динофлагеллят и хламидомонады.

Симбиоз фораминифер с водорослями был главной движущей силой их эволюции, которая привела к появлению необычайно сложных по строению гигантских форм простейших, способных к взаимовыгодному сожительству с самыми разнотипными водорослями (Ross, 1977). Раковинки крупных симбионтных фораминифер, таких, как Marginopora vertebbralis, имеют необычайно сложную структуру, напоминающую строение теплицы. Их раковинки уплощены. На их поверхности находится более 100 тонкостенных камер-ячеек, верхние стенки которых состоят из ориентированных к световому потоку игл кальцита, играющих роль световодов. В каждой камере находится по 10–20 клеток водорослей. При затенении части камер водоросли из них перемещаются в соседние освещенные камеры (Ross, 1972; Lee et al., 1979a). У маргинопор есть еще один типа камер – "выводковые". Их около 30. В них происходит созревание и подращивание образовавшихся вегетативным делением молодых клеток фораминифер. Маргинопоры подвижны. Скорость их передвижения составляет 1–3 см в час. Перемещаясь в толще осадка или по его поверхности, они могут выбирать себе лучшие условия освещенности.

Симбиотические фораминиферы являются одним из основных первопродуцентов коралловых песков, которые, как правило, занимают на рифах наибольшую площадь (Sournia, 1976, 1977). Содержание хлорофилла "a" в песках с доминированием симбиотических маргинопор, калькарин и амфистегин составляет 100–900 мг/м^2, первичная продукция – 1,5–4 гС/м^2 в сутки. В расчете на 1 см^2 поверхности раковинки фораминиферы интенсивность фотосинтеза у маргинопор была близка к 5, а у калькарин – к 90 мкг O_2 в час (Smith, 1977). Состав пигментов у маргинопоры, содержащей зооксантеллы, близок к таковому у кораллов (Bunt, 1975). По его оценкам, ассимиляционное число фотосинтезирующего сообщества кораллового песка с доминированием фораминифер Margonipora близко к 0,8–1,2 мг С/мг хлорофилла в сутки, при его содержании 0,3 мг/г сухого песка. Средний размер фораминифер в пробах песка был 6 мм (колебания от 3 до 12 мм) при их численности 60 тыс./м^2.

Крупные симбиотические фораминиферы, обладая способностью к интенсивной кальцификации, являются третьим по значению продуцентом биогенного карбоната на рифах после кораллов и известковых водорослей (Cushman et al., 1954). Они характеризуются более высокой скоростью роста, чем асимбионтные их виды. У молодых маргинопор она достигает 0,4 мм в неделю по диаметру (Ross, 1972). Скорость кальцификации в сообществах фораминифер кораллового песка в мелководных зонах лагуны и на приглубых участках флета оценивают в 150–500 г $CaCO_3$/м^2 в год (Muller, 1974; Ross,1977). Это составляет 10–20% от средней интенсивности кальцификации, протекающей в сообществах рифа (Smith, 1983). На Большом барьерном рифе они продуцируют 10–15% всего производимого там биогенного карбоната. Коралловые пески состоят на 50–90% из раковинок фораминифер (Maxwell, 1968; Sournia, 1976). Их численность может достигать 0,6 млн/м^2 при диаметре более 1 мм (Odum, Odum, 1955; Sakai, Nis-

hihira, 1981). Фораминиферы служат важным источником питания фауны рифа, прежде всего голотурий и рыб-бентофагов. Фораминиферами питаются также креветки, ежи, полихеты.

Другая распространенная на рифах группа простейших – инфузории (Devaney, 1987). Многие из них, как и фораминиферы, содержат симбиотические водоросли. В их составе преобладают бентосные брюхоресничные формы и хищные суктории. Сведения о составе и количественном развитии инфузорий в донных осадках и перифитонных обрастаниях и в составе эпифауны кораллов пока весьма скудны, хотя их важная роль в этих биотопах как потребителей бактерий, редуцентов, симбионтов и комменсалов представляется вполне очевидной (Fenchel, 1969; Di Salvo, 1973). Исследования таксономического состава инфузорий в коралловых песках и детритных осадках рифа Белиза и атолла Эниветок показали, что они представлены главным образом крупными фитофагами-гипотрихидами, которые питаются мелкими ностокоидными синезелеными водорослями и диатомеями (Devaney, 1987). Среди них преобладали инфузории Trachelocerca, Tracheloraphis, Euplotes, Stylonychia, Prorodon, Uronichia. В соответствии с нашими наблюдениями, некоторые инфузории-перитрихи и суктории живут на поверхности живых кораллов или вблизи нее, питаясь зооксантеллами, которые коралл выделяет вместе со слизью. При этом инфузория сразу не переваривает зооксантеллы, а долго сохраняет их в клетках, по-видимому, пользуясь ими как временными симбионтами, аналогично тому, как их используют голожаберные моллюски, питающиеся кораллами (см. 9.1.2). Во всяком случае, в условиях опыта нам удалось установить, что инфузории-перитрихи Paramaecium, комменсалы, мягкого коралла Xenia, набитые живыми зооксантеллами, на свету потребляют меченный C^{14} карбонат намного более интенсивно, чем в темноте: после часовой экспозиции радиоактивность их в опыте на свету составляла 0,15 имп./ззк., а в темноте – 0,04 имп./экз.

9.9. НАСЕКОМЫЕ

В составе донной фауны рифа часто встречаются личинки комаров хирономиды и личинки поденок. Они заселяют заросли водорослей на флете и в прибрежной зоне, где их численность может достигать нескольких сотен на 1 $м^2$ (Robles, Cubit, 1981; Cheng, 1985). На скальных поверхностях осушаемой зоны флета и литорали встречаются морские клопы Aepophilus, Omania и жуки Hyphalus (Britton, 1971; Cheng, 1976). В поверхностной пленке мелководий многочисленны морские жуки-водомерки Halobates (Cheng, 1985a). Согласно последнему автору, личинки двукрылых, а также водомерки и хищные жуки-плавунцы Corixidae могут играть заметную роль в пищевых цепях мелководных биотопов рифа (Cheng, 1985). Однако сведения по этому вопросу еще крайне скудны.

9.10. ОБЩИЕ ЧЕРТЫ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ЗООБЕНТОСА

Донная фауна рифа характеризуется, как правило, высоким уровнем видового разнообразия. Особенно высоко они в биотопах скального флета и склонов. Это подтверждает предположение о том, что одним из факторов, определяющих степень разнообразия, является наличие убежищ, которые обеспечивают защиту фауны от выедания (Kohn, Levitien, 1976). Донная фауна наиболее богата и разнообразна на кавернозном флете с большим количеством камней, отмерших кораллов и полостей, заполненных песком (Сиренко, 1980). Второй важный фактор – поставка пищи. Оба эти фактора оптимальны в зонах скальных поверхностей приглубого флета, заросших макрофитами и перифитоном (Bakus, 1969). Отмечено, что видовое разнообразие внутри отдельных семейств обратно пропорционально плотности видовых популяций. Например, в плотных поселениях конусов, на каменистой литорали видовое разнообразие в пределах этого семейства намного ниже, чем на флете, где численность конусов на порядок ниже (Kohn, 1968).

Таблица 9.6

Экониши основных групп зообентоса рифа

Образ жизни, место обитания	Симбиотические фототрофы	Трофические группировки		
		Фильтраторы и планктофаги	Фотофаги, детрофаги и всеядные	Хищники и паразиты
Инкрустирующие	Губки, асцидии, фораминиферы	Мшанки, губки, асцидии	Фораминиферы	–
Прикрепляющиеся	Губки, асцидии, актинии, гидроиды, тридакны	Двустворчатые моллюски, губки, асцидии, полихеты	–	Актинии, гидроиды
Сверлящие	Губки	Губки, двустворчатые моллюски, усоногие раки	Ежи	–
Животные криптофауны	–	Губки, мшанки, офиуры, полихеты	Декаподы, гастроподы, голотурии, полихеты, сипункулиды	Стоматоподы, декаподы, гастроподы, полихеты, немертины
Симбионты и комменсалы	Голожаберные моллюски	Полихеты, креветки	Амфиподы	Декаподы*, планарии*, голожаберные моллюски*
Зарывающиеся в осадок	–	Двустворчатые моллюски, полихеты	Декаподы, черви, ежи, гастроподы, голотурии	Полихеты, нематоды, гастроподы, ежи, крабы
Свободно живущие	Фораминиферы	Лилии	Остракоды, декаподы, звезды, голотурии, фораминиферы, гастроподы	Декаподы, звезды, ежи, гастроподы

*Поедают слизь, выделяемую животным-хозяином.

Общее число учитываемых видов макробентоса (исключая кораллы) в пределах отдельных рифовых систем составляет в среднем 250–500. Реально оно может быть существенно выше, поскольку при обследованиях фауны обычно пропускают значительную часть криптофауны. В сообществах дна отдельные группы зообентоса занимают все возможные экониши и используют практически все мыслимые источники пищи: планктон, взвесь, РОВ, детрит, водоросли и травы, микрофитобентос и перифитон. Значительная часть фауны – хищники и симбионты, сожительствующие с другими животными (Gibbs, 1978). Многие представители сидячей донной фауны имеют симбиотические зооксантеллы. В табл. 9.6 приводится приближенная классификация отдельных компонентов фауны в отношении занимаемых ими эконишь. Главное, что бросается в глаза при рассмотрении этой таблицы, – обилие на рифах донной фауны, которая использует внешние источники энергии: свет и поступающие извне с омывающими риф водами органические источники пищи – планктон, детрит и РОВ. В последнем случае наряду с включением в экосистему рифа внешней энергии сообщества зообентоса осуществляют поставку в экосистему рифа биогенов из внешнего по отношению к ней источника и обеспечивают таким образом их положительный баланс. Обилие фильтраторов, которые формируют до половины всей донной фауны кораллового рифа, само по себе свидетельствует о богатстве планктона рифовых вод (см. 6.1).

Выше говорилось о значении выедания как фактора, влияющего на состав донной фауны. Пресс выедания в сообществах рифа исключительно высок ввиду высокой плотности хищников (рыб, полихет, моллюсков, ежей) и их тонкой трофической

специализации и адаптации. В ходе эволюции донные беспозвоночные рифа выработали целый набор разнообразных морфофизиологических адаптаций и поведенческих реакций (Bakus, 1969). Наряду с обилием убежищ в биотопах рифа эти адаптации позволяют фауне избегать выедания, сохраняя при этом высокое разнообразие (Grassle, 1973). В числе таких адаптаций можно указать следующие:

а) способность свободно живущих животных быстро уходить от преследования (крабы, креветки, головоногие), а животных, живущих в трубках или раковинках, — мгновенно реагировать на атаку хищника (моллюски, полихеты);

б) покровительственная окраска, мимикрия (моллюски, гастроподы), предупредительная окраска (крабы, голожаберные моллюски, гастроподы);

в) цветной полиморфизм, затрудняющий формирование у хищника постоянного образа жертвы (полихеты-спирорбанхусы);

г) крупные размеры животных, ограничивающие возможность их выедания (тридакны, голотурии, звезды);

д) защищенность покровов тела стрекающими клетками или ядовитыми нитями (актинии, гидроиды, голотурии, голожаберные моллюски);

е) прочный наружный скелет (моллюски, крабы, ежи, звезды), прочная туника (асцидии, голотурии), спикулы внутри тела, затрудняющие поедание объекта (губки, октокораллы);

ж) плохой вкус или запах тканей и покровов жертв или их токсичность благодаря выработке животным дурно пахнущих или токсичных веществ.

Последний вид адаптации распространен среди фауны рифа необычайно широко (Bakus, 1969, 1981; Cameron, 1976). Установлено, что из числа обследованных видов рифовых губок токсичны для человека 75%, кишечнополостных — 100%, червей-аппелид — 60%, ракообразных — 75%, ежей — 54%, рыб — около 80%. Многие виды сидячего бентоса (губки, гидроиды, актинии) не испытывают ввиду своей защищенности атак хищников, равным образом как и ядовитые или хорошо защищенные снаружи представители свободно живущего бентоса, которые днем в большинстве своем не уходят в убежища (звезды, голотурии, некоторые ежи и голожаберные моллюски). Тем не менее среди немногих хищников рифа есть виды, приспособившиеся поедать даже защищенные и ядовитые жертвы. Так, около десятка видов рыб едят хорошо защищенных ежей диадем. Крупный моллюск харония поедает звезду акантастер, вооруженную ядовитыми шипами, а голожаберные моллюски способны поедать ядовитых горгонарий (см. 9.1.2).

Индекс видового разнообразия Шеннона в пределах основных таксономических групп макробентоса, как правило, достаточно высок (1,5—2,5). Наибольшие его значения отмечаются, как правило, в биотопах с достаточным набором убежищ: в зонах скального флета, обломочного материала каменистой литорали (Sheppard, 1984). Тем не менее в пределах отдельных зон часто имеет место доминирование одного или нескольких руководящих видов (Ростомов, 1987). Ниже приводится краткое описание состава руководящей фауны основных донных биотопов рифа по данным, полученным на некоторых индо-тихоокеанских рифах (Endean et al., 1956; Stephenson et al., 1958; Salvat, Renaud-Mornant, 1969; Huchings, 1974; Gibbs, 1978; Kay, 1978; Peyrot-Clausade, 1981; Thomassin et al., 1982; Гульбин и др., 1987).

В зоне каменистой и скалистой литорали доминируют гастроподы, двустворчатые моллюски, хитоны (Acanthopheura), крабы, балянусы, сидячие полихеты, серпулиды, иногда ежи: диадемы, эхиподермы, карандашные ежи. В числе массовых гастропод моллюски с прочными раковинами: Nerita, Littorina, Nodilittorina, Thais, Nassarius, Cantharus, Conus, циприи Lyncina, Erosaria, Mauritta, трохусы T. maculatus, T. niloticus, Planaxis, Drupella, Drupa, Morula. Обычны двустворки: устрицы Crassostrea amasa, Malleus, Candeanus, крабы Domecia hispida, Portunus, Harpilopsis, Actaeus lottini, Synalpheus, Paguristes grapsus, Galathea, сидячие полихеты Serpulobris squamosa.

Зона песчаной литорали и прилегающих мелководий часто занята песками, обогащенными детритом и растительными остатками и заросшими морской травой или

макрофитами. Этот биотоп содержит богатую донную фауну. Здесь много разнообразных гастропод: Cerithum, Rhinoclavus, Lambis, Syrombus, Polynices, конусов (C. arenatus, C. ebraeus, C. eburneus), теребр (T. affinis, T. subulata), ципрей (C. annulus, C. moneta, C. erones). Встречаются двустворки Septifer, Atactodea, Malleus, Promantellum, крабы Ocypode, Hippa, колючие полихеты Eurythoe complanata, зарывающиеся сидячие полихеты-теребеллы Reteterebella, ежи Diadema, Echinothrix, Tripheustes, голотурии (H. impatiens, H. atra, H. pardalis).

Зона флета, покрытого песком, занимает значительные площади, особенно на барьерных и окаймляющих рифах (Thomassin et al., 1976, 1982). Песок на флете содержит обломки кораллов и тридакн. На нем растут мелкие кораллы и макрофиты. В этой зоне обычны хищные гастроподы, митры, теребры, мурексы, конусы (C. rattus, C. vasum, C. Lividus), а также: Polynices, Thais, Drupa, Morula, Cymatium, Bursa, Cantharus, Fasciolaria. Встречаются крупные моллюски – фитофаги и детритофаги Trochus, Lambis, Strombus, голожаберные моллюски (Aplysia). Многочисленные голотурии Aphiodesoma, Halodeima, Holothuria (H. atra, H. leucospilota), Stychopus, Synapta, Actinopyga, включая зарывающиеся их виды из родов Leptosynapta и Labidodemas. Вблизи редких кораллов обычны ежи-диадемы, зарывающиеся ежи Laganum, Maretia, Schizaster и офиуры Amphiara и Amphioplus. Здесь много также разнообразных креветок альфеид и гипполитид, крабов (Eriphia, Calappa). В песке на флете много крупных фораминифер-соритид, нематод, микромоллюсков, копепод – представителей мейобентоса.

Зона скального флета и гребня на многих рифах осушается, дно занято кавернами и ложбинами с песчаным дном или дном, покрытым обломочным материалом. На поверхности флета, как правило, много камней и отмерших колоний кораллов. Часть ее зарастает макрофитами. В этой зоне доминирует криптофауна – животные, которые живут постоянно или скрываются ночью в убежищах скального дна в обломочном материале и под камнями. Характерным для этой зоны является обилие растительноядных гастропод, которые питаются макрофитами, перифитоном и детритом. В их числе: ципреи (C. tigris, C. moneta, C. defressa, C. caputserpentis), Cerithium, Smaragdia, Strombus, Trochus, Pyrene, Haliotis, Turbo, Cymatium, Bittum, Rissoina, Pyramidella. В этой зоне много также и хищных гастропод. Среди них: Conus, Drupa, Oliva, Bursa, Tonna, Corallofila, Morula, Latirus. Двустворки представлены тридакнами: гиппопусами и устрицами, теллинами и кодакиями (Tellina, Virgata, Codakia, Paytenorum). В составе криптофауны в массе присутствуют полихеты, силлиды и нереиды, множество разных офиур (Ophiocoma, Ophiactis, Ophiolocus), ежей (Diadema, Echinometra, Heterocentrotus), звезд (Linckea, Fromia, Culcita, Archaster), голотурии (Ophiodesoma, Bohandschia, Symapta, Stichopus, Holothuria). Важным элементом криптофауны являются разнообразные крабы: Tetraclita Matuta, Portunus, Hippa, Thalamita, Leptodius, Plumnus. В числе ракообразных здесь многочисленны также стоматоподы, креветки и усоногие раки Balanus и Tetraclita. Под камнями обычны актинии Edwardsia, сипункулиды Siphonosoma, двустворки Lima, Modiolis, Septifer, Isognomon, Pedium. В щелях, в каналах и под камнями обитают разнообразные губки (Higginsia, Verongia, Aurora, Siphonochalina, Phyllospongia). На талломах макрофитов и на обломках поселяются фораминиферы-калькарины и амфистегины.

Внешний край рифа и наветренный край рифа включают ряд разных биотопов: зону рва с обломочным материалом, скальные биотопы края рифа и зоны опор, песчаные биотопы каналов, сциофильные биотопы в туннелях и под козырьками скал. Эти биотопы содержат богатую фауну гастропод, среди которых преобладают трохусы, стромбусы, ципреи, нериты, халиотисы, митры, конусы. В большом количестве встречаются также гастроподы: Cymatium, Nassarius, Vasum, Vexillum, Mitra, Rapa, Chicoreus. Среди двустворчатых моллюсков обычны: Arca, Barbatia, Pteria, Pedium, Spondilus, Lima, Codakia, Chama, Tridacna, Malleus, Modiolus, Corbula, Pinctada, Ostrea. В массе встречаются разнообразные губки (Foliolina, Phyllospongia, Callyspongia, Jaspis, Ircinia, Neofibularia, Gellius), асцидии (Archidistoma, Ritterella, Herdmania), крабы (Domecia, Portunus, Galathea, Paguristes, Trapezia, Actaea), креветки-альфеиды. Многочисленны морские лилии

(Nemataster, Comanthus, Comatula, Hemerometra, Iridometra), офиуры (Ophiarachna, Macrophiothrix). Нередки звезды (Ehinaster, Acanthaster).

В составе тенелюбивой фауны, которая заселяет тоннели и пустоты в скальном субстрате внешнего склона, широко представлены мшанки, Canda, Celleporina, Crisia, Stylopoma, Mastigophora, Scriptocellaria, губки Chondrilla, Cliona, Haliclona, Leucetta, Siphonodyction, Leuconia, Ceratoporella и асцидии Didemnium.

В зоне песчаного дна лагун с зарослями макрофитов и патч-рифами обитает богатая фауна зарывающихся гастропод. В их составе преобладают хищные моллюски митры, теребры, кассисы, конусы, оливы, крупные волюты. В числе массовых представителей гастропод здесь обитают также Cerithium, Planaxis, Columbella, Nassarius, Donax, Lambus, Strombus, Piramidella. Среди двустворчатых моллюсков в лагуне обычны Fragum, Parvicardium, Cardium, Codakia, Dosinia и разные венериды. В лагунах барьерных рифов со значительным терригенным стоком, где вода обогащена взвесью, значительную роль играют зарывающиеся в грунт двустворчатые моллюски-фильтраторы: Pina, Asaphis, Anodonta, Tellina, Perylipta, Malleus, Isognomon. В этих биотопах важную роль играют сидячие полихеты-фильтраторы Chaetopterus, детритофаги-теребеллиды и капителлиды, а также свободно живущие полихеты, нереиды и эуниciды. В большом количестве встречаются здесь роющие и бродящие крабы Macrophthalmus, Actaea, Pilumnus, Hyastemus, Scalopia, Uca, Portunus, раки-отшельники Dardanus, а также роющие стоматоподы Lysisquilla, креветки Alfeus, Clorida, Callianassa и многочисленные амфиподы. В толще осадка многочислены сердцевидные ежи Pericosmus, Brissiopsis, Laganum, офиуры-детритофаги Macrophiothrix, Dictenophora, Amphiura, Amphilopsis, Amphicantha, Ophiactis. Поверхность осадков заселяют голотурии (Halodeima, Holothuria, difficilis, H. lencospilota, Telenota, Stichopus), гидроиды (Podocoryne), актинии Hippohyx, Boleceroides, Gyrosoma, Radianthus). Мягкие грунты дна лагун содержат также богатый мейобентос, в составе которого преобладают олигохеты-тубифициды, нематоды, микромоллюски, молодь полихет, копеподы-гарпактициды и разнообразные фораминиферы: Marginopora, Amphistegina, Rosalina, Elphidium. Донная фауна в таких биотопах в целом намного богаче там, где среди участков, занятых мягкими грунтами, находятся пятна, занятые скальным субстратом, патч-рифами или обломочным материалом.

9.11. БИОМАССА БЕНТОСА

Формирование каких-либо обобщенных представлений о численности и биомассе бентоса пока затруднено, с одной стороны, ввиду недостатка данных, с другой – в виду пятнистости распределения бентоса и больших различий между его распределением днем и ночью. Колебания численности отдельных групп зообентоса (ежей, офиур, гастропод) в отдельных биотопах одного и того же рифа и в сходных биотопах разных рифов могут достигать 2–3 порядков величин (табл. 9.7). Численность гастропод в зоне каменистой литорали часто может достигать 1–2 тыс. на 1 м^2, тогда как на флете она едва выше 1–2 экз./м^2 (Grassle, 1973). К тому же разные авторы выражают полученные ими величины биомассы в разных единицах: в углероде (Lee et al., 1975), в сухом органическом веществе тканей (Odum, Odum, 1955) или в сыром весе вместе со скелетной массой (Salvat, 1971; Ricard, Salvat, 1972; Ростомов, 1987). В табл. 9.8 представлены некоторые из имеющихся данных о биомассе макробентоса, выраженные в единицах сырого веса. Наименьшая биомасса его 3–30 г/м^2 характерна для биотопов, занятых коралловыми песками. Связано это прежде всего с интенсивным выеданием среднеразмерного макробентоса хищной фауной: рыбами, моллюсками, ежами. На рыхлых грунтах с обломочным материалом, который служит субстратом для прикрепления крупной сидячей фауны: губок, двустворчатых моллюсков, биомасса бентоса может быть более чем на порядок выше – до 1 кг/м^2 (Ростомов, 1987). В условиях терригенного заиления биомасса бентоса мягких грунтов часто может быть очень низкой (2–10 г/м^2) ввиду угнетения донной фауны возникающими в таких

Таблица 9.7

Биомасса отдельных групп зообентоса (в г/м²)* в биотопах флета атолла Эниветок (данные: Odum, Odum, 1955)

Компоненты бентоса	Биотопы флета		
	Гребень флета, обломочный материал	Наветренная часть флета, кораллины	Приглубая тыльная часть флета, мелкие кораллы, песок
Ежи	187	0,5	31
Голотурии	0,5	1	200
Офиуры и звезды	0,5	17	18
Моллюски	0,5	5	0,7
Черви	81	40	117
Ракообразные	58	3	0,5
Актинии	0,5	22	0,5
Губки	0,5	0,5	0,5
Сумма	328,5	89	368,2

*Вычислено на основе данных о сухом весе; принято, что он составляет 20% от сырой биомассы.

Таблица 9.8

Биомасса макробентоса в биотопах рифов

Местоположение рифа	Биотоп	Биомасса, г/м² (сырой вес)	Литературный источник
Виргинские острова	Песчаное мелководье	108–384*	Lee et al., 1975
Бермуды	Рыхлые осадки прибрежной лагуны	2,0–6,8	Alheit, 1981
Барьерный риф у о-ва Муреа	Песчаный флет с кораллами и прибрежная лагуна (средние величины)	34	Ricard, Salvat, 1972
Атолл Эниветок	Флет, мелководья у наветренного края	89–368**	Odum, Odum, 1955
У о-ва Намзу, Сиамский залив	Каменистая литораль	834	Гульбин и др., 1987
У о-ва Тху (южное побережье Вьетнама)	"	106	Там же
	Песчаная литораль	83	"
У о-ва Антхой, там же	Фор-риф, грубый песок, глубины 9–12 м	170	Ростомов, 1987
У о-ва Тохтю, там же	То же, грубый песок обломочный материал	3320	Там же
У о-ва Кондао, там же	То же, заиленный песок	95	"

*Вычислено по результатам измерений $C_{орг}$ биомассы бентоса, включая кораллы; содержание углерода в сырой биомассе принято равным 8%.

**Без учета крупных звезд и голотурий.

осадках процессами сульфатредукции с образованием сероводорода (см. 7.1.2). Биомасса макробентоса может существенно повышаться в зонах, где рыхлые осадки зарастают водной растительностью. Найдено, что биомасса бентоса мягких грунтов на атоллах беднее, чем на барьерных рифах в связи с недостатком в них питательного детрита (Salvat, Renaud-Morant, 1969; Salvat, 1972).

Несмотря на относительно низкие величины биомассы бентоса в биотопах, занятых рыхлыми осадками, именно они служат основным местом нагула многих рыб-бентофа-

гов. За сутки рыбы могут выедать до 3% от наличной биомассы бентоса (Alheit, 1981). Однако ввиду того, что в составе макробентоса рыхлых грунтов преобладают мелкие и среднеразмерные моллюски, полихеты и ракообразные с относительно высокой удельной продукцией, потери от выедания быстро компенсируются Продукция бентоса в этих биотопах оказывается достаточно высокой. Она может быть даже выше, чем в зонах флета, заселенных в основном криптофауной, удельная продукция которой относительно невелика. К тому же в рыхлых осадках содержится богатый мейобентос, представленный мелкими (0,2–2 мм) раками, нематодами, полихетами, микромоллюсками. Удельная продукция мейобентоса более чем на порядок выше, чем у среднеразмерного макробентоса: 15–30 против 1,5–3 в год. К сожалению, мы практически не имеем оценок биомассы всего мейобентоса рифовых донных осадков. Ориентировочные представления о ее уровне можно составить на основе данных и биомассе нематод в коралловом песке (Grelet, 1985), а также о среднем весе и средней численности мейобентоса в донных осадках рифа (Thomassin et al., 1976, 1982). Если принять в соответствии с данными последних авторов, что нематоды составляют около половины среднеразмерного мейобентоса, то его биомасса в рыхлых осадках красноморских рифов на глубинах 3–10 м должна быть близкой к 2–8 г/м^2, что в среднем будет составлять 20–40% от биомассы макробентоса. В коралловых песках на рифах Тулеара биомассу мейобентоса на основании данных о его численности (200–400 тыс./м^2, исключая науплиусов) можно оценить величинами, близкими к приведенным выше: 4–8 г/м^2. Вполне очевидно, что продукция мейобентоса должна быть в 1,5–2 раза выше продукции макробентоса.

Основными компонентами мейобентоса коралловых песков являются ракообразные, черви, а также микромоллюски (Kay, 1971). В отличие от большинства представителей макробентоса это неядовитые, высоко питательные пищевые объекты, которые служат основой питания многих рифовых рыб (Bakus, 1969).

Сообщества каменистой литорали в меньшей степени подвержены прессу выедания. Их биомасса часто достигает сотен грамм на 1 м^2 с преобладанием в ее составе моллюсков и крабов. На песчаной литорали биомасса бентоса ниже: 10–100 г/м^2. В биотопах флета и внешнего склона со скальным субстратом большая часть фауны находится в убежищах, входя в состав криптофауны. Количественный учет ее с помощью какого-либо одного метода невозможен. Более плодотворен подход, который заключается в учете числа разных типов микробиотопов в отдельных зонах и удельной площади каждого из них. Это делает возможным расчет суммарной биомассы на основании средних ее значений в этих микробиотопах (Brander et al., 1971; Hutchings, 1974). Однако такого рода попытки остались единичными. Биомасса бентоса, определенная таким путем, составляла 100–400 г/м^2. Ввиду трудностей, связанных с определением, приводимые в литературе величины биомассы бентоса могут быть существенно заниженными.

ГЛАВА 10

РЫБЫ КОРАЛЛОВЫХ РИФОВ

10.1. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Описанное в предыдущих разделах необычайно высокое разнообразие фауны, обитающей на рифах, в еще большей степени касается сообществ рифовых рыб. Можно с уверенностью сказать, что по видовому разнообразию рыб сообщества процветающего кораллового рифа не имеют себе равных на планете (Marshall, 1965). Наблюдателей всегда поражало огромное разнообразие размеров и форм, необычайная колоритность окраски рыб, обитающих в зоне рифа. Достаточно сказать, что с рифами связано около 6000 видов из общего числа 20 000 видов костистых рыб (Ehrlich, 1975). На небольшом рифе можно найти около 200–300 видов рыб, относящихся к 100–120 разным семействам. Вполне очевидно, что этот феномен имеет большое общебиологическое и общеэкологическое значение (Odum, Odum, 1955; Smith, 1978). Удивительным и до недавнего времени необъяснимым феноменом для поверхностного наблюдателя была и крайне высокая плотность их популяций, которая доходит на рифах до 2 т на гектар. Естественно, возникает вопрос о том, каким образом экосистема рифа может обеспечить пищей такую массу рыб. В большинстве своем рыбы являются конечным звеном трофической сети и, следовательно, имеют низкую эффективность использования энергии потребленной пищи на рост. Если учесть, что 60–70% ихтиофауны рифов представлено хищниками, среднюю величину коэффициента использования пищи на рост K_1 у популяций рифовых рыб можно оценить величинами 0,1–0,15.

Первые серьезные исследования рифовых рыб были выполнены отдельными энтузиастами еще в 20–40 годах. Среди них особо следует упомянуть работу американского исследователя В. Лонгли. Его наблюдения и фотографии легли в основу изданного в 1941 г. превосходного каталога рифовых рыб рифов Флориды (Longley, Hildebrandt, 1941).

Дальнейшее развитие исследований ихтиофауны рифов долгое время сдерживалось методическими трудностями, которые были связаны с получением достаточно полных коллекций рыб рифа. Сложность рельефа дна не давала возможности достаточно полно обловить популяции рыб коралловых рифов обычным способом – с помощью сетей и ловушек. В послевоенное время американские исследователи выполнили фундаментальные исследования рыб коралловых рифов, их состава и экологии с применением новых методов, включая изобретенный в то время аквалангъ, яды-ихтиоциды и глушение рыб взрывчаткой (Hiatt, Strasbourg, 1960; Randall, 1963, 1967; Vivien, 1973). В 60–70-х годах были развернуты широкие исследования видового состава, численности и биомассы рифовых рыб (Randall, 1963; Munro, 1967; Smith, Taylor, 1973; Jones, Chase, 1975; Goldman, Talbot, 1976), структуры их популяций, поведения, хоминга, питания, размножения (Randall, 1967; Smith, Tyler, 1972; Hobson, 1972, 1975; Vivien, 1973; Ehrlich, 1975; Reese, 1975; Ogden, Erlich, 1977; Dale, 1978; Johannes, 1978a; Sale, 1978a). Было изучено значение рыб в экосистеме рифа, их влияние на структуру донных популяций зообентоса и макрофитов (Randall, 1961; Bakus, 1967; Ogden, 1976; Neudecker, 1977). Результаты исследования социальной структуры популяций коралловых рыб оказали значительное влияние на развитие теории современной экологии (Dale, 1978; Helfman, 1978; Sale, 1978; Bohnsack, 1983).

Для количественного подсчета численности и биомассы отдельных таксономических

групп рыб были использованы методы прямого подсчета рыб аквалангистами вдоль трансект, проложенных через биотопы рифа (Brock, 1960; Hobson, 1974; Jones, Chase, 1975; Sale, 1983). Другой распространенный метод прямого подсчета рыб под водой заключается в применении фото- и киносъемки с последующей дешифровкой снятых кадров (Hatcher, 1981), а также подводного телевидения (Smith, Tyler, 1973). Однако и методы прямого визуального учета не давали достаточно полной картины численности и состава ихтиофауны, поскольку многие рифовые рыбы, особенно мелкие, ведут скрытый образ жизни и недоступны для подводного наблюдателя. Более эффективными методами сбора коллекций рифовых рыб оказались их глушение взрывами (Talbot, Gilbert, 1981), а также применение ихтиоцидов и наркотизирующих средств (Randall, 1963; Viven, 1973; Goldman, Talbot, 1976). Применение ихтиоцида дает лучший эффект, чем глушение. В качестве ихтиоцида обычно применяют ротенон (Smith, 1973). Однако и в этом случае потери могут быть значительными, часть рыб тонет, часть съедают набегающие со стороны хищники, часть рыб, особенно крупных, успевает уплыть из зоны, обработанной ядом. Потери можно уменьшить, накрыв обработанный ротеноном участок рифа сетью (Randall, 1973). Наиболее репрезентативные результаты дает комбинация методов, применяемых на одном рифе: прямое наблюдение аквалангистом, сети, ловушки, ротенон, наркотизирующие яды (гвинальдин) и глушение (Randall, 1967; Vivien, 1973; Russel et al., 1978; Sale, 1980). Для наблюдения за передвижением рыб успешно применялся метод их мечения с последующим учетом меченых рыб в уловах и визуальными наблюдениями за передвижениями меченых экземпляров (Springer, McLean, 1962; Ogden, Buckman, 1973; Winn et al., 1964).

10.2. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ИХТИОФАУНЫ РИФОВ

К коралловым рыбам большинство исследователей относят рыб, которые постоянно живут на рифах и используют его ресурсы (Goldman, Talbot, 1976). В состав ихтиофауны рифа включают также рыб, которые проходят на коралловых рифах только часть своего жизненного цикла и встречаются в зоне рифа только в молодом возрасте (Vivien, 1973; Goldman, Talbot, 1976). Некоторые виды рифовых рыб встречаются и вне географических зон распространения коралловых рифов, обитая в прибрежной зоне со сходными биотопами: в зарослях макрофитов или у прибрежных скал.

Огромное видовое разнообразие рифовых рыб является следствием их длительной эволюции, которая шла одновременно с эволюцией древних биогерм, а затем и рифов, которые формировались в прибрежной зоне теплых морей прошедших геологических эпох (см. 1.1). Рифовые постройки мезозоя населяли древние рыбы акантоптеригии. Эти рыбы были важным элементом фауны мезозойских рифов и эволюционировали вместе с ними (Smith, Tyler, 1972). Дифференциация и специализация костистых рыб, обитавших на древних коралловых рифах, началась с появлением обособленных крупных рифовых построек, образование которых началось в юрский период после появления склерактиниевых кораллов (Gosline, 1971). Наиболее древние из них относились к отряду Beryciformis. Их специализация выражалась прежде всего в эволюции ротового аппарата, что позволяло разным их видам полнее использовать разнообразные пищевые ресурсы рифа. Расцвет эволюции рифовых рыб приходится на эпоху эоцена (50 млн лет назад) и проходил в значительной степени на основе развития окуневых рыб (отрядов Perciformis), которые и сейчас доминируют на рифах, составляя 60–70% всех видов рифовых рыб. Основные роды современных рыб коралловых рифов уже существовали 15 млн лет назад (Patterson, 1964). Из современных семейств рыб, населяющих коралловые рифы, самым древним считают представителей сем. Holocentridae. В числе рыб – обитателей коралловых рифов, чья эволюция была связана с эволюцией самих рифов, можно назвать представителей семейств Gobiidae, Pomacentridae, Serranidae, Chaetodontidae. Представители некоторых других семейств, ныне обитающие на коралловых рифах, пришли на риф из пелагиали сравнительно недавно. Они изменили свою морфологию, размеры, окраску и приспособились к жиз-

ни на рифах и к использованию их ресурсов. К таким рифовым рыбам можно отнести представителей семейств Clupeidae, Bothidae, Synodontidae, Antennariidae.

Признаки эволюционных адаптаций рифовых рыб к условиям их обитания особенно отчетливо видны в их совместной эволюции (коэволюции, Reese, 1977) с организмами рифа, с которыми они связаны трофическими отношениями хищник—жертва или отношениями комменсализма и симбиоза. В качестве примеров можно привести выработанные в процессе эволюции адаптации рыб-клоунов и актиний с сожительству или рыб-чистильщиков и рыб, прибегающих к их услугам, — к процедуре избавления последних от наружных паразитов (Losey, 1972; Ehrlich, 1975). Следствием интенсивных эволюционных процессов, которым была подвержена ихтиофауна рифа, и явилось то их удивительное видовое разнообразие, о котором уже упоминалось выше.

По богатству качественного состава фауны сообщества коралловых рифов не имеют себе равных на планете. Это же касается и состава ихтиофауны (Emery, 1975). Ее видовое разнообразие всегда поражало наблюдателей. Оно стало особенно очевидным после попыток полного его учета с применением ихтиоцидов или глушения взрывчаткой. Оказалось, что на небольшом участке рифа, скажем на одном патч-рифе или на отдельном участке внешнего склона, в одной собранной таким путем пробе можно обнаружить 100—200 видов рыб, относящихся к десяткам разных семейств. Так, на рифе у островов Палау одна ротеноновая проба, сделанная на небольшом участке внешнего склона рифа, содержала 200 видов рыб. По данным Смита (Smith, 1978), в ротеноновых сборах ихтиофауны на ряде островов Общества в Тихом океане содержалось 255 видов рыб, которые относились к 114 родам и 43 семействам.

Общее число видов костистых рыб, жизнь которых так или иначе связана с коралловыми рифами, оценивается в 6—8 тыс., что составляет почти треть от общего числа всех видов морских костистых рыб. При этом среднее число видов в одном семействе костистых рыб близко к 50, в то время как для рифовых рыб оно составляет от 3 до 10 (Ehrlich, 1975; Goldman, Talbot, 1976; Smith, 1978). Первый автор для сравнения приводит соответствующие данные для бабочек, которые, как и коралловые рыбы, отличаются богатством и разнообразием формы тела. У бабочек на одно семейство приходится в среднем около 3 тыс. видов. Эти величины еще раз демонстрируют необычайно высокую степень разнообразия фауны рифов.

Попытки полного учета ихтиофауны рифов отдельных регионов океанов дали результаты, приведенные в табл. 10.1. Как видно из этой таблицы, общее число видов рыб, населяющих коралловые рифы, достигает максимума в районе центра Индо-Пацифики на рифах Филиппин, где оно составляет около 2200. Чем дальше расположен регион от Филиппин, тем число видов ихтиофауны рифов ниже. При этом не наблюдается зависимости видового разнообразия рифовых рыб от широты места (Sale, 1980; Talbot, Gilbert, 1981), хотя, согласно концепциям некоторых экологов, общая численность видов меняется именно в широтном аспекте, возрастая от умеренных широт к экватору. Причина такой зависимости видового разнообразия рифовых рыб от географического положения рифов, которые они населяют, пока не нашла своего четкого объяснения. Возможно, эта зависимость является следствием определенной последовательности реставрации и формирования фауны рифов голоцена в разных регионах. Мнение геологов о том, что атлантические рифы могут быть моложе индо-тихоокеанских рифов (см. 1.2), говорят в пользу этого предположения.

Ихтиофауна рифов включает более 100 семейств костистых рыб из общего их числа около 400. Отличительной чертой большинства рыб, населяющих коралловые рифы, являются их малые размеры. Средний размер тела в их популяции обычно близок к 5 см при их вариациях у преобладающего числа видов в пределах от 1 до 10 см (Smith, 1978). Главные наиболее массовые семейства рыб, обитающих на рифах, включают от 20 до 40 видов. Это преимущественно семейства специализированных истинно коралловых рыб, эволюционировавших вместе с сообществами самих рифов, которые редко встречаются вне рифа. В их числе Chaetodontidae (рыбы-бабочки, рыбы-ангелы) — около 100 видов, Scaridae (рыбы-попугаи) — около 80 видов, Apogonidae

Таблица 10.1

Общее число видов рыб в составе ихтиофауны коралловых рифов в различных географических регионах
(по: Goldman, Talbot, 1976; Sale, 1980, Gosline, 1971)

Регион	Число видов коралловых рыб	Регион	Число видов коралловых рыб
Филиппинские острова	2200	Багамские острова	510
О-в Новая Гвинея	1700	Побережье Венесуэлы	490
Большой барьерный риф Австралии	1500	Гавайские острова	450
		О-в Барбадос (Атлантика)	310
Сейшельские острова	880	Калифорнийский залив	260
Риф Уантри, южная оконечность Большого барьерного рифа	850	Архипелаг Мафиа (Восточная Африка)	240
Маршалловы и Марианские острова	670	Атолл Фаннинг (острова Лайн)	230
		Западное побережье Флориды	130
Флорида (рифы Аллигатор)	600	Атолл Джонстон, Тихий океан	186

Таблица 10.2

Соотношение общего числа видов и числа семейств рыб в коллекциях, собранных на разных рифах

Регион	Общее число видов	Число семейств	Среднее число видов, приходящихся на 1 семейство	Литературный источник
Острова Общества	255	43	5,9	Smith, 1978
Багамские острова	181	46	3,9	Там же
Виргинские острова	125	44	2,8	Smith, Tyler, 1972
Большой барьерный риф Австралии	850	84	10,0	Sale, 1980
Маршалловы острова	233	56	4,2	Hiatt, Strasbourg, 1960
Большой риф Тулеара	231	52	4,4	Vivien, 1973

Таблица 10.3

Число видов в составе основных семейств рыб на разрезе в центральной части Большого барьерного рифа по результатам анализов взрывных проб
(данные: Williams, Hatcher, 1983)

Семейство	Число видов в составе семейства	Семейство	Число видов в составе семейства
Pomacentridae	57	Holocentridae	16
Labridae	46	Scaridae	14
Chaetodntidae	28	Acanthuridae	10
Gobiidae	21	Остальные 37 семейств	92
Serranidae	22	Всего видов	323
Apogonidae	17		

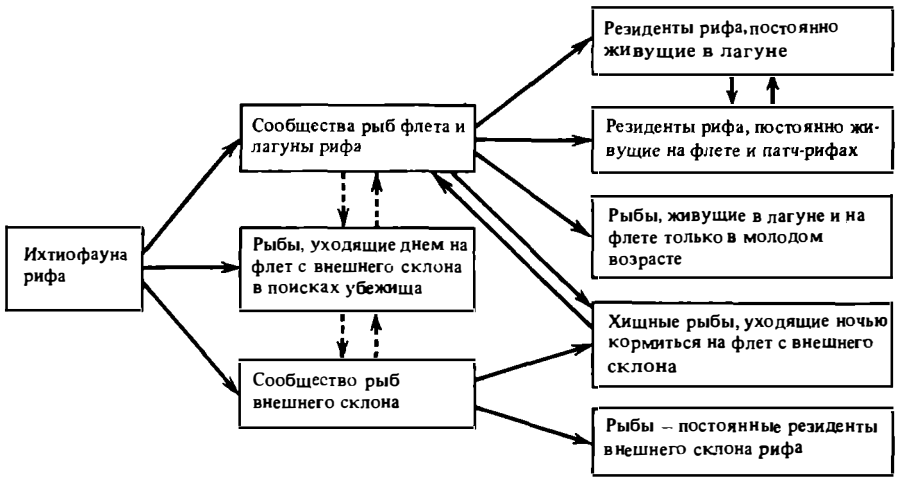


Рис. 10.1. Схема взаимоотношений основных экологических группировок рыб кораллового рифа; сплошными стрелками обозначены пищевые миграции рыб, прерывистыми – дневные миграции рыб в убежища (Vivien, 1968)

(рыбы-кардиналы) – около 30 видов, Pomacentridae (рыбы-сержанты) – около 70 видов, Acanthuridae (рыбы-хирурги) – более 40 видов, Gobiidae (бычки) – около 30 видов, Serranidae – около 30 видов. В число доминирующих таксономических групп ихтиофауны рифов обычно входят представители нескольких семейств рыб, широко распространенных и вне рифа. Однако те их таксоны, которые обитают на рифах, также эволюционировали вместе с сообществами рифа и в настоящее время могут рассматриваться как высокоспециализированные представители рифовых рыб: в их числе такие семейства, как Labridae (около 60 видов), Muraenidae (около 20 видов), Scorpaenidae (более 15 видов). В то же время многие семейства представлены на рифах одним или несколькими видами. Как уже отмечалось выше, число видов, приходящихся в среднем на одно семейство, в популяциях рифа очень мало, что и является показателем необычайно высокого их видового разнообразия. На большинстве рифов оно не превышает 6 и лишь на Большом барьерном рифе, который отличается огромным многообразием биотопов и богатейшей ихтиофауной, на 1 семейство приходится в среднем около 10 видов рыб (табл. 10.2).

Состав ихтиофауны варьирует на разных рифах и в разных зонах одного и того же рифа. Однако в составе доминирующих семейств, представленных наибольшим числом видов, преобладают упомянутые выше семейства истинно коралловых рыб: Chaetodontidae, Scaridae, Apogonidae, Pomacentridae, Acanthuridae (Vivien, 1973). В табл. 10.3 представлены данные о числе видов основных семейств в составе ихтиофауны центральной части Большого барьерного рифа. Как видно из табл. 10.3, около 2/3 всех видов являются представителями 9 главных семейств типично рифовых рыб. Всего же на одном разрезе в этой зоне было обнаружено 323 вида рыб, принадлежащих к 46 семействам (Williams, Hatcher, 1983).

Исследователи делят сообщество коралловых рифов на ряд отдельных группировок, характеризующихся общностью своего состава, поведения, черт экологии (Vivien, 1973; Ehrlich, 1975). Возможность такого деления вытекает из оседлого образа жизни большинства видов рифовых рыб и из обособленного характера их популяции не только на отдельных рифах (Gosline, 1971), но и в отдельных зонах рифа (Vivien, 1973) и даже на отдельных патч-рифах (Smith, 1978). На схеме (см. рис. 10.1) представлены основные группировки в сообществах рифовых рыб. В ней отражена динамика этих группировок в связи с суточными миграциями некоторой части входящих в их со-

став видов в пределы биотопов, занимаемых другими группировками. Эти миграции связаны с питанием или с поисками убежищ с целью избегания рыбами дневного их выедания хищниками (см. 10.6.1). Деление сообщества рифовых рыб на отдельные трофические группировки, несомненно, помогает разобраться в сложной структуре их сообществ. Ниже приводятся краткие сведения об основных семействах рыб коралловых рифов, принадлежащих к отдельным трофическим группировкам. Более подробно они описаны в обзорах (Линдберг, 1971; Hiatt, Strasbourg, 1960; Randall, 1967; Vivien, 1973; Ehrlich, 1975).

10.2.1. РЫБЫ ПЛАНКТОФАГИ

Семейство Atherinidae (атерины). В состав этого семейства входят массовые виды мелких рыб – планктофагов (размер 5–8 см), которые образуют в водах коралловых рифов большие стаи. Атерины питаются преимущественно ночью демерсальным зоопланктоном, а также мелкими донными организмами. Днем их плотные стаи часто держатся в убежищах – в расщелинаях и пещерах флета, под козырьками рифового плато. Мне приходилось видеть плотные стаи атерин в большой подводной пещере под о-вом Тохтю (Вьетнам). В числе наиболее массовых видов этого семейства следует отметить атерин: Hypoatherina tropicalis, H. barnesi, Stenatherina temminckii, S. panatela, Allanetta ovalaua. В лагунах Большого барьерного рифа обычна атерина Pranesus insularium. Атерины играют существенную роль в экосистеме рифа. Они служат важным источником питания крупных хищных рыб рифа, являющихся основными объектами промысла, таких, как груперы, губаны, каранксы.

Семейство Clupeidae (сельди). Мелкие пелагические стайные рыбы этого семейства являются обычными обитателями лагун атоллов. Их размеры 3–8 см. Они часто образуют большие стаи вблизи берега лагуны и патч-рифов. В числе наиболее массовых родов рифовых сельдей: Harengula, Jenkinsia, Sardinella. В состав этого семейства входит подсемейство Dussumieridae – круглые сельди. Это мелкие стайные рыбы-планктофаги 2–7 см длиной. Часто в больших количествах скапливаются у подветренного края рифа или в больших расщелинах флета, а также в лагунах. Массовыми видами этого семейства, обитающими в зоне рифов, являются Spratelloides delicatulus, S. atrofasciatus, S. graciloides, Allanetta ovalua, Dussumieria hasselti. Рифовые сельди произошли от пелагических сельдевых, являющихся типичными планктофагами. Однако в условиях рифа они в значительной мере изменили свое пищевое поведение и наряду с зоопланктоном стали питаться также и бентосом, потребляя мелких донных ракообразных и полихет.

Семейство Hemiramphidae (полурылы). В состав этого семейства входят весьма распространенные в водах, прилегающих к рифам, пелагические рыбы с игловидным телом. Эти рыбы питаются в основном зоопланктоном, фитопланктоном, обрывками талломов водорослей и морских трав. Характерным адаптивным признаком этих рыб является неравная длина челюстей: верхняя челюсть у них в несколько раз короче вытянутой нижней челюсти. Такое строение ротового аппарата облегчает сбор организмов из поверхностной пленки. Массовыми видами этого семейства, обитающими в зоне рифов, являются: Hemiramphus melanochir, H. brasiliensis, H. balao, Hyporamphus acutus, H. dussumieri. Первые два вида наряду с зоопланктоном потребляют много растительной пищи (макрофитов, морские травы). H. dussumeri питается в значительной мере фитопланктоном (Williams, Hatcher, 1983).

Семейство Cirrhitidae (кудреперы, рыбы-ястребы). Включает мелких рыб с размерами 4–10 см, которые охотятся за зоопланктоном из засады. Эти рыбки сидят в засаде, маскируясь на субстрате, и периодически делают выпады, похожие на "клевки", схватывая проплывающий мимо зоопланктон. Они охотятся также и на донных ракообразных, на мелких крабов. Среди них есть виды, которые охотятся только днем или только ночью, а также виды, которые охотятся круглосуточно. В числе их массовых видов

можно отметить такие, как Amblycirrhites arcatus, A. bimacula, Cirrhitus pinnulatus, Paracirrhites arcatus, P. forsteri, Oxycirrhites typus.

Семейство Syngnathidae (морские иглы). Это семейство включает небольшое число видов специализированных рыб-планктофагов, обитающих в водах лагун. Размер их 8–10 см. Челюсти этих рыб вытянуты в тонкую трубочку, с их помощью они собирают планктон, засасывая его как пипеткой. Некоторые их этих рыбок плавают в вертикальном положении. В числе наиболее распространенных видов этого семейства можно указать: Corythoichthys haematopteris, C. flavofasciatus, Doryrhamphus melanopluza.

Семейство Congridae (садовые угри). Это небольшие змеевидные рыбы (30–60 см), живущие в норках с большими колониями на песчаном дне лагуны или подножия рифа (зона фор-рифа). Они сидят в норках, выставив до половины свое тело, и ждут добычу-проносимых мимо них течением планктонных рачков, икринки или личинки рыб (Randall, 1967; Fricke, 1973). В числе массовых их видов: Nytstactichtys halis, Taenioconger halis, Gorgasia sillneri, Haliophis guttatus, Conger cinereus, Arisoma sheelei.

10.2.2. ДОННЫЕ РЫБЫ С ШИРОКИМ СПЕКТРОМ ПИТАНИЯ

Семейство Pomacentridae (рыбы-красотки, рыбы-сержанты) – одно из наиболее распространенных семейств истинно рифовых рыб. Они высоко специализированы в использовании ресурсов донных биотопов рифа и имеющихся в субстрате рифа убежищ. Это мелкие, ярко раскрашенные рыбки размером 3–7 см. Большая часть видов живет стаями (род Chromis), хотя есть виды, живущие одиночно (род Microspathodon). Многие помацентриды обитают в убежищах, которые они самоотверженно охраняют от других рыб. В качестве убежищ они используют изрезанный скальный известняк флета, а также живые и мертвые кораллы. По степени специализации в использовании ресурсов рифа, выработанной отдельными видами этого семейства, оно напоминает знаменитых дарвиновских вьюрков. Большинство помецентрид – бентофаги с широким спектром питания, включающим наряду с донными беспозвоночными также перифитонные обрастания, таломы макрофитов и известковые водоросли с разным преобладанием этих источников питания у разных видов помацентрид-бентофагов (Emery, 1973). Так, в рационе рыб-сержантов (Abudefduf abdominalinalis) и хромисов (Chromis caeruleus, Ch. dimidiatus) преобладает зообентос – фораминиферы, донные ракообразные, полихеты и моллюски. Некоторые помоцентриды (например, Plectroglyphidodon johnsianus) используют живые кораллы не только как убежище, но и как источник пищи, питаясь их полипами, слизью и зооксантеллами. Многие массовые виды помацентрид питаются преимущественно растительной пищей: перифитоном, фитобентосом, известковыми водорослями. В их числе: Abudefduf dickii, A. biocellatus, A. amiabilis, A. lacrimatus, Microspatiodon chrisurus, Eupomacentrus planifrons, Pomacentrus vauili, P. nigrificans. Среди помацентрид есть планктонофаги (A. taurus, Dascyllus albicell, D. reticulatus, Eupomacentrus partitus, Chromis leucurus, Ch. vanderbiltii) и хищники, питающиеся мелкими рыбами и макропланктоном. Среди помацентрид есть также всеядные виды, которые потребляют зообентос, перифитон и зоопланктон, а также хищничают (Pomacentrus jenkinsi, P. pavo, Abudefduf sordidus, A. saxatilis). Среди массовых представителей помацентрид наряду с отмеченными выше следует упомянуть таких, как Abudefduf septemfasciatus, A. leucopomus, A. dickii, A. leucogaster, A. sexfasciatus, A. whitlei, A. glaucus, Chromis ternatensis, Ch. chrysurus, Ch. cyanea, Dascyllus auranus, D. reticulatus, Pomacentrus litoralis, P. popii, P. philippinus, P. melanochir, P. australis, P. nigrificans, Eupomacentrus planifrons, E. partitus, E. acapulcoensis.

Семейства Gobiidae (бычки). Представители этого семейства – мелкие рыбы размером 2–6 см. По образу жизни и месту в трофических связях сходны с помацентридами и столь же широко распространены на рифах. Некоторые их виды, являясь преимущественно бентофагами, живут одиночками или парами в норках, вырытых в песчаном дне. Они питаются в основном растительной пищей (перифитоном, фитобенто-

сом) и детритом. Массовыми их представителями являются Gobiodon arnatus, G. anjerensis, Signilobis bicellatus. Другие виды бычков используют в качестве убежища ветвистые кораллы, а также трубки полихет и норки, высверленные сверлящими моллюсками в коралловом известняке и в живых кораллах (Hudson, 1977). Они питаются зоопланктоном и мелкой рыбой, нападая на них из засады, а также инфауной, обитающей в ветвях кораллов (Gobiodon rivularis, G. quinguestriatus). Бычки из рода Paragobiodon, живущие парами, строят гнезда и охраняют территорию вокруг гнезд от особей того же вида (Lassig, 1977). Представители некоторых родов бычков коралловых рифов (Cryptocentrus, Amblyeleotris, Ctenogobius) живут в норках, вырытых креветками в качестве их комменсалов (Hudson, 1977). Наиболее массовые виды бычковых живут стаями в углублениях на мелководьях рифа, остающихся заполненными водой во время отлива. Стаи, живущие в этих ямах ("tide pools"), имеют свою территорию, которую они знают. Будучи вынесены прибоем в другой участок рифа, они возвращаются на свою территорию. Некоторые из этих видов бычковых имеют специальные присоски на плавниках, с помощью которых они удерживаются на своем участке рифа во время сильного прибоя. По типу питания среди данной группы бычков преобладают бентофаги. Массовым ее представителем является семейство Bathygobius fuscus.

Семейство Chaetodontidae (щетинозубы, хетодоны, рыбы-бабочки). Хетодонтиды принадлежат к истинно рифовым рыбам, эволюция которых была связана непосредственно с эволюцией склерактиниевых кораллов. Будучи необычайно ярко раскрашенными и обладая большим разнообразием и причудливостью форм тела, эта группа рыб служит одним из главных украшений коралловых рифов. Внутри группы наблюдается очень тонкая и многообразная специализация в отношении источников питания, которому соответствует удивительное многообразие морфологических форм хетодонтид. Последнее выражается прежде всего в разнообразных морфологических особенностях ротового аппарата и формы головы, а также в раскраске тела, связанной прежде всего с существованием у некоторых из этих рыб постоянных моногамных пар (Reese, 1981). К числу наиболее распространенных на рифах хетодонтид принадлежат виды, которые питаются непосредственно кораллами. Среди них имеются более примитивные малоспециализированные виды рыб-бабочек из рода Chaetodon, которые выгрызают полипы кораллов вместе со скелетным материалом (Chaetodon citrinellus, C. unimaculatus, C. ephippium, C. vagabundus, C. ornatissimus). Эти виды наряду с кораллами потребляют также перифитон и зообентос. Есть среди них и высокоспециализированные виды, которые питаются полипами кораллов, высасывая их из кораллитов. Примером таких видов могут быть: Megaprotodon trifascialis, Chaetodon trifasciatus, C. austriacus, C. melanotus. Существенно, что эти виды хетодонтид питаются преимущественно каким-либо одним видом кораллов. Так, первый из упомянутых видов питается полипами коралла Acropora, а последний – только полипами альционарий (Reese, 1981; Harmelin-Vivien, 1981).

В составе хетодонтид имеются и другие специализированные виды, морфологически приспособленные питаться определенным видом жертв. Так, рыбы-ангелы Holacanthus arquatus питаются только губками, разрывая их плотное тело необычайно острыми и крепкими зубами, с помощью которых эти "ангелы" выдирают куски тела из крупных сидячих донных животных – губок, звезд. Рыбы-бабочки из рода Forcipinger имеют челюсти в виде вытянутого хоботка с острыми крючковидными зубами. Другие виды этого рода питаются мелкими донными животными, заглатывая их целиком и имеют соответственно совершенно другое строение челюстей. Многие виды хетодонтид являются бентофагами с широким спектром питания. Наряду с полипами кораллов они питаются гидроидами, губками, альционариями, а также перифитонными обрастаниями. В их числе рыбы-бабочки: Chaetodon auriga, C. fasciatus, C. punctatofasciatus, Heniochus acuminatus. Некоторые массовые виды хетодонтид растительноядны и питаются нитчатками, макрофитами и растительным детритом. Таковы, например, рыбы-ангелы: Centropyge potteri, C. flavissimus, Pomacanthus paru, Holacanthus ci-

liaris, H. tricolor. Специализация в использовании ресурсов рифа этим семейством настолько высока, что среди этих в целом донных рыб имеются даже отдельные виды планктофагов, обладающих соответствующей морфологией ротового аппарата (Holacanthus intermedius).

Яркая раскраска тела хетодонтид, как уже отмечалось выше, связана с существованием у этих рыб постоянных моногамных пар. Партнеры в дневное время постоянно охотятся в зарослях кораллов и макрофитов, и яркая раскраска помогает им не терять друг друга. Некоторые виды меняют ночью свою окраску на более контрастную, чтобы не потерять партнера. Все хетодонтиды, за исключением одного вида (Chaetodon lunula), охотятся днем, поскольку их жертвы (кораллы, гидроиды, губки, полихеты) днем не прячутся. Ночной же вид хетодонтид ориентирован на питание донными раками и моллюсками, которые выходят из убежищ ночью.

Хетодонтиды благодаря своей тонкой специализации в использовании разнообразных ресурсов рифа занимают одно из главных мест в его экосистеме. На их долю может приходиться до половины суммарного выедания бентоса и перифитона, осуществляемого рифовыми рыбами (Harmelin-Vivien, 1981). В числе наиболее массовых представителей хетодонтид, не упомянутых выше, следует отметить следующие их виды: C. flavirostris, C. milearis, Chelmon rostratus.

Семейство Zanclidae (занкловые, рыбы-идолы). Это семейство включает несколько видов необычайно красочно раскрашенных рыб коралловых рифов. По своей морфологии и экологии это семейство близко к сем. Acanthuridae. Рыбы-идолы всеядны. Они питаются перифитоном (известковыми водорослями, мшанками), а также бентосом и придонным макропланктоном и полипами кораллов. Наиболее массовым представителем этого семейства является Zanclus cornutus — мавританский идол.

Семейство Ostraciidae (кузовки) включает несколько видов, достаточно распространенных на рифах донных рыб. Они живут в норах, вырытых в песке или в промоинах флета. Для них характерен достаточно широкий спектр питания. Имея мощные челюсти, они питаются асцидиями и губками, вырывая куски из их тела. Они скребут также перифитон и откусывают куски талломов макрофитов. Наряду с этим в их рацион входят мелкие донные ракообразные и детрит. Среди наиболее распространенных их видов следует указать следующие: Ostracion meleagris, O. cubicus, Lactophris quadricornis, L. trigonus, L. triqueter, Lactoria fornasini.

10.2.3. РЫБЫ-БЕНТОФАГИ

Семейство Labridae (губаны) — одно из наиболее многочисленных как по числу видов, так и по абсолютной численности и биомассе семейств истинно рифовых рыб, хотя многие его виды обычны в ихтиофауне умеренных вод. В условиях рифа в составе этого семейства появились высокоспециализированные виды, хорошо приспособленные для использования разнотипных ресурсов донных биотопов. Общая их черта — наличие мощных челюстей и глоточных зубов, с помощью которых эти рыбы раздавливают панцири донных беспозвоночных: моллюсков, ежей, крабов. Размеры большинства лабрид невелики: 5—20 см, хотя есть среди них и крупные представители с размерами до 1,5 м (Cheilinus undulatus). Рыбы эти очень красочно окрашены. Будучи дневными бентофагами и хищниками, многие из них имеют покровительственную окраску. Ночью лабриды рифа обычно прячутся в убежищах или зарываются в песок. Отдельные их виды отличаются по способам добычи пищи и спектру питания. Так, Cheilinus rhodochrous скрадывает добычу: крабов, креветок, мелких рыб. В числе бентофагов с широким спектром питания один из наиболее массовых мелких видов рифовых лабрид — Pseudocheilinus octotaenia. Размеры его всего 5—9 см. Он питается крабами и донными ракообразными. Массовый вид лабрид гавайских рифов Thalassoma dupperi имеет мощные челюсти и питается гастроподами, сердцевидными ежами и крабами. В числе массовых лабрид-бентофагов следует упомянуть мелкий вид Halichoeres dimidiatus размерами всего 4—8 см. Choris gaimard роет донные осадки в поисках гастропод, а Gomphosu-

lus varius питается гастроподами и крабами, обитающими в расщелинах флета. Инфауной питается также Epibulus instigator. Этот высокоспециализированный вид лабрид имеет для этого трубковидные челюсти. Некоторые лабриды наряду с бентосом потребляют также и водоросли (Halichoeres bivittatus, H. poey), а Pseudocheilinus hexataenia питается в основном донными фораминиферами. Некоторые лабриды обитают на рифах только на ранних стадиях онтогенеза. Таковы Cheilinus trillobatus и C. diagrammus. В числе массовых видов этого семейства: Cheilinus oxycephalus, C. rhodochrous, Halichoeres argus, H. bivittatus, H. heoveni, Stethojulis axillaris, Thalassoma hardwicke, T. hebraicum, T. lunare, T. janseni, T. bigfasciatus, Macropharingodon meleagris, M. paradalis, Labroides dimidiatus, Pseudolabrus gantheri.

Семейство Sparidae (морские караси, морские лещи) – среднеразмерные рыбы-бентофаги с уплощенным телом, которые кормятся главным образом на песчаном дне в лагуне. Массовые виды: Acanthopagrus australis, Argyrops sprinifer, Chrysophrys auratus.

Семейство Mugiloididae (песчаные окуни) представлено на рифах всего несколькими видами, наиболее распространенным из которых является Parapercis cephalopunctatus. Однако численность этих рыб в лагунах многих рифов бывает достаточно большой. Размер этих рыб 7–12 см. Рыбы живут одиночно, скрываясь под кораллами. Питаются ползающим бентосом, нападая из засады.

Семейство Pempheridіdae (рыбы-большеглазы) представлено на рифах массовыми видами Pempheris oualensis и Parapriacanthus beryciformes. Это небольшие стайные рыбы-бентофаги размером 7–18 см, которые встречаются иногда в значительных количествах в каналах, прорезающих флет, или под его козырьками.

Семейство Apogonidae (рыбы-кардиналы). Рыбы этого семейства достаточно широко распространены в зоне риф-флета и патч-рифов. Они имеют небольшие размеры: в среднем 3–10 см. Некоторые из них имеют прозрачное тело. Рыбы-кардиналы живут небольшими стайками. Днем они прячутся в полостях между крупными кораллами и в колониях ветвистых кораллов, а Apogon novaeguinea находит убежище в иглах ежей диадем. Ночью стайки кардиналов выходят на охоту, питаясь донными рачками, мелкими гастроподами, молодью рыб, а также демерсальным зоопланктоном. При этом они не уходят далеко от своего убежища, которое постоянно для каждой стайки кардиналов. В связи с ночным образом жизни некоторые кардиналы способны менять окраску в разное время суток. К числе таких видов относится Apogon menesemus. Днем эта рыба имеет бледную покровительственную окраску, а ночью приобретает яркую окраску, что облегчает совместное передвижение рыб в их стайке в ночное время. В числе видов кардиналов, обитающих на рифах Индийского океана, массовыми являются: Apogon coccineus, A. cyanosoma, A. fraenatus, Ostorhynchus angustatus, O. eudecataenia, O. savaiensis. На рифах Тихого океана в числе массовых видов кардиналов можно указать следующие: Apogon menesemus, A. snyderi, A. agustatus, A. erythrinus, Gymnapogon gracilicaudata, Cheilodipterus macrodon, C. isostigma, C. truncatus.

Семейство Holocentridae (рыбы-белки). В состав этого семейства входят небольшие большеглазые ночные рыбы, большинство из которых питается бентосом. Размеры их тела 3–10 см. Днем они прячутся в расщелинах флета и патч-рифов. Как уже отмечалось выше, это семейство – одно из древнейших в составе ихтиофауны коралловых рифов и характеризуется высокой степенью специализации. Оно включает виды, которые добывают пищу, роясь в песке (Holocentrus diadema). Другой вид рыб-белок Holocentrus sammara питается инфауной, вытаскивая животных из расщелин и нор. Соответственно рыбы этого вида имеют вытянутые челюсти с острыми зубами. Рыбы-белки H. xanthopterus охотятся на донных рачков, а представители рода Myripristis питаются ночью в толще воды демерсальным зоопланктоном как типичные ночные планктофаги. В число массовых видов рыб-белок наряду с отмеченными выше входят: Holocentrus microstomus, H. spinifera, H. tiere, H. lima, H. xantherythrus, Myripristis, bowbitchae. M. berndti, M. amaneus, Adioryx xantherythrus.

Семейство Mullidae (барабули, рыбы-козы). Барабули обитают в зонах рифа, заня-

тых рыхлыми осадками. Их средний размер 10–25 см. Среди них есть и крупные рыбы размером до 30–40 см (Parupeneus trifasciatum, P. barberinus). Они живут, как правило, большими стаями, хотя среди них есть виды, живущие поодиночке (P. barberinus). Среди барабуль, обитающих на рифах, преобладают виды, ведущие ночной образ жизни, хотя есть среди них и дневные виды (Mulloidichthys samoensis, Parupenlus bifasciatus). Барабули отыскивая корм в коралловом песке, взрывают его, как рогами, с помощью барбелл-выростов в нижней части головы, которые характерны для представителей этого семейства. Питаются барабули донными ракообразными, полихетами, мелкими моллюсками. В числе массовых видов барабуль коралловых рифов следует упомянуть следующие: Parupeneus multifasciatus, P. cyclostomus, P. maculatus, P. porphyreus P. baeberinus, Mulloides flavolineatus, M.pflugeri, Mulloidichthys auriflamma, M. martinicus, Upeneus argae, U. taeniopterus.

Семейство Eleotridae (головешковые). Мелкие рыбы-бентофаги размером тела 4–8 см. Эти рыбы живут поодиночке в норах, на песчаном дне. Норы они роют, набирая песок в рот и вынося за пределы норы. Вход в нору они затыкают пучком водорослей. Питаются они преимущественно ночью, набирая песок в рот и "просевая" его через жабры. Пищей им служат мелкие донные ракообразные и моллюски. В числе наиболее распространенных видов Valenciennа violifera, V. strigata, Ophieleotris aporos.

Семейство Balistidae (спинороги). К этому семейству относится группа необычайно красочных рифовых рыб, постоянно живущих в норах. Балистиды имеют средние размеры тела 10–20 см и обитают на песчаном дне лагун или на участках дна, занятых обломочным материалом. Днем они держатся всегда вблизи своих нор и в случае опасности в них прячутся. Питаются они в основном в ночное время неподалеку от своих нор. Как семейство истинно коралловых рыб, они имеют высокую специализацию в отношении источников питания. Большая часть видов балистид имеет мощные челюсти и питается донными организмами, которые малодоступны другим рыбам: морскими ежами, голотуриями, звездами, крупными гастроподами с прочной раковиной, причем разные виды используют разные типы перечисленных кормовых объектов. Так, королевский триггер Balistes vetula питается почти исключительно морскими ежами Diadema с ядовитыми иглами. Рыба его переворачивает и выгрызает начиная с фонаря. Те же рыбы своими мощными челюстями раздавливают раковины гастропод, стромбусов. Балистиды Rhinecanthus rectangulus, R. aculeatus, R. undulatus, Sufflamen bursa, S. chysoptera питаются преимущественно моллюсками с мощной раковиной типа стромбусов, отгрызают куски кораллов и голотурий и разгрызают панцири крабов. В составе того же семейства имеются виды, ориентированные на совершенно другие источники питания. Так, для Melichthys niger характерен очень широкий спектр питания. Наряду с бентосом этот вид потребляет зоопланктон и водоросли. Другой массовый вид балистид Xanthichthys ringens является планктофагом и питается почти исключительно крупным демерсальным зоопланктоном. В числе массовых балистид: Balistes niger, Melichthis uidua Odontus niger, Canthidermis senticosus, Balistoides viridescens.

Семейство Diodontidae (рыбы-ежи) представлено на рифах одиночно живущими достаточно крупными рыбами с размерами 20–30 см. Диодоны охотятся обычно ночью. Они обладают мощными челюстями и питаются гастроподами, крабами, сердцевидными ежами, фораминиферами. При угрозе нападения рыба наглатывается воды и превращается в надутый шар, усеянный иголками. В числе массовых их видов: Diodon hystrix, D. holocanthus, D.liturosus.

Семейство Tetraodontidae (иглобрюхи) объединяет в одну из широко распространенных групп рифовых рыб. Их характерной особенностью являются мощные челюсти, вооруженные четырьмя роговыми пластинками. С их помощью они способны разгрызать организмы макробентоса, малодоступные другим рыбам, такие, как крупные гастроподы, сердцевидные ежи, губки, голотурии, офиуры, крупные крабы. Тетрадоны живут в норах. Их размеры 10–30 см. Массовыми видами тетрадонов являются: Arothron hispidus, A. mappa, A. meleagris, A. nigropunctatus, Sphaeroides spengleri, Canthigaster bennetti, C. coronata, C. jactator.

Семейство Acanthuridae (рыбы-хирурги) объединяет большую группу типичных рифовых рыб, основу питания которых составляют талломы макрофитов и перифитон (Randall, 1967). Размеры отдельных их видов варьируют в широких пределах: от 7 до 45 см. Их объединяет наличие маленького рта с мощными челюстями и острыми зубами, что позволяет им отгрызать кусочки макрофитов, откусывать корки кораллин и веточки кораллов, сгрызть налет перифитона с поверхности скального флета и мертвых кораллов. У рыб-хирургов из рода Naso имеется на голове вырост в виде рога (рыбы-спинороги). Для рыб-хирургов характерно также наличие острых режущих пластинок у основания хвоста, что и дало название этой группе рыб. Как и у других больших групп истинно рифовых рыб, эволюционировавших вместе с рифом, в семействе акантурид имеет место тонкая адаптивная специализация в использовании ресурсов донных биотопов (Barlow, 1975). Одна группа рыб-хирургов питается микрофитобентосом и детритом, собирая его с верхнего слоя рыхлых донных осадков лагуны (Acanthurus mata, A. olivaceus, A. xanthopterus). Вместе с микроводорослями и нитчатыми они заглатывают и песок. У этих рыб имеется мускульный желудок, в котором заглоченный рыбами песок используется для измельчения растительной пищи. Другая группа рыб-хирургов питается преимущественно перифитонными обрастаниями и известковыми водорослями. Они соскребают перифитон и мшанок, а также отгрызают куски известковых водорослей. Рыбы этой группы лишены мускульного желудка. В ее состав входит ряд массовых видов рыб-хирургов: Acanthurus triostegus, A. lineatus, A. guttatus, A. nigricans, A. mata, Naso unicornis, Prionurus punctatus, Zebrasoma veliferum. Третья группировка рыб-хирургов адаптирована к питанию мясистыми талломами макрофитов. Эти рыбы имеют длинные режущие зубы, которыми они срезают макрофиты и мягкие перифитонные обрастания. Массовыми видами этой группы являются: Ctenochaetus striatus, C. binotatus, C. marginatus. В рацион всех трех групп входит частично и животная пища – фораминиферы и другие организмы бентоса. Среди рыб-хирургов есть также и планктофаги, питающиеся слизистым планктоном – медузами, сальпами, а также хетогнатами и другим крупным зоопланктоном. В их числе: Acanthurus thompsoni, Naso hexacanthus, N. annulatus, N. brevirostris.

Рыбы-хирурги живут, как правило, большими стаями. Во время отлива они обычно скрываются в пещерах и щелях флета или стоят под козырьком рифа. С началом прилива стаи рыб-хирургов устремляются кормиться на флет и на мелководья рифа. Некоторые виды акантурид живут постоянно в прибойной зоне (A. achilles, A. guttatus). Другие обитают в зоне форрифа на глубине 20–40 м (A. nigrificans, A. nigrosus, Zebrasoma veliferum, Z. scopas, Naso unicornis, N. lituratus). Рыбы-хирурги – одна из важнейших групп рыб в экосистеме рифа. Выедание ими растительного покрова рифа оказывает большое влияние на расселение и рост кораллов (Montgomery et al., 1980; Hatcher, 1983). Прямое использование ими растительной пищи укорачивает цепь и способствует тем самым более полному использованию автотрофной продукции сообществами рифа.

Семейство Scaridae (рыбы-попугаи) объединяет большую и разнообразную по видовому составу группу высокоспециализированных необычайно красочных истинно рифовых рыб. Характерной их особенностью является наличие у них мощных челюстей, вооруженных пластинками, делающими рот рыб-попугаев похожим на клюв, или мощными зубами. Характерной особенностью морфологии этих рыб является наличие у них глоточных зубов-терок для измельчения пищи (Randall, 1967). Основной источник питания рыб-попугаев – перифитонные обрастания на скальных породах флета, на мертвых кораллах и обломочном материале, а также известковые водоросли, талломы макрофитов и живые кораллы (Hobson, 1974; Randall, 1967). Следы их зубов часто бывают видны на поверхности флета, с которой они соскребают обрастания. В то же время часто можно наблюдать, как крупные рыбы-попугаи откусывают кончики веточек кораллов. Массовые виды рыб-попугаев карибских рифов, такие, как Sparisoma radians, питаются преимущественно морскими травами Thalassia, Halodule, Syringo-

dium, а также макрофитами Penicillus Enteromorpha и известковыми водорослями Halimeda (Lobel, Ogden, 1981).

Размеры рыб-попугаев варьируют в широких пределах: от 10 до 70 см. Один из видов Blebometopon muricatus достигает длины 1,5 м. Живут они, как правило, большими стаями с лимитированной численностью особей. Стаи рыб-попугаев стабильны и имеют свою территорию, занятую водной растительностью. Днем они активны, а ночью прячутся в траве или в расщелинах скального флета. Многие их виды в ночное время окутывают себя коконом из слизи (Winn, 1955). Яркая и пестрая раскраска этих рыб помогает им держаться вместе в стае во время дневной кормежки на мелководьях при сильном прибое. Среди рыб-попугаев с большими размерами тела встречаются виды, ведущие одиночный образ жизни. Для рыб-попугаев характерен также гермафродитизм и способность к смене пола во взрослом состоянии. Среди массовых их видов, населяющих тихоокеанские рифы, следует отметить такие: Hemigliphyodon plagiometopon, Calotomus carolinus, Hipposcarys longiceps, Scarus sordidus, S. ghobban, S. rubroviolaceus, S. taeniurus, S. altipinnis, S. dimidiatus, S. festivus. На рифах Карибского бассейна в числе обитающих здесь 13 видов этого семейства массовыми являются Scarus coeruleus, Sparisoma radians, S. aurofrenatum, S. viride, S. croiscensis. В Индийском океане в числе массовых видов рыб-попугаев отмечены Scarus bicolor, Cryptotomus spinidens.

Рыбы-попугаи играют первостепенную роль в экосистеме рифа. Потребляя растительную пищу, они укорачивают пищевую цепь. Являясь мощным фактором выедания в донных биотопах рифа, они влияют на расселение и формирование его донных сообществ. Перенося и перерабатывая огромную массу донных осадков рифа, они существенно влияют на ход осадконакопления и на процессы эрозии скального его основания.

Семейство Mugilidae (кефали) представлено на рифах небольшим количеством видов. Однако их численность, как правило, бывает достаточно высокой. Кефали – крупные рыбы размерами 20–50 см – являются обычными обитателями лагун, каналов и других зон рифа, занятых рыхлыми осадками. Они питаются микрофитобентосом, фораминиферами, микрозообентосом, а также перифитоном, который кефали соскребают со скального флета. На мягких грунтах кефали собирают с их поверхности детритные осадки, обогащенные бактериальной биомассой, и верхний слой фитобентоса. Живут кефали небольшими стаями по 5–10 особей. Рифовые кефали имеют белый цвет покровов тела, хорошо маскируясь таким путем на белом коралловом песке. В числе массовых видов рифовых кефалей можно указать следующие: Mugil cremilabris, M. seheli, Neomixus chaptali, Chelon labiosus, Crenimugil crenilabis, Valamugil engeli, Chaenomugil leuciscus.

Семейство Blenniidae (морские собачки). Представители этого семейства – очень мелкие подвижные рыбы-фитофаги встречаются в значительном количестве на мелководьях флета и особенно в его прибойной полосе, в ямах и каналах внешнего края и склона рифа, а также у берега в углублениях старых рифовых платформ и флета окаймляющих рифов. Они живут небольшими стаями и питаются в основном растительной пищей – нитчатками, перифитоном, известковыми водорослями и часто даже кораллами. Питаются бленны обычно днем, а ночью прячутся в углублениях и щелях скального флета, а также в брошенных норках полихет. Массовыми видами бленн являются: Rhabdoblennius snowi, Dasson variabilis, Escenius mandibularus, Salarias fasciatus, S. dussumieri, Cirripectus sebae, Istiblennus paulus, Ophioblennis atlanticus, Plagiotremus laudandus.

Семейство Siganidae (сигановые, рыбы-кролики). Представители этого семейства встречаются на некоторых рифах в больших количествах. Оно представлено на рифах небольшим числом видов, среди которых чаще других встречаются: Siganus oramin, S. corallinus, S. guttatus, S. varigatus, S. argentens, S. rostpatus. Размеры этих рыб 10–30 см. Питаются они преимущественно перифитоном, который обрастает скальные поверхности рифа, а также микрофитобентосом.

Семейство Kyphosidae (чоповые рыбы). Представители этого семейства – Kyphosus cinerascens и K. valigiensis – являются массовыми видами растительноядных рыб атоллов Тихого океана. Их размеры 20–30 см. Они живут небольшими стаями и питаются преимущественно перифитоном и морскими травами.

10.2.5. ПЕЛАГИЧЕСКИЕ ХИЩНЫЕ РЫБЫ РИФА

Семейство Carcharhinidae (серые акулы, рифовые акулы). Массовые виды рифовых акул этого семейства – Carcharhinus melanopterus, C. limbatus, C. brachyurus, C. obscurus, C. albimarginatus, C. menissorah – имеют размеры 0,8–1,2 м. Они ведут образ жизни бродячих хищников и держатся вблизи внешнего края рифа.

Другой распространенный вид этого семейства акул – Triaenodon obesus. Они подбирают на рифах всякий мусор и трупы, а также охотятся на больных и малоподвижных рыб. Их часто можно встретить в лагунах и на мелководьях рифа. Они обычно "дежурят" у проходов во флете, дожидаясь начала прилива, когда вода бурным потоком устремляется в лагуну, и хватает рыбу, потерявшую ориентировку в потоке.

Семейство Orectolobidae (воббегоны) включает массовые виды рифовых акул: Eucrossorhinus ogilbyi, Orectolobus ornatus. Эти донные акулы, похожие внешне на сомов, имеют барбеллы – выросты вокруг рта. Днем они неподвижно лежат на дне, а ночью охотятся на рыбу, поедая также крабов, моллюсков и трупы.

Семейство Hemiscyllidae (ковровые акулы). Небольшые донные акулы, обитающие на мелководьях рифа. Питаются они преимущественно бентосом. Массовые виды: Chyloscyllum punctatum, Hemiscyllum ocellatus.

Семейство Lethrinidae (рыбы-императоры) – крупные, ярко раскрашенные рыбы, один из важных объектов рыбного промысла на рифах. Они живут в одиночку и небольшими стаями в глубоких лагунах и на внешнем склоне. Питаются императоры мелкой рыбой и ракообразными. Массовыми видами являются: Letnrinus chrisostomus, L. lentjian, L. nebulosus, L. reticulatus, L. amboinensis, L. elongatus, L. harak, Gnathodentex aureolineatus, G. microdon.

Семейство Haemulidae (свитлипы, ворчуны) включают ряд массовых видов среднеразмерных и крупных окуневых рифовых рыб, некоторые из которых являются объектом промысла. Питаются ракообразными и мелкой рыбой. Массовые виды: Plectrorhinchus chaetodonides, P. flavomaculatus, P. goldmani, P. obcurus, P. picus.

Семейство Carangidae (ставриды) – стайные или одиночные хищные рыбы, обитатели лагуны и внешнего склона рифа. В зоне рифа обычны следующие их виды: Trachurops crumenophthalmus, Trachinitus balloni, Caranx melanogaster, C. lessoni, Carangoides gilberti, Elagatis bipinnuata. Встречаются также представители родов Gnathanodon, Scomberoides, Salar, Oligoleptis, Seriola. Среди каранксов, встречающихся в водах рифов, есть относительно небольшие виды размером тела 10–15 см (T. crumenophthalmus). Есть и крупные виды одиночных странствующих каранксов размером 30–60 см (C. melampygus, C. lessoni, C. ignobilis). Эти рыбы живут у внешнего склона рифа, а их молодь, так же как и молодь других видов каранксов (например, Trachinotus balloni), в большом количестве встречается в лагунах атоллов и барьерных рифов. Она питается в значительной степени бентосом и макропланктоном. Каранксы предпочитают охотиться в сумерки или на рассвете.

Семейство Ogcocephalidae (морские нетопыри) – крупные плоские рыбы размером 30–50 см. Массовые их представители – Ogcoephalus nasutus и Platax pinnatus. Эти рыбы живут обычно небольшими стаями. Питаются они преимущественно рыбой, но потребляют также бентос и макрофиты.

Семейство Priacanthidae (большеглазые окуни) представлено на рифах массовыми видами Priacanthus cruentatus, P. harmur, Heteropriacanthus cruentatus. Размер этих ночных хищных рыб 15–25 см. Питаются они рыбой, головоногими и бентосом. Днем находятся в укрытиях в щелях флета, а ночью мигрируют в приглубые зоны рифа.

Семейство Belonidae (сарганы). Своеобразные пелагические хищники, имеющие вытянутое в виде ветки тело. Среди них есть крупные виды размером до 1 м (Tylosurus crocodilus, Strongylura gigantea) и мелкие виды (S. incysa). Другие массовые их виды: Albennes hians, Platybelone argalus, Raphiobelone robusta.

Семейство Sphiraenidae (барракуды). Барракуды Sphiranea genie – крупные рыбы размером 50–120 см. Иногда они ходят стаями, но чаще охотятся в одиночку, так же как щуки, нападая из засады или дрейфуя в неподвижном состоянии в расположение стаи рыб. Обитают барракуды обычно у внешнего склона, хотя встречаются и в лагунах.

Семейство Aulostomidae (рыбы-флейты, рыбы-свистульки). Эти рыбы с палковидным телом длиною до 60 см. Рыбы-флейты Aulostomus chinensis, A. maculatus питаются главным образом ночью рыбой и демерсальным зоопланктоном, поднимающимся со дна. Они обычно плавают вдоль краев патч-рифов и флета с открытой трубковидной пастью. Эти рыбы, а также и рыбы-свистульки (род Fistularia) охотятся на молодь рыб и на мелких пелагических рыб атерин. При этом рыбы-флейты используют тактику скрадывания. Они зависают вниз головой, принимая вид палки. В таком виде они пассивно дрейфуют в расположение стаи атерин, после чего внезапно бросаются в атаку. Они также устраивают засады в объектах на дне, напоминающих палки: в ветвях горгонарий, у плавающих в воде палок или канатов. Эти рыбы используют в качестве камуфляжа других более крупных растительноядных рыб, прячутся в тени их тела, плавают вместе с ними, а потом в нужный момент бросаются в атаку (Randall, 1967; Aronson, 1983). В числе наиболее массовых их видов – Fistularia commersonii, F. petimba.

Семейство Scombridae (скумбрии, тунцы, макрели). Некоторые представители этого обширного семейства пелагических рыб океана, такие, как Gymnosarda nuda, G. unicolor, Euthynnus affinis yaito, часто откармливаются вблизи рифа, а иногда заходят и в лагуну. Их размеры 50–120 см. В рифовых водах эти обитатели открытого океана находят больше пищи. Используя кормовые ресурсы рифа, они способствуют осуществлению взаимосвязи экосистем рифа и пелагиали океана. В числе их массовых видов на рифах встречаются мелкие тунцы Eutunnus alletteratus, Tunnus albacares.

Семейство Lutjanidae (морские окуни, рыбы-гусары) объединяет группу высокоспециализированных рифовых рыб. Это преимущественно ночные-хищники преследователи размерами 30–50 см (Lutjanus monostigmus, L. bohar, L. sebae). Есть среди них и очень крупные виды (Aprion virescens) размерами до 110 см. Некоторые специализированные виды этого семейства питаются бентосом (Gymnocarnis griseus). Есть среди них и планктофаги, питающиеся демерсальным зоопланктоном (род Caesio), а один из массовых видов луцианов – Macolor niger питается фитопланктоном, отфильтровывая его с помощью специально приспособленных для этого жаберных тычинок, подобных тем, какие имеются у толстолобика. Днем луцианы прячутся в убежищах в скальном флете и активны в ночное время, хотя среди них есть и дневные хищники (Aphareus (furcatus). Таким образом, и на примере этого семейства можно убедиться в многообразной специализации рифовых рыб, эволюционировавших вместе с рифом. В пределах одного семейства мы находим представителей всех основных трофических группировок: фитофагов, планктофагов, бентофагов и хищников. В числе массовых их видов: Lutjanus fulviflamma, L. laurens, L. varigiensis, L. apodus, L. vitta, L. gibbus, L. kasmira, Scolopsis cacellatus, L. amabilis, L. bohard.

10.2.6. ДОННЫЕ ХИЩНЫЕ РЫБЫ

Семейство Serranidae (груперы, каменные окуни) – типичные рифовые рыбы размерами 10–60 см. Самые крупные груперы–мероу Promicrops itajara и P. lanceolatus достигают размеров 1,5–2,5 м. Автору приходилось встречать этого гигантского групера у о-ва Херон. Судя по его размерам, он вполне мог проглотить человека. Многие виды груперов весьма многочисленны на склонах флета, где они находят убежище и место для засады. В большинстве случаев они плавают медленно и способны поймать

добычу только из засады (рифовые форели Plectropomus). Груперы имеют покровительственную окраску и лежат неподвижно в ожидании добычи, которая настигается внезапным рывком хищника. Среди груперов есть ночные и дневные хищники. Некоторые виды мелких груперов (Cephalopholis guttatus) питаются также и бентосом. Масссовые их виды: Cephalopholis miniata, C. sexmaculata, C. pachycentron, C. urodelus, C. argus, C. leopardus, Anthias bicolor, A. dispar, Epinephelus merra, E. fuscuguttatus, E. spilotus, E. cruentatus, E. sammana, E. megachir, E. guttatus, E. koheri, Plectropomus macrospilos, P. leopardus, P. areolatus, P. leucogrammicus, Mycteroperca bonaci, M. tigris, M. interstitalis, Liopropoma pallidum, Plectranthias nanus, Diploridon bifacciatum, Anyperodon leucogrammicus (Randall, Ben Tuvia, 1983).

Семейство Scorpaenidae (скорпены, рыбы-скорпионы). Скорпены – засадчики, для которых характерно наличие ядовитых шипов на спинных плавниках. Питаются они преимущественно рыбой, а также зоопланктоном, нападая на добычу из засады. Одним из массовых представителей этого семейства является рыба-лев (Pterois), которую называют еще крылаткой. Эта красочно раскрашенная рыба с длинными перистыми плавниками. При приближении к ней она наносит ядовитыми шипами спинного плавника молниеносный удар, вызывающий тяжелое отравление. Обычно крылатки стоят, неподвижно прижавшись с кораллу. Периодически она делает молниеносные выпады, схватывая добычу. Некоторые их виды имеют нитевидные плавники, которые имитируют щупальца полихет. Шевеля ими, рыбы, находящиеся в засаде, привлекают добычу – любопытных молодых рыб. Другой массовый вид рифовых скорпен – Scorpaenoides parvipinnus с малыми размерами тела (5–7 см) нападают из засады на молодь рыб. Скорпены Scorpaenoides coniorta и S. diabolis устраивают засаду в кораллах и соответственно прекрасно в них маскируются, нападая на мелких дневных рыб-бентофагов. Скорпена S. cacopsis – крупная рыба которая искусно маскируется в неровностях флета и засасывает жертвы молниеносным движением рта. В числе массовых видов скорпен: Scorpaenonides guamensis, S. varipinnus, Scorpaenopsis gibbosa, Pterois volitans, P. sphex, P. radiata, Sebastapistes asperella. Последний вид скорпен – рыба-камень. Покровы тела этой рыбы обрастают перифитоном. Она лежит неповижно на дне, имитируя камень. Молниеносным засасывающим движением пасти рыба-камень заглатывает мелких рыб, пытающихся обгрызать обрастающий ее спину перифитон. На ее спине находятся едва заметные тонкие очень ядовитые шипы, что делает ее очень опасной для человека.

Семейство Synodontidae (рыбы-ящерицы) включают несколько видов прекрасно маскирующихся хищных рыб-засадчиков, которые в большом количестве обитают на флете и на дне лагуны. Их размеры от 7 до 25 см. Они имеют мощные зубы, похожие на собачьи, и охотятся на мелких рыб. Рыбы-ящерицы стоят, затаившись на песке или на обломках кораллов. Некоторые из них зарываются полностью в песок, выставив глаза. В числе массовых видов этого семейства, обитающих на рифах: Synodus indicus, S. variegatus, S. houlti, S. foetens, S. intermedius, Saurida gracilis.

Семейства Bothidae и Soleidae (камбалы) представлены на рифах несколькими видами (Bothus mancus, B. lunulatus, B. pantherinus, B. ocellatus, Aserreggodes kobensis) дневных засадчиков, питающихся мелкой рыбой. Камбалы обитают на дне лагуны. В целях маскировки, находясь в засаде, камбалы меняют окраску, приспосабливаясь под окраску поверхности дна, или зарываются в песок, выставив глаза.

Семейство Muraenidae (мурены) по числу видов одно из наиболее многочисленных среди семейств рыб, населяющих рифы. Только на гавайских рифах обитают 32 вида мурен. Мурены имеют длинное змеевидное тело и мощные зубы. Средние размеры мурен 60–100 см, хотя отдельные их виды достигают длины более 2 м. Мурены охотятся преимущественно ночью. Днем они сидят в своих постоянных убежищах-норах в скальном флете, в крупных кораллах или под крупными камнями, лежащими на скальном грунте (Abrams et al., 1983). Они нападают на рыб из засады или активно ее преследуют. Питаются мурены в основном рыбой, и лишь представители рода Echidna питаются донными беспозвоночными с прочным панцирем – крабами, ежами, раз-

грызая их своими мощными челюстями (Shipp, 1971). В числе массовых их видов: Muraena undulata, M. reticularis, M. pardalis, Echidna zebra, E. polyzona, Lycodontis undulatus, L. buroensis, Gymnothorax favagineus, G. zebra, G. pictus, G. rupelli, G. meleagris, G. eurostris, Rabula marshalliensis, Uropterygius knighti.

Семейство Ophichthydae (змеиные угри) – небольшие (20–60 см) змеевидные рыбы – обитатели песчаного дна лагун. Они жители флета и патч-рифов. Это хищники, нападающие на мелких донных рыб из засады, или бентофаги, которые охотятся на донных раков, роясь в песке. В числе распространенных видов этого семейства: Myrichthys mamlosus, M. elaps, M. acuminatus, Leucoranus semicinctus, Brachisomphis sauropsis, Ophichthys ophis.

10.3. СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ РИФОВЫХ РЫБ

Вопрос о структуре сообществ рыб коралловых рифов и о факторах, ее определяющих, представляет собой одну из важных проблем не только экологии самих рифов, но и общей эколонии в целом. Выше уже отмечались большое таксономическое разнообразие и необычайно высокая плотность популяции ихтиофауны коралловых рифов (Ogden, Ebersole, 1981). За счет увеличения числа видов в высокопродуктивной экосистеме возрастает разнообразие путей использования производимой ею автотрофной продукции, чем обеспечивается наибольшая полнота утилизации ее энергетических ресурсов. В условиях наибольшего видового разнообразия одно и то же количество автотрофной продукции может обеспечить существование наибольшей биомассы (Margalef, 1968, Goldman, Talbot, 1976), что и имеет место в экосистеме рифа, где биомасса одних только рыб может достигать 1,5–2 т на гектар.

Таксономическое разнообразие популяций рифовых рыб в разных географических зонах оценивают, сравнивая число видов, населяющих однородные их биотопы, скажем патч-рифы (α-разнообразие). Его показателем может до известной степени служить общее число видов в популяции (S). Однако более полно оно отражается логарифмом отношения числа особей к величине S (N', Gladfelter et al., 1980) или индексом Шеннона–Винера (Smith, 1978). Результаты сравнения ихтиофауны сходных биотопов разных географических зон выявили значительное их разнообразие даже при больших колебаниях общего числа видов (S). Так, величина N' мало различалась на патч-рифах и на лагунных рифах Карибского бассейна и Тихого океана, несмотря на то что общее число заселяющих их видов рыб различается в 1,5–2 раза (Gladfelter et al., 1980). Она выражалась величинами 0,68 на атолле Эниветок и 0,73 на карибских рифах Сан-Круа. Индекс Шеннона–Винера, равно как и таксономическое разнообразие, выражается близкими величинами на патч-рифах Багамских островов в Атлантике и островов Общества в Тихом океане: 3,4–5,2 и 2,4–5,0 соответственно (Smith, 1978). Эти данные достаточно однозначно свидетельствуют о закономерном характере формирования популяций рифовых рыб, о значительной степени их предсказуемости. Их состав определяется характером видоспецифических адаптаций наличной ихтиофауны рифа, биологическими ресурсами рифа и пространственной структурой биотопов. Опыты ряда авторов показали, что при заселении отдельных патч-рифов, ихтиофауна которых была предварительно уничтожена ротеноном, изменения ее состава оказывались минимальными – она практически полностью восстанавливалась в прежнем виде (Smith, 1977), что указывает на детерминированность структуры сообщества рифовых рыб (теория "порядка": Smith, Tyler, 1972; Gladfelter et al., 1980).

Последняя точка зрения оспаривается некоторыми авторами (Sale, 1978, 1980; Talbot et al., 1978), которые считают, что структура сообществ рифовых рыб носит стохастический характер (теория "хаоса") и может значительно варьировать в сходных биотопах, скажем на разных патч-рифах, что делает ее малопредсказуемой. В соответствии с представлениями сторонников теории "хаоса" в биотопах рифа ввиду высокой смертности от выедания и других причин постоянно освобождается часть пространства

для заселения его оседающей молодью, которая рекрутируется из состава наличных в данное время и случайно подобранных пелагических личинок. Детальный анализ обоих точек зрения с позиции теории оборота состава стай рыб (Bohnsack, 1983) показывает, что вывод о малой предсказуемости, будучи следствием слишком малого временного шага, является в значительной степени артефактом. Более длительные наблюдения за сообществами одного и того же рифа, а также сравнения их состава в сходных по строению и зональности биотопах подтверждают детерминистический характер структуры сообществ рифовых рыб, т.е. теорию "порядка" (Thresher, 1977). Эту теорию подтверждают результаты длительных наблюдений за сообществом рыб, заселивших большой искусственный риф, который был сооружен Рэнделлом в 1960 г. на о-ве Сент-Джон (Виргинские острова). Уже через два месяца на нем сформировалось сообщество рыб, которое в последующие годы подвергалось относительно небольшим изменениям по таксономическому составу и по общей численности особей. Так, в 1962 г. на нем обитало 39 видов из 14 семейств. В 1979 г. на этом же рифе обитало 40 видов из 14 семейств при сохранении общего уровня разнообразия и численности доминирующих семейств. Последние располагались по этому признаку в следующем порядке: Pomadasysiidae, Holocentridae, Serranidae, Acanthuridae, Labridae, Scaridae, Pomacentridae, Chaetodontidae, Apogonidae, Muraenidae, Clinidae, Cirrithidae, Tetraodontidae (Ogden, Ebersole, 1981).

Детерминированный характер структуры сообществ рифов рыб обусловлен высокой степенью их специализации в отношении использования разнообразных ресурсов рифа и наличием у них тонких видоспецифических адаптаций. Этот фактор оказывает определяющее влияние на дальнейшее выживание рекрутированной молоди и обеспечивает однотипность и относительное постоянство сообществ рыб в сходных по типу биотопах в течение длительного времени (Smith, 1978; Anderson et al., 1981). Важнейшими факторами, влияющими на состав сообществ рыб и их численность, являются в этих условиях, во-первых, пространство и морфологическая структура каждого биотопа, которые определяют наличие возможных убежищ (Thresher, 1977; Sale, 1978; Greenfild, Greenfield, 1982), и, во-вторых, кормовые ресурсы биотопа (Williams, Hatcher, 1983). В целом можно признать, что сообщества рыб коралловых рифов формируются в соответствии с теми же принципами относительной детерминированности их таксономической и возрастной структуры, как и сообщества наземных позвоночных (Anderson et al., 1981). Такая детерминированность не исключает элементов стохастичности в формировании сообществ отдельных участков рифа и в их сезонных изменениях. Одна из причин таких изменений состоит в том, что наряду со специализированными видами рыб, подбор которых зависит в значительной степени от характера биотопа, они включают также менее специализированные виды, которые менее требовательны в отношении условий среды. Они обладают широким пищевым спектром и могут перекрывать друг друга в использовании пространства и ресурсов рифа. Их рекрутирование и вносит определенный элемент стохастичности в структуре популяции рифовых рыб, отмеченный автором теории "хаоса" (Sale, 1978). Интенсивное выедание также вносит элемент стохастичности в формирование сообществ рифовых рыб, обусловливая неравномерную и достаточно высокую оборачиваемость видов в отдельных биотопах рифа (Talbot et al., 1978).

Сообщества рыб разнотипных биотопов, расположенных в разных зонах одного и того же рифа, различаются по своему составу значительно больше, чем однотипные биотопы разных рифов (Hiatt, Strasbourg, 1960; Hobson, 1974; Smith, 1978; Williams, Hatcher, 1983). Состав сообществ рыб в отдельных биотопах рифа во многом определяется их строением, глубиной и зональным положением в геоморфологической структуре рифа (Gosline, 1971; Chave, Eckert, 1974; Jones, Chase, 1975; Goldman, Talbot, 1976; Smith, 1977). Большинство рифовых рыб обитает только в пределах определенных структурных элементов рифа (Sale, 1978a). Это положение можно продемонстрировать на следующих примерах. Для 8 разных биотопов рифа Уантри (Б. барьерный риф) общими были только 7% всего числа обнаруженных на них видов

Таблица 10.4

Параметры видового разнообразия, численности (N) и биомассы (B) сообществ рифовых рыб, обитающих в трех разных зонах центральной части Б. барьерного рифа Австралии по данным анализа 10 взрывных проб, содержавших в сумме 28 537 особей рыб
(данные: Williams, Hatcher, 1983, Williams, 1983)

Местоположение биотопа на поперечном разрезе	Видовое разнообразие		Трофическая структура, % от суммарной биомассы		Средний вес одной особи, г	Средняя численность рыб, экз./м^2	Средняя биомасса, г/м^2
	Общее число видов рыб в пробах	Индекс разнообразия Шеннона–Винера	Рыбы-планктофаги	Растительноядные рыбы			
Прибрежный риф	110	1,56	9	46	12,7	7,2	92
Патч-риф в центре лагуны	201	2,38	11	71	27,8	5,6	156
Риф у внешнего склона рифа	163	2,98	29	43	48,4	4,9	237

рыб. В то же время около 50% видов рыб из общего их числа, обнаруженного в каждом из этих биотопов, обитали только на данном биотопе и не встречались в остальных 8 биотопах (Goldman, Talbot, 1976). При анализе состава ихтиофауны в 7 разных биотопах атолла Фаннинг было обнаружено, что в среднем только 26% видов рыб были общими для двух соседних биотопов от их суммарного числа в обеих биотопах (Chave, Eckert, 1974). Для рифа Бимини этот процент был близким к 34% (Clarke, 1977).

Исследования, выполненные на Б. барьерном рифе (Williams, 1983), показали, что состав сообществ рыб, населяющих разные зоны рифа на поперечных разрезах от берега до внешнего склона, достаточно сильно варьирует (табл. 10.4). Эти изменения состава ихтиофауны в разных биотопах одного и того же рифа оказались намного более значимыми, чем его вариации в сходных биотопах разных участков Б. барьерного рифа, расположенных между 11 и 22° ю.ш. Около 60% видов из их общего числа (323 вида) были встречены только на одном из трех рифов, располагавшихся в разных зонах поперечного разреза, и только 7% видов были встречены на всех трех рифах (Williams, 1983). Видовое разнообразие сообществ рыб возрастало по направлению от шельфа к внешнему склону. Часто значительные изменения видового состава и численности рыб можно было наблюдать по периметру кольцевых рифов. Эти изменения были связаны с различиями в составе кораллов, заселяющих разные участки кольцевого рифа, а также с разной интенсивностью прибоя (Done, 1982; Williams, 1982).

Приведенные выше данные показывают, что сообщества рифовых рыб, населяющих разные биотопы, характеризуются высокой степенью дискретности и практически не смешиваются между собой, будучи привязаны к определенным структурным элементам и зонам рифа. Такая оседлость характерна только для популяций рифовых рыб и, как правило, не свойственна популяциям прибрежной зоны внерифовой ихтиофауны. Большинство рифовых рыб и их видовых ассоциаций не меняют своих постоянных мест обитания на рифе (см. ниже). В этих условиях при очень высокой плотности популяций каждый элемент субстрата рифа имеет своего хозяина (Smith, 1978). Поэтому можно полагать, что главным фактором, лимитирующим общее число видов рыб и их численность в отдельных зонах рифа, является в первую очередь пространство, которое в данном случае важнее, чем кормовые ресурсы или выедание. От размеров пространства и от структуры донных биотопов рифа зависят наличие убежищ и гнезд, условия охоты и размножения.

Выше было показано, что рыбы, обитающие на рифе, не образуют единого сообщества, а разделяются на несколько ассоциаций, экологически обособленных в пределах

отдельных биотопов и зон рифа, где они занимают доминирующее положение (см. рис. 10.1). Эти ассоциации так или иначе связаны между собой и взаимодействуют друг с другом в отношении использования ресурсов рифа (Vivien, 1973). При этом часть рыб с ярко выраженным территориальным поведением постоянно живет в зоне флета или на внутренних патч-рифах. В их числе многие мелкие донные рыбы, такие, как Pomacentridae, Gobiidae. Другая часть популяции таких рыб – это молодь более крупных хищников рифа, таких, как груперы или губаны, взрослые особи которых живут преимущественно в зоне внешнего склона. Эти молодые рыбы прячутся в убежищах флета и патч-рифов от выедания. Они временно входят в состав популяций зоны флета и патч-рифов и ими эксплуатируются. Отмечено, что видовое разнообразие рыб отдельных биотопов рифа зависит от сложности структуры их твердого субстрата (Hobson, 1974; Hatcher, 1981). Например, в зонах рифа, занятых живыми ветвистыми кораллами, общее число видов рыб обычно бывает значительно выше, чем в зонах рифа, обедненных кораллами (Harmelin – Vivien, 1977; Carpenter et al., 1981).

Ввиду относительного постоянства ресурсов пространства и пищи локальные ассоциации рифовых рыб и даже отдельные их стаи имеют относительно стабильный состав. Таковы, например, стаи рыб-попугаев или рыб-хирургов. При этом резиденты, которые занимают постоянное место обитания, имеют преимущество перед вселенцами активно их атакуют и прогоняют. Если резидент погибает, его место занимает другая рыба, но не всегда того же вида (Sale, 1974). Самые строгие резиденты рифа, живущие только в определенном виде субстрата, обеспечивают стабильность состава ихтиофауны сходных биотопов. В их числе представители семейств: Pomacentridae, Eleotridae, Gobiidae, Muraenidae, Scorpaenidae. Это так называемые стержневые виды сообщества ("core species"). Менее строгие резиденты рифа, такие, как губаны, груперы, рыбы-флейты, рыбы-попугаи, рыбы-хирурги, могут использовать в качестве убежищ разные виды субстрата. Они создают разнообразие состава ихтиофауны однотипных биотопов разных рифов. Существенно, что в регионах с меньшей общей численностью видов на рифе количество таких "общих" для разных биотопов видов возрастает. В результате в регионах с меньшей общей численностью видов рыб на всем рифе общая численность особей в популяциях на сходных по типу биотопах может быть в них соизмеримой, хотя, казалось бы, при более высоком разнообразии следовало ожидать и более высокой численности за счет более полного использования ресурсов рифа. Такие данные были получены, например, при анализе тотальных проб рыб, собранных после глушения, на тихоокеанском рифе Уантри и на восточноафриканском рифе Тутиа, где общее число видов рыб на рифе было в 2,5 раза меньше, чем на первом (Goldman, Talbot, 1976). Эти данные говорят в пользу того, что в ходе эволюции ихтиофауны рифов появилось "избыточное" количество однотипных по своей трофической характеристике видов рыб, которые могут взаимно заменять друг друга в разных биотопах. Не случайно поэтому в пределах одного рифа общее число видов варьирует в разных его зонах в большей степени, чем абсолютная численность популяций. Так, на барьерном рифе Кокос (о-в Гуам) общая численность рыб варьировала в пределах 11–17 экз./10 м^2 при измерении общего числа видов в 5 раз (Jones, Chase, 1975).

Наибольшее видовое разнообразие по показателю общего числа видов отмечено в сообществах, обитающих у внешних склонов рифа и на флете, т.е. в зонах с наиболее интенсивным водообменом. Высокое видовое разнообразие рыб в этих зонах связано, по-видимому, главным образом с тем, что здесь обитает много видов мелких рыб из сем. Pomacentridae и Gobiidae, питающихся зоопланктоном, который приносится с проходящими над рифом водами океана (Hobson, Chess, 1978; Harmelin-Vivien, Bouchon-Navaro, 1981). Здесь же концентрируются хищные виды, которые охотятся за этими мелкими планктофагами, а также растительноядные рыбы, которые в период высокой воды уходят с внешней стороны рифа кормиться на флет.

10.4. ЧИСЛЕННОСТЬ, БИОМАССА, ПРОДУКЦИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РИФОВЫХ РЫБ

Выше уже отмечалось, что высокое видовое разнообразие ихтиофауны коралловых рифов обеспечивает необычайно высокую плотность их сообществ благодаря достигаемой таким путем полноте использования рыбами разнообразных энергетических ресурсов рифа. Действительно, пока еще немногочисленные данные об ихтиомассе рифовых рыб, суммированные в табл. 10,5, показывают, что она составляет в среднем от 3 до 20 ц на 1 га или от 30 до 230 г/м^2 (Stevenson, Marshall, 1974). Эти величины являются рекордными для морских биотопов. Они более чем на порядок выше, чем в прибрежных биотопах высокопродуктивных районов умеренных вод (табл. 10.5). Наибольшие значения суммарной биомассы рыб были отмечены во взрывных и ротеноновых пробах наветренных рифов Б. барьерного рифа: 1,95–2,37 т/га.

Численность рыб на рифах также необычайно велика и может достигать 70–140 экз./м^3 и 300–600 экз./м^2 (табл. 10.6). В среднем она составляет от 2 до 40 экз./м^2. Средний вес одной особи может варьировать на разных рифах от 2 до 25 г. Любопытно, что на искусственных рифах спустя 1–2 года после их заселения биомасса рыб бывала в несколько раз выше, чем на прилегающих к ним естественных рифах (см. табл. 10.5).

Данные о продукции рифовых рыб очень скудны. Согласно расчетам (Bardach, 1959), продукция рыб на рифах у Бермудских островов близка к $2{,}2 \cdot 10^5$ ккал, или 220 кг/га сырого веса в год. Учитывая, что ихтиомасса упомянутых рифов оценивалась этим автором в 500 кг/га, годовая величина коэффициента P/B должна составить 0,44, или около 0,01 в сутки. Эту величину следует считать явно заниженной. При ее расчетах этот автор, по-видимому, не учел продукции личинок и молоди рыб в зоне рифа, которая по своим размерам может значительно превосходить продукцию взрослых рыб. Большая часть продукции личинок и молоди выедается хищными рыбами. Скорость роста крупных промысловых рыб рифа Plectrorhynchus pictus по результатам ее измерения в популяциях рыб, заселивших искусственные рифы, оказалась достаточно высокой: прирост – 3,25 см и прибавка веса 43,47 г за месяц при среднем росте и весе этих рыб 10–25 см и весе 100–300 г соответственно. Аналогичные данные для рыб-хирургов

Таблица 10.5

Биомасса рыб на коралловых рифах разных регионов

Регион	Биотоп рифа, тип рифа	Биомасса рыб кг/га	Литературный источник
Виргинские острова	Береговые рифы	1590	Randal, 1963
Там же	Искусственные рифы	17400	Там же
Бермудские острова	Патч-рифы	500	Bardach, 1959
Красное море	Окаймляющий риф	350	Goldman et al., 1976
Гавайские острова	Патч-рифы в заливе Канеохе	1850	Brock, 1954
Атолл Эниветок	Патч-рифы в лагуне	425	Odum a Odum, 1955
Маршалловы острова			
Риф Уантри, Б. барьерный риф	Склон наветренного рифа	500	Goldman a Talbot, 1976
	Риф-флет	330	Там же
	Зона фор-рифа	1950	"
	Склон подветренного рифа	1400	"
Центральная часть Б. барьерного рифа	Склон наветренного рифа	2370	Williams a Hatcher, 1983
	Центр лагуны	1560	Там же
	У берега	920	"
Рифы Южной Калифорнии	Риф-флет	350	Bakus, 1969
О-в Маврикий	Риф-флет	210	Cushing, 1971
	Неритическая зона	25	Carpenter, 1977

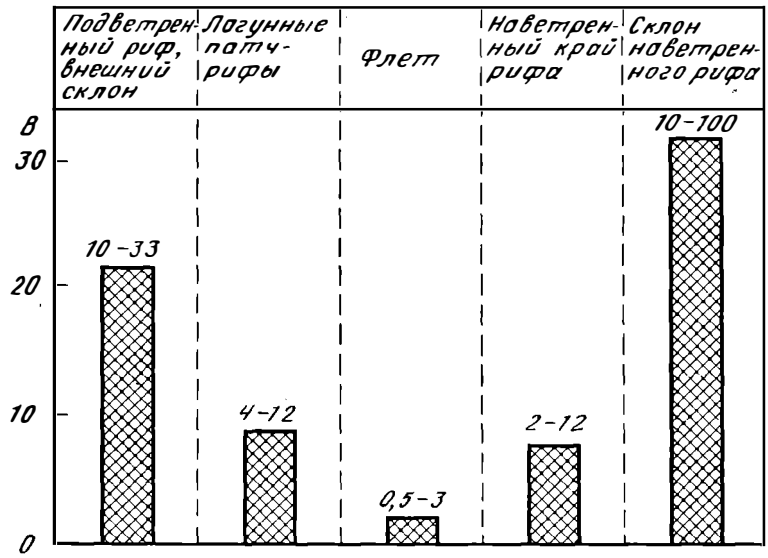


Рис. 10.2. Распределение биомассы рыб *B* (в кг на 1 пробу, полученную взрывом) в основных биотопах кольцевого рифа Уантри, Б. барьерный риф Австралии (Goldman, Talbot, 1976)

Высота столбика соответствует усредненному весу нескольких (4–7) проб; цифры над столбиками – пределы колебаний веса рыб в отдельных пробах

весом 50–100 г и размером 5–15 см составили 2,4 см и 21,3 г (Alcala et al., 1981). Отсюда годовой коэффициент *P/B* у этих рыб должен составлять около 3, что в несколько раз выше величины, приведенной выше. Реальную величину годового коэффициента *P/B* для популяций рифовых рыб следует, по-видимому, оценивать в 1,5–2.

Распределение биомассы рыб в разных зонах рифа было подробно изучено на рифе Уантри (рис. 10.2). По усредненным данным, максимальные величины биомассы (как и максимальное общее число видов: Goldman, Talbot, 1976) наблюдаются в биотопах внешнего склона рифа. Аналогичные данные приводятся для центральной части Б. барьерного рифа (см. табл. 10.4). В числе причин, обусловливающих более высокую плот-

Таблица 10.6

Плотность популяций рыб на патч-рифах в разных географических зонах (по: Sale, 1980)

Район	Местоположение и показатель роста	Плотность популяций рыб	
		экз./м^3	экз./м^2
Багамские острова	У подводного дома "Гидролаб"	5	8
	У подводного дома "Бимини-1"	27	53
	У подводного дома "Бимини-2"	8	119
Виргинские острова	У подводного дома "Тектит А" (1970 г.)	16	23
	Там же (1973 г.)	16	23
Калифорнийский	Среднее для естественных рифов	2	8
	Среднее для 9 искусственных рифов	69	600
Риф Уантри, Б. барьерный риф	Среднее для 9 естественных рифов	72	434
	Среднее для 8 искусственных рифов	40	238
Красное море	Риф "А"	36	50
	Риф "В"	145	302

ность сообществ рифовых рыб у внешнего склона рифа, могут быть обилие в этой зоне мелких рыб-планктофагов, которые питаются зоопланктоном внешних вод, а также питающихся ими хищних рыб. К тому же зона внешнего склона — это место интенсивного роста кораллов и известковых водорослей, которыми питаются многие рыбы. Здесь же часто скапливаются крупные хищные рыбы, которые приходят из открытого океана кормиться и очищаться от паразитов. "Станции" рыб-чистильщиков (см. ниже) чаще всего расположены в приглубых местах внешнего склона рифа.

10.5. ПИТАНИЕ РИФОВЫХ РЫБ

Высокая степень специализации в отношении использования ресурсов рифа является основным фактором, который делает возможным существование столь плотных и разнообразных в таксономическом отношении популяций рифовых рыб (Paine, 1966; Smith, Tyler, 1972). Эта специализация прослеживается как в отношении использования ресурсов пищи и территории (Greenfield, Greenfield, 1982; Tyler, 1971; Luckhurst, Luckhurst, 1978), так и в более сложных адаптациях, таких, как комменсализм, симбиоз и мимикрия (Feder, 1966; Sale, 1980; Russell et al., 1976). Исследования состава пищи рифовых рыб, способов добычи пищи и связанных с ними морфологических и поведенческих адаптаций выполнили многие авторы (Hiatt, Strasbourg, 1960; Randall, 1967; Colette et al., 1972; Vivien, 1973; Davies, Birdsong, 1973; Hobson, 1974; Goldman, Talbot, 1976; Harmelin-Vivien, Boushon-Navaro, 1981; Williams, Hatcher, 1983). Эти исследования позволили выделить обособленные трофические группировки, описать трофическую структуру сообществ рифовых рыб. В табл. 10.7, 10.8 представлены в обобщенном виде сведения о соотношении трофических группировок рыб по численности видов, по абсолютной численности и общей биомассе.

Анализ данных о питании рифовых рыб и соотношении трофических группировок дал возможность выявить некоторые принципиальные отличия ихтиофауны рифа от ихтиофауны прибрежных биотопов умеренных вод. Они состоят главным образом в том, что в сообществах рифовых рыб большой процент составляют растительноядные их виды (см. табл. 10.7). Как по числу видов, так и по численности и биомассе (см. табл. 10.8) растительноядные рыбы находятся в числе наиболее массовых трофических группировок (гильдий) рыб. В прибрежных биотопах умеренных вод, где общая ихтиомасса рыб и общее число их видов в среднем в 5—10 раз ниже, чем на рифе, истинно растительноядные рыбы как таковые практически отсутствуют. Доля растений в рационе рыб умеренных вод измеряется считанными процентами (Bakus, 1967), тогда как в зоне коралловых рифов она может измеряться десятками процентов (табл. 10.9). Вполне очевидно, что столь значительное участие растительноядных рыб в использовании автотрофной продукции укорачивает пищевую цепь. При этом существенно (примерно вдвое) возрастает эффективность использования основных энергетических ресурсов экосистемы рифа.

Другая характерная особенность трофической структуры сообществ рифовых рыб, отличающая ее от сообществ рыб прибрежных биотопов умеренных вод, состоит в обилии в их составе рыб-планктофагов, питающихся зоопланктоном. Это преимущественно мелкие донные рыбы, живущие в убежищах рифа, а также пелагические личинки рыб и мелкие пелагические планктофаги. Их доля в общем числе видов и в общей биомассе рыб чаще всего соизмерима и даже иногда превышает долю рыб-бентофагов (см. табл. 10.8). Так, во взрывных пробах рыб, собранных в центральной части Б. барьерного рифа, более половины особей по весу и около 85% по численности составляли мелкие рыбы-планктофаги со средним весом 2, 3 г. Рыбы-планктофаги, выедая зоопланктон из проходящих над рифом океанских вод, обеспечивают поставку внешней энергии и биогенов в экосистему рифа. Эта дополнительная энергия поддерживает существование многих других видов рифовых рыб. Как видно из табл. 10.8, число видов рыб-планктофагов достигало четверти всех видов рыб на рифах Б. барьерно-

Таблица 10.7

Процентное соотношение числа видов отдельных трофических группировок в составе сообществ рифовых рыб в разных географических зонах
(данные: Bakus, 1969; Vivien, 1973; Williams, Hatcher, 1983)

Регион	Общее число видов	Процент от общего числа видов		
		Растительноядные (травы, макрофиты, детрит)	Всеядные (растения, детрит, зообентос, зоопланктон)	Хищные (зоопланктон, зообентос, рыба)
Риф Уантри, Б. барьерный риф	449	30	10	60
Б. барьерный риф, центр	323	15	20	65
Гавайский риф, у о-ва Оаху	107	12	8	80
Рифы Южной Калифорнии	45	7	44	49
Красное море	56	23	23	54
Большой риф Тулеара				
зона опор	210	8	18	74
риф-флет	227	9	20	71
зона натч-рифов	193	2	26	72
прибрежная лагуна	63	2	26	68
Пуэрто-Рико	100	11	15	74

Таблица 10.8

Трофическая структура сообщества рифовых рыб центральной части Б. барьерного рифа Австралии по результатам обработки 10 взрывных проб
(данные: Williams, Hatcher, 1983)

Трофическая группировка	Источник питания, способ питания	Число видов	Вес, % от суммарного веса проб	Число особей, % от суммы в пробах	Вес одной особи, г
Растительноядные рыбы	Всасывающие детрит перифитон	3	4,4	–	–
	Скребущие перифитон	13	5,0	–	–
	Грызущие талломы макрофитов и корки кораллин	32	7.0	–	–
	Всего растительноядных рыб	48	16.4	6,6	8,7
Рыбы планктофаги	Зоопланктон, взвешенный детрит	59	17,9	–	–
	Фитопланктон	1	2,7	–	–
	Слизистый макропланктон	4	36,6	–	–
	Всего рыб планктофагов	64	57,2	85,3	2,3
Рыбы-бентофаги	Донные беспозвоночные	156	16,2	–	–
	Кораллы	15	3	–	–
	Смешанная пища (всеядные)	14	1,5	–	–
	Всего рыб-бентофагов	185	20,7	7,0	10,3
Хищники, питающиеся рыбой	Облигатные	11	2,2	–	–
	Факультативные	15	3,5	–	–
	Всего рыбоядных хищников	26	5,7	1,1	19,1

го рифа. На атолле Эниветок на их долю приходилось 15% всех видов и 32% общей численности рыб.

С учетом же личинок и молоди доля рыб-планктофагов может быть значительно выше.

Внутри семейств и даже родов типично рифовых рыб с большим числом видов имеется тонкая специализация в отношении способов питания и вида потребляемой пищи (Bakus, 1957). Эта специализация закреплена в виде морфологических и поведен-

Таблица 10.9

Состав пищи, потребляемой в разное время суток сообществом рыб Большого рифа Тулеара (Мадагаскар) по усредненным результатам анализа представителей 142 наиболее массовых их видов

Вид потребляемой пищи	Время суток	
	днем, % от W	ночью, % от W
Водоросли	25,6	0,2
Морские травы	1,4	0,9
Губки	3,5	0,9
Кишечнополостные (полипы, кораллы, гидроиды)	5,7	0,2
Полихеты	4,4	12,5
Моллюски	6,2	1,9
Ракообразные (зоопланктон и демерсальные раки)	26,8	62,2
Иглокожие	4,6	0,1
Асцидии	2,8	0,1
Рыбы	17,7	20,6
Прочие	1,3	0,7
Общий вес проанализированной пищи (W)	1151 г	–

ческих адаптаций. В числе семейств, отличающихся наиболее разнообразной специализацией в отношении использования ресурсов рифа: Pomacentridae, Chaetodontidae Gobiidae. Так, в составе помацентрид есть растительноядные виды, питающиеся макрофитами и перифитоном. Есть среди них планктофаги, бентофаги, всеядные виды, рыбы-чистильщики. Каждая из этих трофических группировок помацентрид имеет соответствующую морфологию ротового и двигательного аппарата, раскраску тела и соответствующих тип поведения (Emery, 1973). В составе рыб-бабочек из рода Chaetodon часть видов питается полипами только склерактиниевых кораллов. Другие виды этого рода предпочитают полипы альционарий. В составе этого рода есть также бентофаги и всеядные виды, одни из которых питаются преимущественно бентосом, а другие используют растительную пищу – макрофиты и перифитон. При этом трофической их специализации соответствует свой тип строения ротового аппарата (Harmelin-Vivien, 1981; Reese, 1981).

Примером высокой специализации близких видов рифовых рыб являются: Acanthemblemaria spinosa, A. greenfeldi. Обе рыбки очень похожи внешне и живут в норках. Оказалось, что оба вида различаются по спектру питания (Greenfield, Greenfield, 1982). Специализация в потреблении различных макрофитов, растущих в пределах одного биотопа, двумя близкими видами растительноядных сиганид – Aplysia juliana и A. dactylomela помогает их совместному выживанию на одной и той же территории (Carefoot, 1970).

Одну из главных трофических гильдий в сообществах рифовых рыб формируют растительноядные их виды (см. табл. 10.7). Нередки случаи, когда они по биомассе даже занимают доминирующее значение. В среднем же их биомасса близка к 15–25% от общей ихтиомассы и число их видов составляет 5–20% от общего числа видов в сообществах (см. табл. 8). Растительная пища (перифитон, макрофиты) составляет также значительную долю рациона многочисленной на рифах группы всеядных рыб из сем. Acanthuridae, Pomacentridae. В числе причин, обусловливающих столь обильное развитие рыб-фитофагов среди типичных рифовых рыб, можно назвать, во-первых, преобладание на рифах таких видов растительной пищи, которые могут легко перевариваться рыбами: фитобентос, перифитон, кораллин, всевозможные макрофиты с мелкими талломами (Bakus, 1969). Другая причина, возможно, состоит в том, что, обитая в теплых водах, рыбы имеют высокую температуру тела (25–30° С), что ускоряет работу пищеварительных ферментов, перерабатывающих растительную массу. Эволюционно

растительноядные рыбы рифа являются одной из поздних ветвей развития костистых рыб рифа. Они произошли от хищных рыб-потомков древних рыб-акантоптеригий в позднем эоцене (Hobson, 1974). Для них характерен маленький рот с мощными челюстями и массивными зубами, которые, часто срастаясь, образуют пластины типа клюва (сем. Scaridae). В числе других их адаптаций можно отметить высокую эластичность желудка, вмещающего большой объем растительной массы, длинный кишечник, наличие глоточных зубов для измельчения грубой растительной пищи и корок известковых водорослей. Среди пищеварительных ферментов у большинства растительноядных рыб (исключая кефалей) отсутствует фермент целлюлаза, разрушающий стенку клеток растений. Возможно, этот процесс происходит у них с помощью ферментов населяющей их кишечник микрофлоры.

По способам питания растительноядных рифовых рыб делят обычно на ощипывающих ("browsers"), грызущих ("grazers") и сосущих ("suckers") Первые питаются, обкусывая талломы макрофитов и листья морских трав. Вторые соскребают своими мощными зубами или клювовидными челюстями перифитонные обрастания и корки кораллин. Третьи отсасывают и собирают детритные наилки с поверхности твердых и мягких грунтов, а также собирают верхний слой микрофитобентоса с поверхности донных осадков. Рыбы первой группы имеют тонкостенный желудок, а рыбы второй группы – мощный толстостенный желудок, напоминающий мускульный желудок птиц. Большая длина кишечника и продолжительное время переваривания растительной пищи (до нескольких часов) обеспечивают сравнительно высокую ее усвояемость: от 30 до 60%. Низкая усвояемость некоторых видов растительной пищи компенсируется у растительноядных рыб высокой интенсивностью питания (Ogden, Lobel, 1978).

Таксономический состав растительноядных рыб достаточно широк. В эту трофическую группировку входят целиком 4 семейства рифовых рыб: Acanthuridae, Scaridae, Kyphosidae, Siganidae. Наиболее многочисленны на рифах представители первых двух семейств, которые дают значительную долю общей биомассы рифовых рыб. В состав растительноядных рыб входят также многие виды семейств Pomacentridae, Gobiidae, Chaetodontidae, Blennidae, Balistidae, а также ласкири Diplodus caudomacula. Кефали и рыбы-хирурги Ctenochaetus striatus питаются донными микроводорослями и детритными осадками, значительную долю которых составляют бентосные диатомеи и синезеленые водоросли. Наконец, некоторые полурылы питаются фитопланктоном, собирая его из поверхностной пленки (Hemiramphus dussumeri, H. brasiliensis). В числе всеядных рыб, в рационе которых значительную долю составляет растительная пища, можно упомянуть также рыб-ангелов Pomacanthus arquatus, P. paru, кузовков Canthigaster rostrata и спинорогов Monacanthus ciliatus (Randall, 1967).

Растительноядные рыбы проявляют строгую избирательность в отношении потребления разных видов растительной пищи (Hobson, 1974; Ogden, Lobel, 1978; Lobel, Ogden, 1981). Последние авторы в опытах с рыбами-попугаями Sparisoma radians установили, что по степени предпочтения поедаемые ими растения располагаются в таком порядке: 1) трава Thalassia, обросшая перифитоном, 2) трава Halodule, 3) Thalassia без перифитона, 4) трава Syringodium 5) водоросль Dictyota, 6) водоросль Enteromorpha, 7) водоросль Caulerpa, 8) Halimeda, 9) водоросль Penicillus. При этом порядок предпочтения определяется прежде всего питательностью данного растения и его токсичностью для данного вида рыб. В числе водных растений, предпочтительно выедаемых рыбами, морская трава Thalassia, водоросли Enteromorpha, Ulva, Codium (Randall, 1961; Earle, 1972; Lobel, Ogden, 1981).

Результатом пресса выедания водных растений в эволюционном плане была выработка растениями защитных приспособлений. В их числе – способность к росту в прибойной зоне рифа, где выедание растений рыбами затруднено (кораллины, нитчатки, морские травы). Многие известковые водоросли, армируя талломы известью, затрудняют тем самым выедание их рыбами (Turbinaria, Penicillus, Halimeda). Некоторые водоросли обеспечивают себе защиту от выедания рыбами, вырабатывая токсины или вещества, мешающие пищеварению (например, таннины). Так, из 48 видов водо-

рослей, населяющих шельф островов на юге Японии, 38 имеют токсины, которые убивают мышей и вызывают гемолиз (Hashimoto, Fusetani, 1972). В саргассах накапливается таннин, в водоросли Asparagopsis – кетоны, в каулерпе – токсин каулерпин, в лауренсии – хлориды, в водоросли Dictyopteris – токсин диктиоперин. Известна, также токсичность многих синезеленых водорослей.

Растительноядные рыбы оказывают большое влияние на таксономическую структуру, расселение и продуктивность донной альгофлоры, что в конечном итоге влияет и на расселение кораллов и донной фауны (Randall, 1961; Bakus, 1967; Ogden, Lobel, 1978; Montgomery et al., 1980; Hatcher, Rimmer, 1985). Согласно наблюдениям Бакуса (1967), вся скальная поверхность флета атолла Эниветок носит на себе следы рыб-попугаев, которые соскребают с его поверхности перифитонные обрастания, корки кораллин и сгрызают талломы макрофитов. Там, где выедание водорослей затруднено, как правило, наблюдается пышный рост макрофитов и кораллин. Регулирующее воздействие растительноядных рыб на развитие макрофитов и морских трав было установлено экспериментально путем установки на дно сеток, ограждающих участки дна рифа от посещения его рыбами (Earle, 1972; Wanders, 1977; Nelson, Tsutui, 1981). Уже через несколько недель можно было заметить значительные отличия в росте донной альгофлоры. На защищенных участках он был намного интенсивнее, чем на открытых (Vine, 1974). Любопытно, что внутри клеток угнетался рост кораллов и кораллин, поскольку при исключении выедания водорослей рыбами их поверхность быстро покрывалась растительностью, прежде всего нитчатками (Wanders, 1977; Vine, 1974). Согласно наблюдениям многих авторов, выедание водной растительности рыбами является одним из главных условий успешного поселения и роста кораллов и в конечном итоге – одним из главных условий стабильности структуры и роста современных коралловых рифов (Birkeland, 1977; Potts, 1977; Brock, 1979; Reese, 1981).

Пресс выедания донной растительности рифа рыбами заметно снижается на участках рифа, являющихся территорией некоторых рыб-помацентрид, которую они охраняют от других рыб, а также от крупных растительноядных беспозвоночных (Vine, 1974; Potts, 1977; Kaufman, 1977). В их числе помацентриды: Eupomacentrus platifrons, E. lividus, E. nigrificans. Эти небольшие рыбы отважно прогоняют со своей территории не только конкурирующих растительноядных рыб, включая крупных рыб-попугаев, но и удаляют ежей-фитофагов (Diadema). Рыбка обкусывает длинные иглы ежа, потом берет его ртом за игла и оттаскивает за пределы своей территории. В зонах, охраняемых помацентридами, наблюдается более плотный покров макрофитов, чем вне этих зон (Williams, 1980). Установка клеток на их территориях практически не влияет на рост альгофлоры (Montgomery et al., 1980). После удаления помацентрид с их территории плотность водорослей на ней заметно убывает уже спустя несколько дней. В пределах охраняемых ими территорий обильный рост водорослей препятствует поселению кораллов и кораллин (Lobel, 1980).

Важная функция растительноядных рыб, и прежде всего рыб-попугаев и рыб-хирургов, состоит также в продукции рыхлого известкового материала и в биоэрозии рифа (см. 3.4, 3.5).

Для сообществ рифовых рыб характерно обилие рыб планктофагов. Судя по числу семейств (более 20) и видов в сообществах (от 5 до 20% от общего числа видов рыб), по общей численности особей (до 85%), по доле в общей биомассе (20–50%, табл. 10.8), а также по доле зоопланктона в суммарном суточном рационе сообщества рифовых рыб (до 43%, рис. 10.3), рыбы-планктофаги представляют собой одну из главных трофических групп в составе ихтиофауны рифа (Randall, 1967; Harmelin-Vivien, 1981; Williams, Hatcher, 1983). Зоопланктон является дополнительным источником питания многих рыб-бентофагов и всеядных рыб (Randall, 1967; Goldman, Talbot, 1976). К тому же почти все рифовые рыбы имеют пелагических личинок, которые питаются зоопланктоном. Рыбы-планктофаги, которые нагуливаются днем, в зоне интенсивного течения используют в качестве пищи преимущественно голопланктонных копепод, личиночной планктон (меропланктон), икринки рыб. Некоторые виды днев-

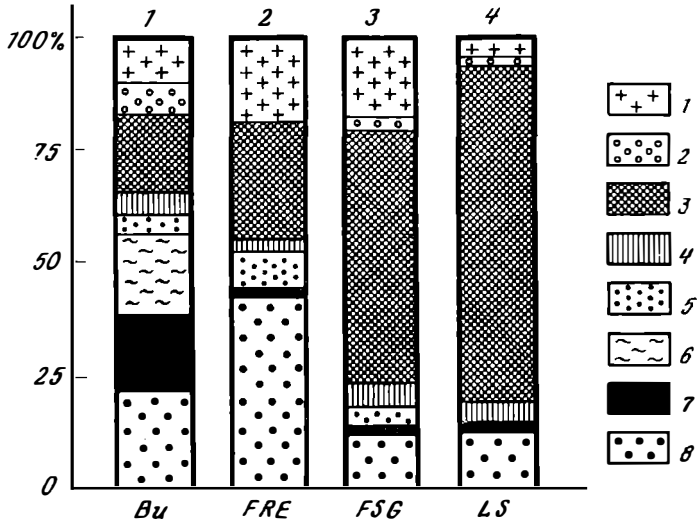


Рис. 10.3. Состав пищи ихтиофауны (в % от общего ее веса) в разных зонах Большого рифа Тулеара (Harmelin-Vivien, 1981)

Пища: *1* — рыба, *2* — иглокожие, *3* — растительная пища, *4* — моллюски, *5* — полихеты, *6* — кораллы и некоторые другие Anthozoa, *7* — губки, *8* — ракообразные, преимущественно — планктонные; зоны рифа: *Bu* — зона опор на внешнем склоне, *FRE* — флет у внешнего края рифа, *FSG* — флет у подветренного края рифа с зарослями морской травы, *LS* — лагуна с песчаным дном, заросли морской травы

ных планктофагов питаются преимущественно сагиттами и слизистым макропланктоном: гребневиками, медузами, сифонофорами, сальпами, которые заносятся течением или живут в водах лагуны. В их числе луцианы (роды Caesio, Pterocaesio, Ociurus) спинороги, помацентриды (Pomacentrus fuscus). Некоторые сарганы и каранксы (роды Decapterus, Selar) питаются фитопланктоном и гипонейстонным зоопланктоном.

В составе рыб-планктофагов можно выделить две основные группы, различающиеся по своему происхождению: первичных и вторичных рыб-планктофагов.

Группа первичных планктофагов. В ее состав входят представители семейств типичных пелагических рыб океана, которые приспособились к жизни в зоне коралловых рифов. К ним можно отнести группу сельдевых и сельдеобразных рыб из семейства Clupeidae и Dussumieridae.

Их приспособление к жизни в зоне коралловых рифов выражается главным образом в уменьшении размеров их тела. Это очень мелкие рыбы, которые, как правило, питаются ночью, а днем, собираясь в стаи, "отдыхают" вблизи рифа или в лагуне.

Группа вторичных планктофагов включает представителей многих семейств типично рифовых рыб, большая часть которых относится к хищным окуневым рыбам или произошла от них (Randall, 1967; Davis, Birdsong, 1973; Hobson, Chess, 1978; Williams, Hatcher, 1983). Вторичные планктофаги имеются практически в составе всех главных семейств донных хищных рыб-бентофагов: **Labridae** (Clepticus parrai, Microlabrichthys pascalus), **Lutjanidae** (роды Emmelichthyops, Caesio, Pterocaesio, Inermia), **Serranidae** (Schulzea beta, Serranus tortugarum, Paranthias furcifer), **Pempheridae** (Pempheris schomburgkii, Ociurus crisurus), **Pomadasyidae** (род Haemulon, Equetus acuminatus), **Pomacentridae** (род Chromis, Pomacentrus coeletus, Amblygliphidodon curaçao, Dascyclus reticulatus), **Gobiidae** (роды Ioglossus, Ptereleotris, Cottogobius), **Chaetodontidae** (Chaetodon sedentaris), **Apogonidae** (Apogon gracilis, A.novaeguineae, A. savayensis, A.binotatus), **Holocentridae** (Myripristis pralinus, M.jacobius, M.violaceus), **Cyrrithidae** (Amblycirrithes pinos), **Congridae** (Nystacichthys halia, Gorgasia sillneri, Taenioconger halis). От окуневых рыб произошло и семейство Aterinidae, представители которого являются массовыми видами рыб-планктофагов рифа (рода Aterina, Allanetta, Pranesus).

Рыбы-планктофаги этой группы в процессе эволюции перешли от хищного питания рыбой или бентосом к питанию мелкими жертвами — зоопланктоном. Такая смена типа питания вызвала характерные адаптивные перестройки их морфологии и поведения. Морфологические изменения ярче всего выразились в особенностях строения у разных семейств, представителями которых стали планктофаги. Челюсти у рыб-планктофагов по сравнению с их ближайшими родственниками — хищниками вытянулись, рот удлинился и стал трубковидным. При раскрытии такого рта кормовой объект засасывается, как пипеткой. Зубы у рыб-планктофагов на челюстях и на глотке стали мелкими, жаберные тычинки более плотными, все кости черепа стали тоньше, увеличился относительный размер глаз, тело стало более веретенообразным, уменьшились общие размеры тела. У некоторых вторичных планктофагов произошедшая перестройка их морфологии оказалась настолько сильной, что, если бы не некоторые характерные признаки, их вполне можно было бы принять за представителей других семейств. Таковы, например, серранида Schulzea beta или луцианы из родов Emmelichthylops и Inermia. Описанные адаптивные перестройки были связаны не только с переходом донных окуневых рыб на более мелкие кормовые объекты, взвешенные в толще воды, но и со связанным с этим их переходом к стайному образу жизни, поскольку в стаях снижается пресс выедания пелагических животных хищниками (Davis, Birdsong, 1973). Именно со стайным образом жизни дневных рыб-планктофагов, подверженных атакам хищников, связана их окраска, резко отличная от окраски других видов тех же семейств. В ней преобладают у этих рыб светлые тона с горизонтальными темными полосами, которые нарушают ориентировку хищника при нахождении их в стае. Встречаются также голубоватые и синие тона, маскирующие рыб (род Chromis).

Разные виды рыб-планктофагов выработали разные типы поведения. Часть видов — дневные стайные рыбы, нагуливающиеся днем в толще воды у внешнего края рифа в зоне интенсивных приливно-отливных течений, с которыми приносится зоопланктон (Hobson, Chess, 1978). Многие из этих видов (особенно представители рода Chromis и Dascyllus) днем образуют стайки вблизи края рифа или у крупных ветвистых кораллов на внешнем склоне или в проточных каналах на флете. В случае опасности вся стайка немедленно скрывается в расщелинах рифа или в ветвях коралла. Ночью такие стайки обычно рассыпаются и рыбки укрываются в индивидуальных убежищах. У таких рыб окраска тела имеет черты, типичные для пелагических планктофагов. При этом в их стаях, которые часто состоят из видов, относящихся к разным семействам, последние имеют сходную покровительственную или дезоориентирующую окраску поверхности тела (Davis, Birdsong, 1973).

Задача рыб-планктофагов, охотящихся в толще воды в дневное время, состоит в оптимальном питании при минимальной вероятности попасть в пасть хищнику. Разные виды планктофагов решают эту задачу по-разному, что отражается в чертах их морфологии и поведения. Быстро плавающие рыбки с веретенообразным телом, так же как атерины или ронки (Haemulon stiarum), питаются в толще воды, собираясь в большие стаи, что значительно снижает успех хищника в атаке. При нападении эти рыбы отрываются от преследователя, делая мгновенный рывок, который повторяет вся стая. Их реакция столь быстра, что при съемке со вспышкой при выдержке 1/30 с все рыбки в стайке успевают за это время сделать рывок как реакцию на вспышку света и выходят на снимке размазанными.

Относительно медленно плавающие ярко раскрашенные рыбки Chromis и Dascyllus охотятся за зоопланктоном, плавая небольшими стаями, растянутыми по вертикали у края рифа или вблизи больших ветвистых кораллов в зонах интенсивных течений. В случае опасности при приближении хищника стайка скрывается в близлежащем убежище. На поведение стайных рыб-планктофагов значительное влияние оказывает скорость течения и освещенность (Stevenson, 1972). При малой скорости течения рыбы в стае теряют ориентацию вплоть до того, что стая рассыпается. Как только возникает течение, рыбы снова собираются в стаю, особи ориентируются против течения и начинают кормиться.

Некоторые виды дневных рыб-планктофагов пользуются другой тактикой охоты.

Они стоят неподвижно в потоке течения вблизи своих убежищ и вылавливают проносимый мимо них планктон. К таким рыбам относятся прежде всего змеиные или "садовые" угри из сем. Congridae. Они живут большими колониями в норках, высунувшись до половины из воды на расстояние до 20–40 см, и вылавливают проносимый течением планктон (Randall, 1967; Hodson, Chess, 1978). Такой же способ охоты используют многие другие рыбы-одиночки, живущие в норках, вырытых или в мягком грунте или в норках полихет и других сверлящих организмов рифа. В их числе бычки, некоторые рыбы-белки (Holocentridae), а также крылатки (Amblyocyrrites pinos). Эти рыбы лежат неподвижно в засаде на выступе скалы или на ветке коралла и маскируются под цвет субстрата. Периодически они делают молниеносные клюющие движения, вылавливая проплывающих мимо планктеров.

Рыбы бентофаги, которые питаются разнообразными донными беспозвоночными, обычно образуют на рифах самую крупную по числу входящих в нее видов рыб трофическую группировку (см. табл. 10.8) Число их видов (включая всеядных донных рыб) составляет 40–80% от общего числа видов рыб в сообществах. Их доля в суммарной их биомассе значительно ниже (20–30%), что объясняется разреженностью их видовых популяций при необычайно высоком таксономическом разнообразии и высокой степени специализации в отношении кормовых объектов (Goldman Talbot, 1976; Harmelin-Vivien, 1981; Williams, Hatcher, 1983). В разных зонах рифа суммарный рацион рыб бентофагов может варьировать от 15% в лагуне до более чем 50% в зоне флета и на внешнем склоне рифа. В их составе выделяют три основные группы в зависимости от специализации в отношении предпочитаемой пищи: а) рыбы, которые питаются сидячими крупными донными животными: губками, асцидиями, сидячими полихетами, гидроидами, зоантариями, кораллами; б) рыбы, питающиеся крупными подвижными беспозвоночными с прочным наружным скелетом: крупными крабами, ежами, офиурами, голотуриями, звездами, крупными гастроподами и двустворчатыми моллюсками, хитонами; в) рыбы, которые охотятся за мелким подвижным бентосом мягких грунтов и инфауной скального грунта – преимущественно донными ракообразными (мелкими крабами, остракодами, стоматоподами, амфиподами), червями. Рыбы-бентофаги первых двух групп в заметном количестве потребляют также растительную пищу, а рыбы третьей группы – мелких донных рыб. Внутри каждой из перечисленных групп имеется определенная специализация отдельных видов в отношении предпочитаемой пищи, что отражается в особенностях строения их черепа и ротового аппарата (Hiatt, Strasbourg, 1960). Впечатляющим примером такой специализации отдельных видов внутри одного семейства являются данные о таксономическом составе пищи 7 видов рыб-белок (см. Holocentridae), обитающих на одном из карибских рифов. Это ночные бентофаги, которые питаются донными ракообразными. Оказалось, что каждый вид потребляет раков разных размерных групп и разных таксонов. Перекрытие ниш по составу потребляемой пищи между этими 7 видами не превышало 0,25. При этом каждый вид обитает только в своей зоне рифа или в своем биотопе данной зоны рифа (Gladfelter, 1981).

В группе рыб, потребляющих сидячий бентос, можно выделить виды, которые питаются преимущественно губками и асцидиями. В их числе спинороги (Cantherines macrocerus, C.pullus), тетрадоны из рода Arothron (A.hispidus, A.mappa), кузовки (Acanthostracton polygonus, A.quadricornis), рыбы-ангелы (роды Holacanthus, Pomacanthus, сем. Chaetodontidae), рыбы-бабочки Chaetodon ephippium. Балянусами питаются крупные губаны Lachnolaimus maximus и рыбы-нетопыри (Ogcocephalus nasutus). Среди рыб, питающихся сидячими кишечнополостными – кораллами и зоантариями, отмечается достаточно четкая специализация в отношении потребляемых ими видов этих колониальных кишечнополостных. Так, спинороги Alutera scripta поедают преимущественно сильнострекающие и прочные гидрокораллы Millepora. Рыбы-сержанты Abudefduf saxatilis питаются полипами зоантарий. Зоантарии, а также венчики щупалец полихет поедают многие виды рыб-бабочек из сем. Chaetodontidae (Birkeland, Neudecker, 1981). В составе этого семейства некоторые виды потребляют в основном полипы склерактиниевых кораллов. Есть в его составе виды, которые предпочитают полипы альционарий или гид-

роидов. Они имеют соответствующее строение ротового аппарата, которое позволяет им "высасывать" полипы кораллов из стромы (Reese, 1981). Некоторые рыбы питаются слизью кораллов, соскребая ее с живых колоний (Benson, Muscatine, 1974). В числе последних – помацентриды (Chromis careuleus, Pomacentrus sufflavus), рыбы-бабочки (Chaletodon vagabundus). В числе рыб, питающихся кораллами, рыбы-попугаи (Scarus quacamaia, S.croicensis, S.coelestrinus, Sparisoma aurofrenatum), рыбы-хирурги (Acanthurus chirurgus), помацентриды (Microspathodon chrysurus). В их кишечниках можно найти обломки твердых кораллов и кусочки альционарий (Randall, 1974). Эти рыбы обкусывают кончики ветвистых кораллов. Рыбы-попугаи своими клювами соскребают строму с полипами и слизью с массивных кораллов вместе с известковым материалом. Мягкие кораллы, в частности горгонарии, поедает наряду с рыбами-бабочками также спинорог Alutera scripta.

В числе рыб, питающихся подвижными беспозвоночными с крупным наружным скелетом или прочной туникой, скат-орляк (Aetobatus narinari), рыбы-ворчуны из сем. Pomadasijidae (Halmulon plumeri, H. macrostomum), морской карась (Calamus), многие виды губанов (сем. Labridae, роды Bodianus, Halichoeres, Hemipteronotus, Thalassoma), спинороги (Balistes vetula), кузовки (Lactophris trigonus), иглотелы-тетрадоны, диодоны. Эти рыбы отличаются мощными челюстями и массивным черепом. Они способны дробить панцири ежей и крабов, звезд, гастропод, хитонов своими челюстями и глоточными зубами.

Подвижный бентос (ракообразных, мелких моллюсков, сипункулид, полихет) потребляют электрические скаты, песчаные акулы, мурены, рыбы-белки (сем. Holocentridae), многие груперы (роды Alphestes, Cephalopholis, Epinephelus, Mycteroperca, Pterometopon), каменные окуни (род Ryphticus), многие губаны (сем. Labridae, роды Bodianus, Halicoeres, Thalassoma), крылатки, луцианы, рыбы-ворчуны из сем. Pomadasyidae (роды Haemulon, Anisotremus, Rhonciscus, Macolor, Gaterin), горбыли (род Equetus), многие помацентриды (Pomacentrus planifrons, P. partitus), барабули (сем. Mullidae), камбалы (Botus ocellatus, Achirus proropterus), рыбы-бабочки, скорпены, кузовки (Lactophrys triqueter). Основными компонентами рациона этой группы рыб являются полихеты, креветки, мелкие крабы, которые составляют до 80% объема пищевого комка. Общее качество пищи, которое за сутки потребляется рыбами рифа, может достигать на склоне 2–3 г/м^2 беззольного органического вещества, а в лагуне – 0,5 г/м^2. Таким образом, донные рыбы выедают значительную долю суточной первичной и вторичной продукции донных биотопов (Hatcher, 1981).

Рыбоядные хищники составляют в среднем 10–20% от общего числа видов в сообществах рифовых рыб (см. табл. 10.8). Эта оценка весьма приблизительна, поскольку рыбы и особенно их молодь и личинки являются существенной частью рациона многих рыб–бентофагов и планктофагов. Так, в составе ихтиофауны атлантических рифов из общего числа 212 видов желудки 112 видов содержали остатки рыбы. У 48 видов рыба составляла более 50% объема пищи, и только 10 видов питались исключительно рыбой (Randall, 1967). На Б. барьерном рифе из общей биомассы хищных рыб биомасса облигатных хищников, питающихся только рыбой, составляла всего около трети (см. табл. 10.8). Относительная биомасса хищных рыб обычно бывает сравнительно небольшой (2–10%), причем наибольшие ее значения отмечены в биотопах внешнего склона и флета. Доля хищных рыб в суммарном рационе также варьирует в разных зонах кораллового рифа: от 5% в лагуне до 20% на внешнем склоне рифа (см. рис. 10.3).

В числе видов облигатных хищных рыб наиболее многочисленны груперы, карангиды, мурены и барракуды. Среди груперов в числе облигатных хищников чаще всего встречаются представители родов Cephalopholis, Mycroperca, Epinephelus и среди карангид – виды из родов Caranx, Oligoplites, Seriola, Serranus. В число хищных рыб рифа входят также некоторые луциановые (Lutjanus cyanopterus), мелкие тунцы (Eutunnus affinis), камбалы (Bothus lunatus), рыбы-клоуны (Antennaris meticeleatus), макрели (род Scomberonorus), рыбы-иглы (сем. Belonidae), рыбы-флейты (род Aulostomus),

рыбы-свистульки (род Fistularia), рыбы-ящерицы (род Synodus), рифовые акулы (роды Carcharhinidae, Orectolobidae). Значительный процент рыбы составляют в рационе многих других рыб-губанов, сарганов, рыб-ворчунов, рыб-кардиналов. Наряду с рыбой даже облигатные хищники потребляют в значительном количестве головоногих: кальмаров, каракатиц, осьминогов, а также крупных ракообразных, в основном креветок. Выедание рифовых рыб хищниками является важным фактором, регулирующим численность и состав их популяций (Sale, 1980; Talbot et al., 1978).

10.6. НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ПОВЕДЕНИЯ РЫБ КОРАЛЛОВЫХ РИФОВ

В числе экологических адаптаций важное место занимает поведение. В настоящее время становится все более очевидным, что особенности поведения животных носят адаптивный характер. Они формируются в ходе эволюции и закрепляются наследственным аппаратом, так же как их анатомические признаки и физиологические свойства (Wickler, 1971). Поведенческие реакции каждого животного формируются в соответствии с экологической обстановкой зоны его обитания в сообществах других взаимодействующих с ним организмов. При этом поведенческие адаптации каждого животного находятся в тесной связи с его морфологией и физиологией. В ходе эволюционных изменений видов при изменении условий среды из перечисленных трех видов экологической адаптации поведенческие реакции оказываются наиболее мобильными. Эти положения очень ярко проявляются при рассмотрении сложной системы поведенческих реакций животных, населяющих коралловые рифы, и прежде всего коралловых рыб, образующих разнообразные и плотные сообщества с большим количеством взаимодействующих видов (Barlow, 1975a).

Ниже рассматриваются некоторые основные аспекты пищевого, социального и территориального поведения рифовых рыб в их взаимодействии, а также симбиотические отношения внутри сообществ рыб и рыб с другими животными рифа.

10.6.1. СУТОЧНАЯ РИТМИКА, МИГРАЦИИ

В составе сообществ рифовых рыб преобладают рыбы, имеющие четко выраженную суточную ритмику активности: периоды активных поисков пищи сменяются у них периодами отдыха. Это дневные рыбы, у которых кормежка происходит в светлое время суток, и ночные рыбы, которые кормятся ночью, а отдыхают в дневное время. Лишь относительно небольшое количество рифовых рыб активны круглосуточно, и совсем считанные виды имеют неопределенный суточный ритм активности. По этому признаку сообщество рифовых рыб коренным образом отличается от сообществ рыб умеренных вод, в составе которых преобладают как раз виды с неопределенным ритмом суточной активности (Helfman, 1978). Ритмы суточной активности являются характерной чертой адаптивного поведения отдельных семейств рифовых рыб и связаны со стратегией каждого семейства в решении двух основных задач: наилучшего использования кормовой базы при наименьших потерях от выедания хищниками. Причем главной из этих двух основных жизненных задач является успешная кормежка, хотя необходимость решения второй задачи — избегание выедания — также существенно влияет на их поведение. Решение первой задачи через суточную ритмику достигается периодическими миграциями рыб в течение суток к местам нагула. Вторая задача решается путем образования стай или ухода рыб в индивидуальные убежища в периоды отдыха (Hobson, 1973).

В эволюционном плане ночные виды коралловых рыб более примитивны, более крупны. По строению и образу жизни они ближе к своим окуневым предкам, чем дневные рыбы. Дневные коралловые рыбы в большинстве своем более позднего происхождения. Они более специализированны как в отношении морфологии и используемых видов пищи, так и в отношении поведенческих реакций. Хищные их виды (см. табл. 10.8), пере-

шедшие на питание мелким голопланктоном, имеют малые размеры тела (хромисы, атерины, бычки, рыбы-ястребы Cirrithidae). Значительная часть видов дневных рыб перешла на питание прикрепленными организмами (растениями, перифитоном, кораллами, актиниями и другими сидячими донными животными), а также крупным подвижным бентосом, который не прячется днем. Все эти виды корма удобнее и эффективнее можно потреблять в светлое время суток, что и делают представители таких семейств, как фитофаги Scaridae, Acanthuridae, Pomacentridae, кораллофаги Chaetodontidae, или как потребители крупного или сидячего бентоса из семейств Balistidae и Chaetodontidae. В табл. 10.10 представлена ориентировочная классификация некоторых основных семейств рифовых рыб в отношении их суточной активности. Как видно из таблицы, в составе облигатных дневных рыб преобладают представители перечисленных выше семейств растительноядных рыб, кораллофаги и потребители сидячего бентоса. Ночные рыбы относятся преимущественно к сем. Apogonidae, Holocentridae, Lutjanidae.

Появление дневных видов в ходе эволюции рифовых рыб могло стимулироваться тем, что при этом должно значительно интенсифицироваться использование жизненного пространства рифа. Как уже отмечалось (см. 10.3), ресурсы пространства на рифе (количество убежищ) часто в большей степени лимитирует численность живущих на нем рыб, чем обилие кормовых ресурсов. Существование же дневных и ночных групп рифовых рыб в составе их сообществ значительно увеличивает эффективность использования ими наличной "жилплощади" рифа – имеющихся на нем убежищ. Ночью их используют для отдыха дневные рыбы. Рано утром они уходят на кормежку, и эти убежища занимают рыбы, возвращающиеся с ночной охоты (Smith, Tyler, 1973; рис. 10.4).

Среди рыб рифа, активных круглосуточно или вообще не имеющих четкого суточного ритма активности, преобладают рыбоядные хищники: барракуды, групперы, рыбы-флейты, тунцы, скорпены, мурены, камбалы, каранксы (см. табл. 10). Есть среди них бродячие бентофаги, которые могут питаться бентосом и днем, взрыхляя мягкий грунт (барабули). Большинство же рифовых рыб имеют четкий суточный ритм активности и относятся к дневным видам или к ночным видам в зависимости от времени нагула (Hobson, 1965). Переходы от активности к "отдыху" происходят на рассвете и в сумерках. Именно эти периоды для мигрирующих рыб наиболее опасны. В эти часы рассыпаются или собираются миграционные стаи, и именно в периоды рассвета и сумерек охота рыбоядных хищников наиболее успешна. В период суток, когда рыбы "отдыхают", цель их поведения состоит в том, чтобы избежать выедания их хищниками. Безопасность в период "отдыха" обеспечивают им два разных типа поведения: укрытие в убежищах и сбор в стаи. Многие виды мигрирующих рифовых рыб имеют постоянные места индивидуальных укрытий и формирования стай в периоды "отдыха" (Hobson, 1972), а также постоянные места кормежки. При этом удобные места "отдыха" рыб с бо́льшим числом возможных индивидуальных убежищ (скажем, стенки тыльной стороны флета, патч-рифы или заросли ветвистых кораллов) и места их нагула (заросли макрофитов и трав, открытые участки дна, покрытые перифитоном и богатые демерсальным планктоном) находятся в разных участках рифа. Отсюда и необходимость миграций рыб из мест "отдыха" к местам кормежки.

Суточные миграции – это обычный элемент поведения многих видов рифовых рыб. Они происходят на расстояния от десятка метров до нескольких километров (Hobson, 1973). Различаются три типа миграций: внутри рифа, между разными его участками и миграции с рифа в воды окружающей акватории. Существенно, что при всех этих типах миграций рыбы передвигаются стаями, что снижает потери от выедания.

Вертикальные миграциии характерны для мелких стайных пелагических планктофагов, которые в периоды "отдыха" имеют убежища на дне рифа, а нагуливаются в толще воды. Среди них есть как дневные рыбы (Chromis из сем. Pomacentridae и групперы Paranthias), так и ночные (рыбы-кардиналы, рыбы-белки Myripristis). Регулярные миграции между участками рифа особенно характерны для многих дневных растительноядных рыб и рыб-кораллофагов (рыбы-попугаи Scarus, рыбы-хирурги Zebrasoma, Acanthurus, рыбы-бабочки, кефали, помацентровые, а также для бентофагов, таких, как

Таблица 10.10

Суточная активность рифовых рыб в пределах основных их семейств (*D* – все виды семейства или преобладающее число видов активны только днем, *N* – соответственно активны только ночью, *M* – часть видов активны только днем, часть видов только ночью или круглосуточно, *I* – некоторые виды в составе семейства не имеют четкого суточного режима)
(по Helfman, 1978)

D	*N*	*M*	*I*
Pomacentridae	Holocentridae	Congridae	
Labridae	Apogonidae	Serranidae	
Scaridae	Pempheridae	Carangidae	Muraenidae
Blennudae	Diodontidae	Mullidae	Scorpaenidae
Acanthuridae	Clupeidae*	Sphyraenidae	Scombridae
Balistidae	Lutjanidae*	Bothidae	Sesranidae
Chaetodontidae*		Muraenidae	
Cirrithidae*			
Cobiidae*			

*Семейства, где описываемым свойством обладают не все виды, а преобладающая их часть.

барабули и некоторые губаны (Hobson, 1972, 1973; Buckman, Ogden, 1973; Ogden, Zieman, 1977). Эти рыбы выходят на рассвете из своих ночных индивидуальных убежищ и собираются в стаи, которые движутся в утренние часы к местам нагула в заросли макрофитов или морских трав на флет или в прибрежную зону лагуны и в заросли ветвистых кораллов у края рифа. Вечером они возвращаются в свои постоянные места укрытий (Starck, Schroeder, 1965).

Миграции с рифа в толщу воды или в донные биотопы прилегающего шельфа характерны преимущественно для рыб, нагуливающихся в ночное время. Днем эти рыбы стаями прячутся в укрытиях рифа в его полостях, в кораллах или в зарослях макрофитов, а ночью выходят в толщу воды или в донные биотопы у подножия рифа кормиться. К этой группе относятся некоторые пелагические хищники, такие, как каранксы (Selar), морские окуни (сем. Lytjanidae), стайные планктофаги, питающиеся демерсальным зоопланктоном (Pranesus, сем. Atherinidae), а также многие ночные бентофаги, которые питаются донными беспозвоночными, появляющимися на поверхности грунта в ночное время. В их числе некоторые барабули (Mulloidichthys), луцианы, рыбы-ворчуны (Haemulon), горбыли (Hobson, 1974).

Стайность – характерная форма поведения рыб во время их суточных пищевых миграций из мест укрытия. Даже рыбы, которые в зоне "отдыха" и в зоне "нагула" ведут себя, как одиночки, во время миграций собираются в стаи. Мелкие рыбы-планктофаги (Chromus), которые нагуливаются днем в толще воды, выходя на рассвете из своих индивидуальных убежищ, образуют временные стаи, которые рассыпаются вечером, когда рыбы уходят в укрытия. Ночные рыбы, большеглазы и кардиналы, которые не имеют индивидуальных укрытий, днем в период своего "отдыха" образуют плотные стаи вблизи рифа. В сумерках эти стаи мигрируют к местам нагула. С наступлением темноты, когда угроза выедания исчезает, они рассыпаются и охотятся индивидуально. На рассвете они опять собираются в стаи, которые проделывают обратную миграцию (Hobson, 1973). На поведение таких ночных рыб влияет лунный свет. В лунные ночи, когда возможно нападение хищников, они остаются в стае даже ночью.

Бродячие ночные рыбы-бентофаги, не имеющие постоянной территории для "отдыха" (барабули, луцианы, рыбы-ворчуны из рода Haemulon), днем образуют небольшие стаи, которые перемещаются на определенном участке рифа. Эти стаи часто объединяют рыб разных видов, имеющих средние размеры (10–20 см) и невзрачную сходную окраску. В составе таких стай эти рыбы в меньшей степени подвержены выеданию дневными хищниками (Ehrlich, Ehrlich, 1973; Potts, 1970).

Ярким примером стайного поведения мигрирующих растительноядных рыб может служить суточный цикл активности массового вида рыб-попугаев карибских рифов Scarus croicensus. Ночью эти рыбы "отдыхают", ночуя в расщелинах рифа в слизистых коконах в приглубых зонах внешнего склона рифа (Ogden, Buckman, 1973). На рассвете эти рыбы выходят из укрытий и здесь же собираются в большие стаи, к которым часто присоединяются рыбы некоторых других видов: рыбы–хирурги, груперы. Эти стаи движутся на флет и в зону полей морской травы на кормежку, проходя иногда расстояния до нескольких километров. При этом пути их миграций постоянны и достаточно сложны. На формирование маршрутов миграций, как оказалось, влияет наличие по дороге "очистных станций" (см. ниже 10.6.5), где мигрирующие рыбы делают остановку для санитарной обработки. Их чистят от паразитов на этих "станциях" рыбки-чистильщики Labroides dimidiatus и Gobiosoma sp.

Стайность следует рассматривать как важную особенность адаптивного социального поведения популяций рифовых рыб. Она не только помогает им избегать выедания на путях миграций (Мантейфель, Рудаков, 1961), но и облегчает отыскание путей миграций до места нагула и обратно, поскольку стая объединяет более "опытных" старых особей и молодых рыб. Таким путем информация о наиболее выгодных и устоявшихся путях миграции сохраняется и закрепляется в поколениях данной популяции. При этом для навигации мигрирующей рыбы явно используют определенные топографические признаки подводного ландшафта (Hobson, 1973). В числе важных адаптивных особенностей поведения мигрирующих рифовых рыб следует указать также на специализацию отдельных видов рыб в отношении времени утренних и вечерних миграций и в отношении способности стайных мигрирующих рыб менять свою окраску в разное время суток. Миграционные передвижки рыб наиболее часты на рассвете и на закате, когда одни виды идут кормиться, а другие возвращаются в убежища. Наблюдения показывают, что сроки утренних и вечерних кормовых миграций у отдельных видов рыб в их популяции на данном рифе несколько разнесены во времени. Это позволяет рыбам избежать "толкотни" и хаоса во время массовых миграций и снижает тем самым возможность их выедания хищниками (Domm, Domm, 1973). Для целого ряда ночных рыб установлена смена окраски при переходе от дневного отдыха к ночной активности (Starck, Schroeder, 1965). Так, ночные хищники луцианы и ворчуны (роды Lutjanus и Haemulon) ночью меняют свою окраску. Из голубых или ярко-желтых они становятся серебристо-белыми с мелкими черными пятнами. Ночные рыбы-кардиналы, днем "отдыхая" в стайках под козырьками рифовых скал, имеют киноварно-алую окраску. Выходя на ночную охоту в толщу воды они приобретают бледно-розовый маскирующий их цвет. Яркая же окраска рыб, " отдыхающих" днем в составе стай, имеет такое же важное адаптивное значение, как и яркая окраска стайных и растительноядных рыб-попугаев и рыб-хирургов. Она облегчает им сбор утром в стаи и передвижение дневных рыб в составе стай на путях миграции и по время кормежки. Любопытно, что рыбы, которые присоединяются (с разными целями) к мигрирующим стаям рыб-попугаев или рыб-хирургов, например груперы или рыбы-флейты, приобретают окраску, сходную с окраской основных этих членов стай.

10.6.2. ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ РЫБ

Высокая степень специализации отдельных коралловых рыб в использовании ресурсов рифа наиболее ярко проявляется в особенностях их пищевого поведения. Весьма сложное поведение свойственно дневным хищникам. Дневные хищники, охотящиеся за стайными жертвами, которые держатся днем вблизи своих убежищ и видят приближающегося хищника (мизиды, мелкие рыбы-планктофаги), используют тактику скрадывания. В их числе барракуды, рыбы-флейты и рыбы-иглы (Belonidae). Рыбы-иглы, имеющие покровительственную окраску, подкрадываются к стайкам мелких рыб, пассивно дрейфуя в вертикальном положении в толще воды, приняв вид плавающей палки. Иногда рыбы-иглы устраивают засады, вытянувшись вдоль продолговатых пред-

метов – вех, канатов, палок или веток кораллов. Ярко раскрашенные в желтый или зеленый цвет рыбы-флейты имеют совершенно другую стратегию охоты. Они следуют в составе мигрирующих стай крупных растительноядных рыб (рыб-попугаев или рыб-хирургов), которых другие рыбы не опасаются (Aronson, 1983). При этом рыбы-флейты плывут, буквально прижимаясь вплотную к телу камуфлирующей ее рыбы, и имеют ту же раскраску. При приближении последней к потенциальной жертве следующая вместе с ней рыба-флейта бросается в атаку. Характерной особенностью поведения этих коварных хищников рифа являются их охота на рыб-чистильщиков, на которых другие хищные рыбы рифа никогда не нападают, даже когда последние сами заплывают им в рот (см. 10.6.5). Спрятавшись за тело рыбы-клиента, плывущую на "станцию" чиститься от паразитов, рыба-флейта нападает на приближающихся к "клиенту" чистильщиков.

Бентофаги, которые атакуют морских ежей, защищенных длинными ядовитыми иглами, используют для этого своеобразные приемы. Например, спинорог Pseudo-balistes fuscus переворачивает ежа, пуская на него сильную струю воды изо рта, и затем своими сильными челюстями вскрывает его, выгрызая его "фонарь". Другой прием, применяемый спинорогами Balistes undulatus, состоит в том, что хищник обкусывает иглы ежа. За остатки игл рыба поднимает ежа и затем отпускает. Еж опускается на дно фонарем вверх, и рыба выедает его со стороны фонаря. Губан Cheilinus trilobatus переворачивает ежа, берет его зубами за фонарь, плывет к ближайшей скале и разбивает его панцирь об скалу (Fricke, 1973).

10.6.3. ЭЛЕМЕНТЫ СОЦИАЛЬНОГО И ТЕРРИТОРИАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ

Образование социальных группировок как в составе популяций одного вида, так и межвидовых (и соответственно черты социального поведения) свойственны многим рифовым рыбам. Особенно часто оно встречается среди видов, принадлежащих к истинно коралловым рыбам: у помацентрид, хетодонтид, бычков, рыб-хирургов, рыб-попугаев, рыб-белок. Социальное поведение рыб, так же как и их территориальное поведение, аналогичны таковому у наземных животных и имеет характер экологической адаптации, помогая выживанию видов. В одних случаях оно помогает виду решить задачу защиты от хищников или отыскивания путей миграции к местам нагула (образование стай и стайное поведение). В других случаях помогает решить задачу охраны нерестовых и нагульных площадей рифа от их оккупации и эксплуатации конкурирующими рыбами (территориальные группировки). Наконец, отношения симбиоза и комменсализма также помогают лучшему выживанию видов партнеров. Путем постановки специальных опытов было показано, что рыбы, связанные теми или иными социальными отношениями, знают своих рыб-партнеров по этим отношениям индивидуально – "в лицо" (Ehrlich et al., 1977). При замене этих партнеров другими особями, неотличимыми от них на первый взгляд, они легко узнают в них чужаков и атакуют их (Fricke, 1973). Члены моногамных пар узнают своего партнера по паре среди других аналогичных по форме и раскраске рыб (Reese, 1975). Территориальные рыбы прекрасно знают местность и границы своих участков. При охране своей территории партнеры по территориальной группе прогоняют со своих участков преимущественно тех рыб, которые являются их непосредственными пищевыми конкурентами, и четко их узнают (Mahoney, 1981). Такой межвидовой антагонизм является частью системы социальных отношений в сообществах рифовых рыб (Sale, 1980; Buckman, Ogden, 1973). Он широко развит у таких территориальных рыб, как помацентриды и рыбы-хирурги. Согласно мнению исследователей, отношения межвидового антагонизма, проявляемые территориальными растительноядными рыбами, способствуют стабильности всего сообщества рыб. Не случайно, например, помацентриды с сильным территориальным поведением считаются "ключевыми" в сообществе рыб на участках рифа, где они обитают (Colette, Talbot, 1972).

Одна из наиболее характерных черт сообществ рифовых рыб состоит в преобладании в их составе видов, ведущих оседлый образ жизни и проявляющих черты территориального поведения (Colette, Talbot, 1972; Sale, 1980).

В числе основных вариантов их территориального поведения: а) охрана одиночно живущими рыбами территории около своих нор (рыбы-ящерицы, мурены), б) групповая охрана своей нагульной территории ("пастбища") помацентридами от вторжения всех рыб, включая особей того же вида, которых хозяева легко узнают и отличают от "своих" (Pomacentrus jeukinsi), в) групповая охрана памацентридами своих участков от вторжения только других видов растительноядных рыб: P. flavicauda, Eupomacentrus dorsopunicans (Mahoney, 1981), г) образование территориальных групп и охрана нагульного участка рыбами только в молодом возрасте; став взрослыми, они этот участок покидают (Eupomacentrus leucostrictus), д) постоянное проживание на определенном участке, являющемся нагульной территорией, моногамными парами или небольшими полигамными стаями с охраной своих групп или пар от вторжения или приближения других самцов, особенно в период нереста (рыбы-хирурги, рыбы-бабочки, губаны), е) постоянное проживание в течение длительного срока (месяцы, годы) рыб в одиночку, моногамными парами или группами на одном участке рифа вблизи одного убежища (коралла, норы, расщелины флета) без проявления попыток его охраны от вторжения других рыб – так называемые отношения "home range" (помацентриды Dascyllus arguanus, планктофаги хромисы, многие мурены, груперы, рыбы-хирурги, рыбы бабочки).

Большинство рыб-резидентов рифа имеет свои индивидуальные убежища в его известковых конструкциях. Согласно результатам наблюдений, которые были сделаны участниками программы "Тектит", жившими длительное время в подводном доме на рифе, отдельные особи рыб-попугаев, спинорогов, рыб-белок, рыб-кардиналов, бычков, помацентрид, уходя днем или ночью нагуливаться, возвращались постоянно в одни и те же убежища: норы, пустоты в скальном флете, в пространства между долями или ветками колоний кораллов. Другие виды из тех же таксономических групп, а также мурены и молодые рыбы-хирурги возвращались на отдых в ту же зону рифа, где они "отдыхали" раньше, но всегда точно в то же убежище (рис. 10.4). Наличие достаточного количества убежищ в конечном итоге определяет численность отдельных видов популяций на данном участке рифа (Sale, 1972). Эффективность использования убежищ рыбами рифа, иначе говоря, их "пропускная способность" значительно увеличивается вследствие того, что они используются фактически в две смены. Днем их занимают ночные рыбы, а ночью их сменяют дневные. Поэтому днем и ночью в одной и той же норе, расщелине или в проеме между ветками кораллов обнаруживают разных обитателей, но почти всегда одних и тех же, которые сменяют друг друга в течение суток. Территориальное поведение наиболее ярко выражено у видов процветающих семейств коралловых рыб: у помацентрид, бычков, рыб-попугаев, рыб-хирургов, рыб-бабочек, рыб-белок, губанов, груперов.

Среди этих семейств своей территориальностью особенно выделяются помацентриды из родов Pomacentrus и Eupomacentrus. Эти небольшие растительноядные или всеядные рыбы необычайно интенсивно осваивают и охраняют нагульные территории рифа (Robertson, Lassing, 1980). Они весьма успешно соперничают с такими крупными и хорошо вооруженными конкурентами, как ежи-диадемы и рыбы-хирурги. В числе помацентрид с наиболее ярко выраженным территориальным поведением следует назвать Eupomacentrus planifrons, P. flavicaudatum и P. jenkinsi (Williams, 1979). Эти виды живут небольшими группами, они занимают территорию в зарослях ветвистых кораллов, перемежающихся с зарослями макрофитов и нитчаток. Эти рыбы весьма ревниво и дружно ее охраняют, отважно атакуя и изгоняя с нее не только конкурирующих рыб и ежей, но и своих сородичей из других территориальных групп (Williams, 1979, 1980). Специальными опытами было доказано, что всех членов своей группы рыбы знают "в лицо" и отличают от чужаков. Эти рыбы отважно нападают даже на крупных рыб. Помацентриды P. lividus, которые в большом количестве заселяют при-

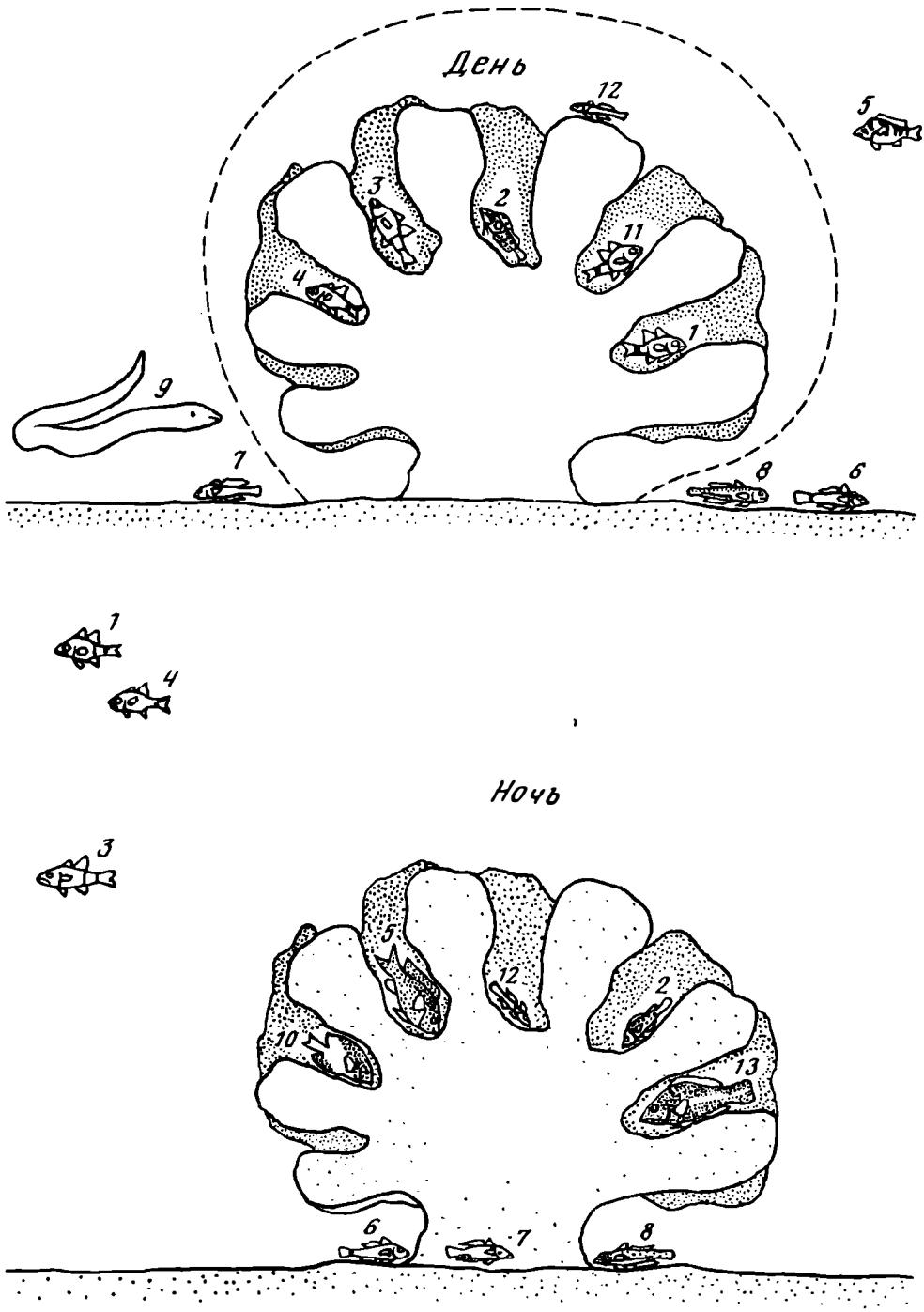


Рис. 10.4. Дневные и ночные рыбы-резиденты колонии коралла Montastrea annularis (по: Smith, Tyler, 1972)

Постоянные резиденты колонии на верхнем рисунке – внутри прерывистой линии, а визитеры – вне ее; виды рыб: *1*, *3* и *4* – рыбы кардиналы Apogon townsendi, A. binotatus, Phaeoptyx conklini, *2* – блення Labrisomus haitiensis, *5* – окунь Hypoplectrus puella, *6*, *7* и *8* – бычки Coryphopterus eilodon, C. glaucofraenium, Gnatholepis thompsoni, *9* – мурена Muraena miliaris, *10* – хромис Ch. cyaneus, *11* – помацентрида P. partitus, *12*– бычок-чистильщик Gobiosoma evelynae, *13* – рыба-попугай Sparisoma aurofrenatum

глубые зоны флета красноморских рифов, живут крупными колониями, насчитывающими до 1000 и болеее особей (Vine, 1974). Эти колонии имеют свою территорию, которую ее члены дружно и весьма активно охраняют. Они нападают на всех рыб, появляющихся в ее пределах, даже на крупных рыб-попугаев, и немедленно их изгоняют, кусая и иногда отгрызая им плавники.

Среди рыб-хирургов есть некоторые виды, проявляющие территориальное поведение. Это, как правило, виды, имеющие небольшие размеры и питающиеся перифитоном. Они охраняют большими группами участки дна в приглубых зонах флета, заросших перифитоном и кораллинами. В их числе: Acanthurus nigrofuscus, A. achilles, A. glaucopareius. У рыб-хирургов, живущих моногамными парами или небольшими группами и питающихся макрофитами, достаточно четко выражено территориальное поведение, вызванное охраной ими кормовых ресурсов на занимаемом группой участке. Это: Acanthurus leucosternon, Zebrasoma scopas (Barlow, 1975; 1975; Robertson et al., 1979). Территориальное поведение характерно для многих засадчиков-бентофагов и хищников, живущих в норках: рыб-ящериц, спинорогов, некоторых видов мурен (Colette, Talbot, 1972).

Социальное поведение коралловых рыб включает сложную систему межвидовых и внутривидовых отношений, осуществление которых происходит с помощью разного рода сигнализации: световой, звуковой и, возможно, химической. Одним из видов световой сигнализации служит разнообразная и необычайно яркая раскраска рифовых рыб, которая, несомненно, является выражением многообразных и сложных адаптаций, связанных с их социальным поведением и с их взаимоотношениями с другими сообществами населяющих риф организмов. Для объяснения яркой раскраски рифовых рыб чаще всего привлекают теорию "плаката" К. Лоренца (Lorentz, 1962). Суть ее состоит в том, что яркая раскраска тела рассматривается как адаптивная особенность видов животных с территориальным или стайным поведением. С ее помощью они передают информацию другим видам рыб о своей заявке на территорию, аналогично тому, как это делают певчие птицы с помощью голоса. Яркая специфическая раскраска каждого вида помогает легко отличить "своих" от "чужих" даже в мутной прибрежной воде и тем самым избежать ненужной траты энергии на излишнюю агрессивность. Существенно, что рыбы, которые имеют такую "плакатную" окраску, не меняют ее в зависимости от окраски субстрата биотопов, в которых они обитают, как это делают, например, рыбы, имеющие покровительственную окраску. Примером могут служить рыбы-бабочки – наиболее ярко раскрашенные рифовые рыбы. Однако, по мнению многих исследователей, теория Лоренца не может быть принята как всеобъемлющая (Ehrlich et al., 1977). Она не объясняет многих фактов, связанных с социальным поведением территориальных рыб. В частности, не все территориальные рыбы имеют яркую окраску. Например, многие помацентриды со строго территориальным поведением имеют весьма невзрачную бледную раскраску тела. По-видимому, причины появления в ходе эволюции ярко раскрашенных рифовых рыб многообразны. Одни виды рыб действительно пользуются ею в качестве "плаката" (рыбы-бабочки, бычки, некоторые помацентриды), другие (моногамные рыбы) – для сигнализации партнеру о своем местоположении, чтобы не потерять супруга в сложном рельефе рифа (бычки, хетодонтиды), третьи – для лучшей ориентировки членов стаи мигрирующих рыб при их передвижении к местам нагула и в период самого нагула в зарослях макрофитов или кораллов (рыбы-хирурги, рыбы-попугаи, губаны), четвертые – для дезориентации нападающего на стаю хищника (рыбы-ворчуны, атерины), пятые – для дезориентации атаки хищника на индивидуальную особь (рыбы-бабочки), шестые – как предупредительную окраску (рыбы-бабочки, рыбы-ангелы, рыбы-идолы), седьмые – как камуфляж на синем фоне воды или на фоне ветвистых кораллов (хромисы), восьмые – как сигнал для членов стай ночных рыб во время их дневного отдыха вблизи убежищ (рыбы-кардиналы, хромисы, рыбы-большеглазы), девятые – как сигнал рыбы-чистильщика рыбе-клиенту о своей профессии.

Информативное значение необычайно разнообразной и сложной раскраски наиболее

ярко раскрашенных рыб-бабочек, рыб-идолов, рыб-ангелов, рыб-хирургов состоит, по-видимому, прежде всего в предупреждении хищнику о своей несъедобности. Эти рыбы хотя и не ядовиты, но имеют очень неудобное для хищника плоское, костлявое и широкое тело, края которого вооружены острыми шипами. У рыб-хирургов к тому же у основания хвоста есть острые шипы типа лезвий, за что они и получили свое название. Яркая их окраска как бы предупреждает хищника, что атака в данном случае ему невыгодна. Действительно, этих рыб крайне редко можно обнаружить в желудках даже крупных хищных рыб. У многих из них у основания хвоста имеется темное пятно, напоминающее глаз (ложный глаз), а сам хвостовой плавник отстутствует или редуцирован. Таким образом, апикальный конец их тела, соответствующим образом раскрашенный, имитирует голову, чтобы ввести в заблуждение хищника. При попытке заглотить такую рыбу с ложной головы хищник фактически заглатывает ее с хвоста. Добыча заклинивается у него в пасти раскрывшимися шипами жертвы, и он бывает вынужден выпустить ее. Наряду с предупредительным значением яркая окраска этих рыб, несомненно, имеет значение "плаката", как и полагал Лоренц, а также и сигнала партнерам моногамных пар. Не случайно у многих хетодонтид молодые "холостяки", еще не нашедшие себе пары, имеют настолько отличную от взрослых "женатых" рыб окраску, что их можно принять за представителей другого вида (Ehrlich et al., 1977). Эти отличия в окраске молодых и взрослых особей с разным социальным статусом аналогичны, скажем, ношению на пальце замужней женщиной обручального кольца, избавляющему ее от ненужного ей внимания со стороны холостяков. Вызывающе яркая предупредительная окраска свойственна сильно ядовитым и хорошо вооруженным рыбам рифа. Примером может служить одна из наиболее колоритных рифовых рыб – скорпена Pterois (морской петух, морской скорпион). Эта рыба имеет на спине мощные и сильно ядовитые шипы. Наряду со своей поражающей воображение формой тела и раскраской она проявляет и своеобразное поведение, как бы приглашающее ее потрогать или схватить. При приближении пловца она не скрывается, а, наоборот, выплывает навстречу, распустив свои колоритные плавники. Даже если ее потрогать ножом, она не уходит, а бьет по нему своими шипами. Многие неопытные пловцы поплатились серьезными травмами, сопровождавшимися сильной лихорадкой, за попытку поймать эту "милую" рыбку голыми руками.

Предупредительная окраска свойственна многим другим хорошо вооруженным рыбам рифа. Таковы многие кузовки, спинороги, тетрадоны, имеющие жесткие покровы тела и могучие шипы. Многие рыбы рифа имеют пеструю покровительственную окраску. Она особенно свойственна рыбам засадчикам, таким, как многие скорпены, рыбы-ящерицы, груперы, губаны, рифовые окуни Parapercidae. Однако ввиду колоритности самого субстрата: разнообразной окраски кораллов, известковых водорослей, макрофитов, даже имея покровительственную окраску, эти рыбы оказываются очень ярко и пестро раскрашенными. Тонкая цветовая адаптация к субстрату свойственна бычкам. Бычки, живущие в темных серых губках имеют черный или темно-серый цвет, живущие в розовых кораллах – розовые, в светлых кораллах на песчаном дне – белые, а в траве – зеленые. Многие рыбы рифа способны быстро менять цвет и раскраску в зависимости от времени суток или от смены окраски субстрата при перемещении из одной зоны нагула в другую. Таким свойством обладают, например, рыбы-хирурги. Передвигаясь в толще воды во время миграции от ночевки в зону нагула, они светлеют, а приближаясь к рифу, где они кормятся, темнеют. Многие дневные рыбы, ночующие на открытых участках дна, способны менять свою окраску, маскируясь под цвет окружающего субстрата. Таковы некоторые виды губанов (Starck, Shroeder, 1965). Смена окраски свойственна многим видам помацентрид, например рыбам-сержантам Abudefduf saxstilis, A. taurus, а также некоторым видам рода Eupomacentrus (Emery, 1973). Эти рыбы меняют цвет в зависимости от возраста, окраски субстрата и от времени суток, под влиянием стресса и даже в зависимости от освещенности в течение дня. Например, рыбка Microspathodon в пасмурный день темнеет, а в яркий солнечный день светлеет, что способствует ее лучшей маскировке.

Среди рифовых рыб довольно часто встречается мимикрия (Springer, Smith-Vaniz, 1972). Она выражается не только в окраске, но даже в форме тела. Так, некоторые виды бленн (Aspidontus laeniatus) и мелких груперов Hypoplectrus имеют внешнее сходство с чистильщиками Labroides dimidiatus (Limbaugh, 1961). Поселяясь рядом с ними на "станциях очистки", они вместе с чистильщиками подходят к рыбе-клиенту, пришедшему чиститься от паразитов, откусывают им плавники и сгрызают чешую, чем и питаются. При этом они пользуются иммунитетом чистильщиков, которых рыбы-клиенты никогда не едят (Randall, Randall, 1960; Hobson, 1969; Tresher, 1977). Некоторые другие виды бленн имеют раскраску тела, сходную с предупредительной окраской бленны Meiacanthus, которая вооружена ядовитыми зубами и опасна даже для крупных хищников (Bussel et al., 1976).

Многие рыбы рифа, которые активны ночью, а также ряд окуневых рыб, которые охотятся в расщелинах и пустотах скального флета, наряду с цветовой пользуются также и световой сигнализацией. Они имеют на поверхности тела светящиеся органы в виде точек или полос. Рыбы-белки и рыбы-ворчуны пользуются также звуковой сигнализацией, издавая щелкающие звуки, сходные с хрюканьем (Winn et al., 1964). Среди ночных рыб-белок наибольшая звуковая активность была отмечена у видов с четким территориальным поведением во время дневного отдыха. Наибольшая их звуковая активность в виде стаккато щелчков отмечена утром, когда они возвращаются на свою территорию, где они проводят дневку. Наблюдения показали, что звуковая активность этих рыб тесно связана с их территориальным поведением. Последнее выражается в охране мест своих дневок, в удалении с них других рыб, которые приходят на рассвете на их место для дневки. Колония рыб-белок или рыб-ворчунов (род Haemulon) постоянно создает звуковой фон, имеющий значение заявки на данную территорию. В этом фоне среди дня преобладают хрюкающие звуки или ворчание. При вторжении чужака вся колония начинает отчаянно стрекотать. Для рыбы-нарушителя такое звучание служит предупреждением о том, что его сейчас будут бить, а для самих рыб-белок такой стаккатный стрекот служит сигналом предупреждения об опасности (как крик дежурной птицы в стае) и призывом к мобилизации и атаке. В числе рыб-белок наибольшей звуковой активностью обладают Holocentrus rufus и H. ascensionis. У этих звучащих рыб есть специальный орган для издавания звуков, представляющий собою воздушный пузырь, окруженный мускулатурой, сокращения которой и производят звуки (Moulton, 1958).

10.6.4. КОММЕНСАЛИЗМ И СИМБИОЗ СРЕДИ РИФОВЫХ РЫБ

Одним из признаков высокой степени зрелости и сложности организации экосистемы коралловых рифов является широкое развитие комменсализма и симбиоза. Это положение касается и рифовых рыб, которые дают много примеров сложных форм социального поведения в рамках отношений комменсализма и симбиоза как внутри сообществ коралловых рыб, так и их отношений с другими обитателями рифа. Например, многие мелкие рифовые рыбы живут как комменсалы с другими обитателями рифа. Рыбы-карапусы живут в целоме голотурий, мелкие рыбы-кардиналы живут в мантии крупных гастропод стромбусов, рыбы-присоски (Lepadogaster) находят себе убежище среди игл ежей или в лучах морских лилий. Стайки мелких хромисов или гоби используют в качестве убежища иглы ежей-диадем, ветки кораллов и горгонарий. Известны отношения симбиоза между мелкими рифовыми рыбами, живущими в норках, и креветками. Креветки роют норки, чистят их и делят их с рыбкой, которая, в свою очередь, подкармливает креветку остатками своей трапезы (Limbaugh, 1972). Однако наиболее ярко межорганизменные симбиотические отношения выражены в сожительстве актиний с рыбами-клоунами: помацентридами из родов Amphiprion (12 видов) и Dascyllus (2 вида) и рода Premnas (2 вида) (Mariscal, 1970). Это небольшие ярко раскрашенные рыбки размером 5–10 см имеют четкую "плакатную" окраску: по-

перечные белые полосы на ярко-красном или зеленом фоне. Они живут семьями в крупных актиниях в составе 2–3 взрослых рыб и нескольких молодых прямо в щупальцах актиний (Ross, 1978). Известно, что сами актинии питаются мелкими рыбами и беспозвоночными, убивая их своими мощными и очень ядовитыми стрекательными нитями, но своих рыбок-клоунов они не трогают. Взаимоотношения их с актинией носят характер настоящего симбиоза. Рыбки получают от актинии защиту от хищников, а также пищу в виде ткани и слизи самой актинии и остатков ее жертв. Актиния получает от рыб защиту от других рыб и ракообразных, посягающих на ее щупальца. Рыбки выполняют также функцию санитаров, очищая актинию от паразитов и больных тканей, а также от оседающего на нее детрита и обломочного материала. Наблюдения показали, что клоуны даже кормят своего "хозяина" мелкими рыбками, которых они ловят вблизи. В экспериментах рыбки-клоуны подбирали кусочки мяса и мертвых рыбок и переносили эту добычу прямо в рот актинии. При приближении крупной рыбы к актинии рыбки-клоуны отважно ее атакуют.

Наиболее распространенным видом межвидового симбиоза рыб рифа является очистка некоторыми специализированными видами рыб-чистильщиков рыб-клиентов от эктопаразитов, бактериальных обрастаний и больных тканей (Limbaugh, 1961). При этом рыба-чистильщик использует удаляемый материал в качестве пищи, рыба-клиент избавляется от болячек и паразитов. Такой вид симбиоза сопровождается сложными поведенческими и морфологическими адаптациями. Известно около 45 видов рифовых рыб, выполняющих функции чистильщиков. Некоторые из них ведут себя как чистильщики только в молодом возрасте. Рыбы-чистильщики обычно имеют яркую окраску, которая является фактически рекламой, сигнализирующей об их профессии в соответствии с теорией Лоренца. Чаще всего они раскрашены яркими сине-белыми продольными полосами, хорошо заметными издалека. В числе наиболее распространенных их видов неоновый бычок Elacantinus oceanops (Randall, 1967). Эти маленькие яркие рыбки встречаются на рифах повсеместно. Они хорошо заметны благодаря своей раскраске чередующимися черными и белыми полосками. Рыбы-клиенты, подходя к ним чиститься, принимают определенную позу. Они зависают вниз головой или опускаются на коралл, распустив плавники и раскрыв рот. Чистильщики подходят к клиенту и приступают к работе. Одни из них присасываются к нему снаружи специальной присоской, которая имеется у них на брюшке, и чистят его наружные покровы. Другие заплывают в рот клиенту и изнутри чистят его жабры от паразитов и от болячек, сгрызая больные ткани. При этом их хвосты комично торчат из-под жаберных крышек. Такую картину мне много раз доводилось наблюдать на "станции" у большого коралла Porites на внешнем крае рифа у о-ва Херон, где постоянно обитала стайка рыб-чистильщиков. Их клиентами были чаще всего крупные рифовые окуни, груперы и каранксы, а также морские черепахи логгерхеды. Черепахи, прибыв на "станцию", также принимали приглашающую позу. Опираясь задними ластами на дно среди зарослей ветвистых кораллов, черепаха становилась почти вертикально, вытянув до отказа шею. В качестве клиентов чистильщиков могут быть мелкие рыбы и рыбы средних размеров, такие, как помацентриды, барабули, а также молодь губанов, рыбы-хирурги. Любопытно, что, подвергаясь процедуре очистки, некоторые рыбы прямо на глазах меняют окраску тела (Feder, 1966).

На рифах Карибского бассейна наряду с упоминавшимся выше неоновым бычком функцию чистильщиков выполняют губаны Bodianus rufus, Microspathodon chrysurus. На индо-тихоокеанских рифах в наибольшей степени распространены губаны-чистильщики Labroides dimiduatus, L. phthirophascus, L. bicolor. Эти рыбки медленно плавают в зоне своей станции, своеобразно распустив свои ярко раскрашенные плавники, что является приглашающей позой.

Небольшие стайки рыб-чистильщиков, как правило, имеют постоянные места обитания, которые фактически представляют собой "станции обслуживания" ("cleaning stations"). Пропускная способность таких "станций" очень высока. На одной из таких "станций" на Багамских островах за 6 часов было "обработано" около 300 рыб

(Limbaugh, 1961). На "станции", расположенной на внешнем склоне, приходят чиститься не только рифовые рыбы, но и рыбы — обитатели открытого моря: тунцы, макрели (Randall, 1962).

Рифовые рыбы живут постоянно в теплой воде и интенсивно подвергаются атакам паразитов и микроорганизмов. Поэтому процедура очистки для большинства из них представляет собой одну из важных жизненных функций (Feder, 1966). Многие рифовые рыбы уделяют ей значительное время в период своей дневной активности и выбирают пути своих кормовых миграций так, чтобы они проходили мимо "станций" очистки (Colette, Talbot, 1972). Существенная роль рыб-чистильщиков в поддержании здоровья популяций рифовых рыб была подтверждена опытами, выполненными на небольшом рифе у Багамских островов (Limbaugh, 1961). На этом рифе были выловлены все известные рыбы и креветки, выполнявшие роль чистильщиков. Спустя несколько дней число рыб на рифе стало убывать. Через две недели почти все крупные рыбы, исключая строго территориальных (имеющих гнезда), покинули подопытный риф. Среди оставшихся резко возросло число рыб с болячками, язвами и деформированными плавниками. В большие морские аквариумы оказалось необходимым подсаживать рыб-чистильщиков и креветок для сохранения здоровья населяющих их рыб. Судя по натурным наблюдениям, многие рыбы, особенно больные, тратят на процедуру очистки столько же времени, сколько на кормежку. Больные рыбы приходят на "станцию" несколько раз в течение дня. На "станциях" часто образуются большие "очереди" клиентов и между ними вспыхивают драки (Feder, 1966). Замечено, что участки рифа, где хорошо ловится рыба, являются такими "станциями" очистки, где по этой причине происходит скопление рыб.

Не вполне ясными остаются физиологические и поведенческие механизмы, которые предотвращают поедание рыб-чистильщиков их клиентами-хищниками, такими, как мурены, груперы, окуни, к которым они смело заплывают прямо в пасть. Действительно, рыбы-чистильщики никогда не встречаются в желудках клиентов (Randall, 1962). Более того, когда рыба-клиент считает, что ее уже достаточно хорошо почистили, или когда ей угрожает опасность, она дает знак рыбе-чистильщику, работающей у нее во рту, например резко захлопывает и открывает рот или встряхивает головой. Получив такой сигнал, рыбка-чистильщик немедленно выплывает у нее изо рта (Randall, 1962).

Рыбы-чистильщики, несомненно, являются ключевыми видами экосистемы рифа. От их функции зависит само существование сообществ рифовых рыб (Feder, 1966). Многие их виды вообще не могли бы существовать из-за болезней и паразитов без их постоянной обработки чистильщиками.

Приведенные выше данные о социальной организации сообществ коралловых рыб и их адаптивном поведении показывают, насколько они сложны в таких зрелых экосистемах, какими являются экосистемы коралловых рифов. Они демонстрируют также множество примеров конвергенции путей и механизмов экологических адаптаций (включая поведение), направленных на решение основных задач вида: нагула, размножения и избегания выедания хищниками, в наземных экосистемах и в экосистемах коралловых рифов.

10.7. РАЗМНОЖЕНИЕ РИФОВЫХ РЫБ

Как уже отмечалось выше, основная тенденция эволюции рифовых рыб была направлена на возрастание специализации. Следствием специализации явилось увеличение их видового разнообразия, что неизбежно привело к разрежению их видовых популяций. Это создавало определенные трудности для размножения рифовых рыб. Поэтому у многих рифовых рыб, особенно у малочисленных их видов, появились адаптационные механизмы, которые способствуют успеху их размножения (Breder, Rosen, 1966). В их числе существование моногамных пар у многих бычков и хетодонтид, гермафродитизм у рыб-попугаев, бычков, губанов, выбор мест нереста, не-

доступных для хищников, забота о сохранности икры и вылупившейся молоди у некоторых бычков, кардиналов, помацентрид и сингнатид (Hudson, 1977; Sale, 1980). Основные сведения о размножении рифовых рыб и рекрутировании мальков обобщены в обзорах Иоханнеса (Johannes, 1978a), Сэйла (Sale, 1980) и Трешера (Thresher, 1984).

Одна из наиболее существенных особенностей структуры сообществ рифовых рыб состоит в широком распространении гермафродитизма и способности к смене пола рыбами во взрослом состоянии (Shapiro, 1977, 1979). Гермафродитизм и способность к смене пола встречаются преимущественно у бычков, груперов, губанов, у рыб-попугаев и у хетодонтид. Видовые популяции этих типично рифовых рыб, как правило, бывают разреженными. Для них характерно сложное социальное поведение. Одним из его проявлений является смена пола частью особей локальных групп во взрослом состоянии, обеспечивающая ликвидацию диспропорции самцов и самок при их парном нересте, который в наибольшей степени распространен среди рифовых рыб (Sale, 1982). При этом у нормальных гермафродитов большая часть популяций или все ее особи во взрослом состоянии имеют развитые гонады и семенники одновременно Это дает им возможность функционировать в зависимости от соотношения полов в локальной популяции как самки или как самца. К таким рыбам относятся некоторые груперы из рода Hypoplectrus (Barlow, 1975). У синхронного гермафродита-групера Serranus subligarius обе железы могут функционировать одновременно, производя самооплодотворение. Однако чаще всего у рыб-гермафродитов наблюдается во взрослом состоянии смена пола самками, которые начинают функционировать как самцы (протогиния, Reinboth, 1973). Более редки виды гермафродитных рыб, у которых, наоборот, самцы во взрослом состоянии превращаются в самок (Robertson, 1972). При этом в первом случае в локальных группировках видовых популяций преобладают самки, а во втором самцы. У многих видов протогинически гермафродитных рыб превращение взрослых самок в самцов сопровождается быстрым их ростом и сменой окраски. Внешне самцы некоторых видов гермафродитных рыб, появляющиеся путем смены пола самками, настолько отличны от них и от "первичных самцов" по окраске и размерам тела, что их принимали за особей разных видов. Если в группе протогинических рыб присутствуют "первичные самцы", выросшие прямо из личинок, они почти всегда имеют меньшие размеры тела, чем те, которые появляются путем смены пола из самок. Соотношение численности самок и таких "первичных самцов" составляет от 2 до 40, т.е. один самец в их популяциях приходится на 2–40 самок. Остальные самцы, необходимые для нереста, появляются при смене пола взрослыми самками (Shapiro, 1979). У некоторых протогинических рыб "первичные самцы" вообще отсутствуют.

В качестве примеров вида, у которого самки меняют цвет и размеры, превращаясь в самцов, можно привести групера Anthias squammipinnus. Самки этих рыб имеют разномерную золотисто-оранжевую окраску с красноватой полоской. У "первичных самцов" окраска совершенно другая. Их голова и передняя часть тела окрашены в красновато-фиолетовый цвет, а дорзальная часть тела вместе с плавниками – бледно-розовые с большим оранжевым пятном. Превращаясь в самца, самка постепенно меняет раскраску тела, которая становится похожей на раскраску "первичного самца" (Shapiro, 1981). У некоторых протогинических губанов и рыб-попугаев "первичные самцы" окрашены скромно, их окраска сходна с окраской самок. "Вторичные самцы", произошедшие при смене пола самками, крупнее "первичных самцов" и имеют яркую окраску.

Один из наиболее массовых видов рыб-попугаев карибских рифов Scarus croicensis имеет две по-разному раскрашенные формы. Одна из них – монотонно окрашенные рыбы. Они могут быть самками или "первичными самцами", которые нерестятся небольшими группами. Вторая форма – ярко раскрашенные более крупные рыбы – включает самцов, произошедших от гермафродитных самок, изменивших свой пол.

У протогинических рыб самки имеют двудольные яичники, в которых при их превращении в самцов фолликулярные ткани резорбируются и на их месте разрастается

сперматогенная ткань, формируя молоки. У некоторых видов в ткани яичников имеются как бы зачаточные семенники. Есть виды, у которых в яичниках сперматогенная ткань вообще отсутствует. При смене самками пола последняя начинает развиваться из ткани стенки яичника (Shapiro, 1979). В ткани сформировавшихся таким путем молок можно найти также и ооциты, которые отсутствуют в молоках "первичных" самцов того же вида. Продолжительность самой смены пола и трансформации яичников в молоки у протогинических самок составляет от 2 недель до 2–3 месяцев.

До начала 70-х годов предполагали, что смена пола у рифовых рыб-гермафродитов связана с возрастными стадиями, т.е. в группе протогинических гермафродитов часть особей, в молодости функционирующих как самки, в более позднем возрасте превращаются в самцов. Однако позже удалось экспериментально доказать, что непосредственным стимулом для смены пола самками является недостаток половых партнеров в локальной группе рыб. Удаление нескольких самцов из локальной группы губанов-чистильщиков Labroides dimidiatus и груперов Anthias squamipinnus неизменно вызывало превращение части самок – членов этой группы в самцов таким образом, что равновесие полов в группе быстро восстанавливалось (Finshelson, 1970; Robertson, Choat, 1974). Впоследствии такой же эффект превращения самок во "вторичных" самцов при изъятии части "первичных" самцов из локальной группы был установлен у протогинических видов губанов Thalassoma bifasciatum, у помацентрид Amphiprion melanopus, у хетодонтиды (рыбы-ангела) Centropyge interruptus (Shapiro, 1979). Изъятие самки из моногамной пары у протоандрического гермафродита – рыбы-клоуна Amphiprion вызывает превращение покинутого самца во "вторичную" самку. То же самое происходит, если самку в моногамной паре меняют на самца. Тогда один из самцов превращается в самку и опять моногамная пара восстанавливается.

Превращение протогинических самок многих видов гермафродитных рыб в самцов со сменой окраски и перестройкой яичников в молоки можно было вызвать путем введения им мужского полового гормона тестостерона (Stoll, 1968; Ogden, Buckman, 1973). Невзрачно окрашенные "первичные" самцы некоторых губанов после введения им тестостерона приобретали яркую раскраску, свойственную вторичным самцам, которые появляются при смене пола у самок. При смене пола самки, превратившиеся во "вторичных" самцов, меняют и свое поведение (Robertson, Choat, 1974). Например, у губана Thalassoma bifasciatum для "первичных" самцов характерен коллективный нерест, тогда как для вторичных – только парный. Если изъять из группы самого крупного лидирующего в ней "вторичного" самца, самая крупная самка в группе меняет пол и берет на себя роль лидирующего самца.

Интересны в этом отношении наблюдения смены пола у рыб-чистильщиков Labroides dimidiatus. Эти мелкие губаны живут на "очистных" станциях (см. 10.6.5) небольшими территориальными группами-гаремами, которые состоят из одного доминирующего "вторичного" самца, 5–6 самок и нескольких молодых рыб. "Первичные" самцы у этой гермафродитной рыбы вообще отсутствуют. Молодь ее представлена только самками. Доминирующий "вторичный" самец крупнее остальных рыб. Он ревниво охраняет территорию гарема от других рыб и других самцов. Наблюдения показали, что доминирующий самец проявляет агрессивное поведение по отношению к своим самкам, как бы создавая у них настроение подавленности, подчиненности. Это и является основным фактором, который ингибирует их превращение в самцов. После изъятия доминирующего самца из такой группы уже спустя 1–2 часа его участок в центре территории берет на себя крупная самка. Она начинает вести себя как доминирующий самец. Через 2–3 недели она меняет окраску и превращается в самца (Robertson, 1972; Robertson, Choat, 1981). Эти данные четко доказывают тесную связь и адаптивную взаимообусловленность социальных отношений и физиологических механизмов смены пола у гермафродитных рыб.

Среди представителей массовых видов гермафродитных рыб, способных менять пол во взрослом состоянии, наряду с упоминавшимися выше видами рыб следует назвать груперов (Hypoplectrus chlorurus, H. pulella, Serranus subligarius), хетодон-

тид (род Centropyge), рыб-ангелов (Holacanthus tricolor), рыб-попугаев (Scarus croiscensis, Leptoscarus vaigiensis и др., всего более 30 видов), многих губанов (роды Halichoeres, Labrus, Bodianus rufus, Thalassoma duperrey) (Barlow, 1975a; Ross, 1981; Robertson et al., 1982).

Сложная социальная организация и территориальное поведение многих истинно рифовых рыб в значительной степени направлены на решение задачи размножения вида. Они проявляются, в частности, в разнообразии состава нерестовых группировок. Среди рифовых рыб имеются примеры всех основных видов нерестовых групп: временные пары, постоянные моногамные пары, гаремы, коллективный нерест. Временные нерестовые пары образуют перед нерестом многие средние и крупные хищники и бентофаги рифа, живущие в одиночку. В их числе многие груперы, спинороги, рифовые акулы, тетрадоны (Barlow, 1975). Для привлечения партнера с целью образования нерестовой пары некоторые рыбы-одиночки устраивают нечто вроде "токования". Мне приходилось видеть таких "токующих" рыб. Пестро раскрашенная рыба выбирает место с хорошим обзором у выступа рифа. Распустив плавники, она совершает периодические проплывы снизу вверх, кружась или кувыркаясь. Через некоторый интервал времени проплыв повторяется.

Моногамные пары, существующие в течение длительного времени, известны у многих хетодонтид, у бычков и помацентрид (Reese, 1975, 1981). Существование таких пар наряду со способностью охранять территорию или рыть норки значительно увеличивает успех размножения у рыб, имеющих разреженные популяции. Особенно это касается хетодонтид, которые нерестятся порциями в течение всего года. Гермафродитные территориальные рыбы часто живут гаремами по 3—10 самок с одним доминирующим "вторичным" самцом. "Первичных" самцов у таких видов обычно не бывает. Гаремы наблюдались у рыб-чистильщиков Labroides dimidiatus и у рыб-ангелов Centropyge flavissimus. В последнем случае (Bauer, Buner, 1981) нерест у рыб может происходить практически ежедневно. Он сопровождается сложным ритуалом. Перед заходом солнца самец Centropyge приводит своих самок (3—5 особей) на специальную нерестовую площадку, принадлежащую постоянно этому гарему. Площадка выбирается так, чтобы на ней были убежища на случай атаки крупного хищника во время брачного ритуала. На площадке каждая самка занимает место вблизи убежища. Самец обследует территорию и прогоняет всех чужих рыб за ее пределы, после чего начинает процедуру "ухаживания". Он подплывает поочередно к каждой самке и пытается с ней заигрывать, издавая своеобразные урчащие звуки. Если икра у самки готова и она хочет нереститься, она урча выплывает навстречу самцу. Они носятся кругами друг за дружкой, после чего самец идет к другой самке и так же готовит ее к нересту. Так он обходит всех самок несколько раз, выбирая среди них ту, которая в наибольшей мере готова к нересту. Признаком этого служит особая ее поза, когда у нее начинают трепетать грудные плавники. Она поднимается вместе с самцом в толщу воды. Самец трет своим носом ее брюшко и она выпускает икру, которую самец оплодотворяет. Затем самка возвращается в убежище, а самец приступает к ритуалу нереста с оставшимися самками.

Парный и групповой нерест может встречаться в пределах одного вида одновременно. У губанов Thalassoma bifasciatum самки с "первичными" самцами нерестятся группами, с "вторичными" самцами — парами. Преобладающим видом нереста у рифовых рыб является нерест временных пар в толще воды, который, как правило, также сопровождается сложным ритуалом (Neudacker, Lobel, 1981). Среди рифовых рыб широко распространен половой диморфизм. Многие из них в период нереста меняют свою маскировочную окраску на яркий брачный наряд. Исследования успеха в ухаживании самцов мономорфных и диморфных видов рыб показали, что у диморфного вида помацентриды Glyphidodontops этот успех выше и достигается более простым ритуалом ухаживания, чем у мономорфного вида того же рода (Thresher, 1984).

Некоторые виды типично рифовых рыб из семейств Apogonidae, Blennidae, Pomacentridae, Gobiidae, Tetraodontidae, Syngnatidae, Siganidae, обитающие в придонных биотопах, откладывают икру на твердый субстрат. Эти рыбы, как правило, охраняют

отложенную икру до тех пор, пока из нее не выйдут личинки и не поднимутся в толщу воды (Johannes, 1978). Известны виды рыб, которые охраняют своих личинок до тех пор, пока они не станут вполне самостоятельными. К числу таких рыб принадлежат помацентриды Acanthochromis polycanthus и Chromis dimidiatus (Robertson, 1973). Самцы помацентрид из рода Glyphiodon строят гнезда и привлекают в них самок для нереста после сложного ритуала ухаживания (Thresher, 1983). Бычки, живущие парами в гнездах на песчаном дне, роют специальные норки для нереста. В них самки откладывают икру. После этого туда заплывает самец и самка его в ней "запечатывает". Самец остается в норке 2–3 дня, пока не выведутся личинки. Периодически самка его выпускает. Но личинки еще долго остаются в "запечатанной" норке (Hudson, 1977).

Нерест большинства видов рифовых рыб носит сезонный характер (Munro et al., 1973; Sale, 1982), хотя, как мы видели в случае с Centropyge flavifasciatum, у некоторых видов нерест происходит перманентно в течение всего года. Сезонные периоды размножения длятся до 3–4 мес и приходятся, как правило, на весенне-летний периоды (Williams et al., 1984). В это же время в воде близ рифов наблюдается максимум численности икры и личинок. Число икринок в порции выметываемой икры варьирует у разных рифовых рыб от нескольких сотен у помацентрид до нескольких миллионов у более крупных рыб сиганид. Однако даже у мелких рыб помацентрид сумма выметываемых порциями икринок за сезон составляет несколько десятков тысяч. Как уже отмечалось выше, у большинства рыб рифа, даже у таких донных рыб, как барабули, кефали, хетодонтиды, помацентриды, рыбы-хирурги, скорпены, диодоны, груперы, нерест протекает в толще воды, причем выметывается пелагическая икра. У некоторых помацентрид икра демерсальна. Она периодически садится на дно, а потом всплывает. Стратегия рыб, имеющих пелагическую икру, состоит в том, чтобы нереститься по возможности подальше от рифа в океане, где икра будет в меньшей степени подвергаться выеданию (Sale, 1980). Установлено, что средние и крупные рыбы рифа совершают нерестовые миграции (Johannes, 1978). В числе таких мигрантов, уходящих из лагуны и с флета на нерест в толщу воды над внешним склоном рифа, каранксы, луцианы, груперы, барабули, хетодоны, саганиды. Места нереста вне рифа выбираются этими рыбами такими, чтобы течение принесло их личинок обратно к родному рифу (Johannes, 1978). В пределах крупных рифовых систем, таких, как Большой барьерный риф Австралии, происходит перенос личинок прибрежными течениями между близлежащими рифами (Williams et al., 1984). Личинки могут снижать скорость переноса, плывя против течения или уходя в более глубокие слои, где течения слабее. Пелагическая икра, а затем и вылупившиеся из них личинки очень интенсивно выедаются рыбами, ракообразными, сагиттами, медузами (Emery, 1968). Поэтому их возврат не превышает долей процента. Эти потери компенсируются большой продолжительностью периода нереста (3–4 мес), порционным икрометанием и большим количеством выметываемой икры.

Пелагические личинки рифовых рыб живут в прибрежных водах или в водах лагуны, питаясь зоопланктоном (Leis, 1981). Для их выживания на ранних стадиях важно, чтобы в этих водах в достаточном количестве был мелкий зоопланктон: велигеры, трохофоры, науплиусы, инфузории. Поэтому для оценки условий размножения рифовых рыб большое значение приобретают оценки биомассы микрозоопланктона в водах коралловых рифов (Sammarco, Cranshaw, 1984). Важной особенностью поведения пелагических личинок являются их суточные вертикальные миграции. Днем многие их них уходят в глубину или в донные биотопы, как и демерсальный зоопланктон (см. 6.4.2). Таким путем они избегают выедания их дневными хищниками.

Продолжительность пелагической стадии развития личинок рифовых рыб составляет 2–3 недели у помацентрид, рыб-ворчунов (Haemulon), 1–2 мес у хетодонтид, луцианид, сиганид, груперов, 2–3 мес у тетрадонов и 6–10 мес у мурен (Goldman et al., 1983; Brothers et al., 1983; Williams et al., 1984). При отсутствии подходящего биотопа для оседания личинок их личиночный период может затягиваться на более длительный срок (Johannes,

1978). После окончания личиночного периода личинки возвращаются на свой риф или попадают на соседние рифы. При этом значительная часть вернувшейся молоди некоторое время живет в толще воды лагуны. Заросли макрофитов и патч-рифы лагуны служат ей местом укрытия от выедания (Jones, Chase, 1975).

Рекрутирование молоди носит сезонный характер и сильно варьирует в разные годы (Talbot et al., 1978; Williams, 1983). Неравномерность рекрутирования молоди и служит, по-видимому, причиной колебаний состава сообществ рифовых рыб (Sale et al., 1984). Однако в целом, как мы видели выше (см. 10.3), эти сообщества достаточно стабильны. Одним из важных факторов, обеспечивающих эту стабильность, является то, что взрослые рыбы-резиденты отдельных участков отгоняют и поедают чужую молодь, позволяя рекрутироваться только молодым рыбам своего вида (Russel et al., 1974). После рекрутирования пелагических личинок донных рыб в состав локальных групп или стай образ жизни личинок коренным образом меняется. Молодая рыба адаптируется к оседлому образу жизни. Средняя продолжительность жизни оседлых рифовых рыб оценивается в 4–5 лет (Starck, Schroeder, 1970; Ross, 1978), а максимальная – в 5–10 лет.

ГЛАВА 11

СООБЩЕСТВА КОРАЛЛОВ В ЭКОСИСТЕМЕ РИФА

11.1 СИСТЕМА КОРАЛЛОВ, ТЕРМИНОЛОГИЯ

Кораллы являются кишечнополостными животными и относятся к типу Coelenterata. Подавляющее их большинство входит в состав класса Anthozoa, который объединяет истинные кораллы и актинии. Лишь два семейства кораллов с небольшим числом видов относятся к другому классу типа Coelenterata – к классу Hydrozoa-гидроидов. Главное отличие представителей этих двух классов состоит в том, что кораллы, которые относятся к Anthozoa, в течение всей жизни существуют в виде полипов, тогда как гидрокораллы, как и все другие гидроиды, в начале жизненного цикла имеют медузоидную стадию в виде гидромедуз.

Кораллы класса Anthozoa, или истинные кораллы, по строению своих полипов делятся на две большие группы, различающиеся также и по строению колоний и по многим эколого-физиологическим показателям. Это подклассы Hexacorallia, или Zoantharia (шестилучевые кораллы), и Octocorallia, или восьмилучевые кораллы. В составе подкласса Hexacorallia выделяют отряд Scleractinia, или Madreporaria, к которому и относятся большинство рифостроящих кораллов (рис. 11.1). Отличительная особенность склерактиний состоит в способности их полипов образовывать массивный известковый (арагонитовый) скелет в виде чаши, в которой прячется полип. Представители других отрядов, входящих в подкласс шестилучевых кораллов, такой способностью практически не обладают. Кораллы из отрядов Corallimorpharia, Anipatharia, Ceriantharia, а также частично зоантарии (род Palythoa; отряд Zoanthidea), будучи колониальными животными, образуют органоминеральный скелет из хитиноподобного или рогоподобного материала, инкрустированного карбонатами кальция и магния, а также другими минеральными компонентами. Актинии, которые в составе отряда Actiniaria также входят в состав подкласса шестилучевых кораллов, вообще не образуют наружного скелета.

Таким образом, в составе шестилучевых кораллов истинными рифостроителями являются представители только одного из 6 входящих в этот подкласс отрядов – отряд Scleractinia. До недавнего времени кораллы, относящиеся к этому отряду, называли мадрепоровыми. В составе подкласса шестилучевых кораллов в число истинных рифостроителей, образующих массивный известковый скелет, входят лишь два их вида: Tubipora musica ("органчик") и Heliopora coerulea. Остальные представители восьмилучевых кораллов имеют скелет, состоящий из органической хитиноподобной или коллагеновой основы (матрикса), армированной массой мелких известковых спикул, которые после их отмирания поставляют карбонатный материал, участвуя таким путем в формировании известковой основы рифа и его рыхлых донных осадков.

По функциональному значению все кораллы обычно делят на рифообразующие и нерифообразующие. К рифообразующим кораллам, которые первоначально называли еще герматипными (т.е способными образовывать биогермы–биогенные карбонатные постройки), относят те их группы, которые образуют массивный известковый скелет. На схеме (см. рис. 11.1) они обведены общей пунктирной рамкой. Это прежде всего склерактинии и гидрокораллы, а также два вида восьмилучевых кораллов. Все эти кораллы содержат в тканях своих полипов симбиотические водоросли зооксантеллы, наличие которых способствует формированию у кораллов массивного известкового

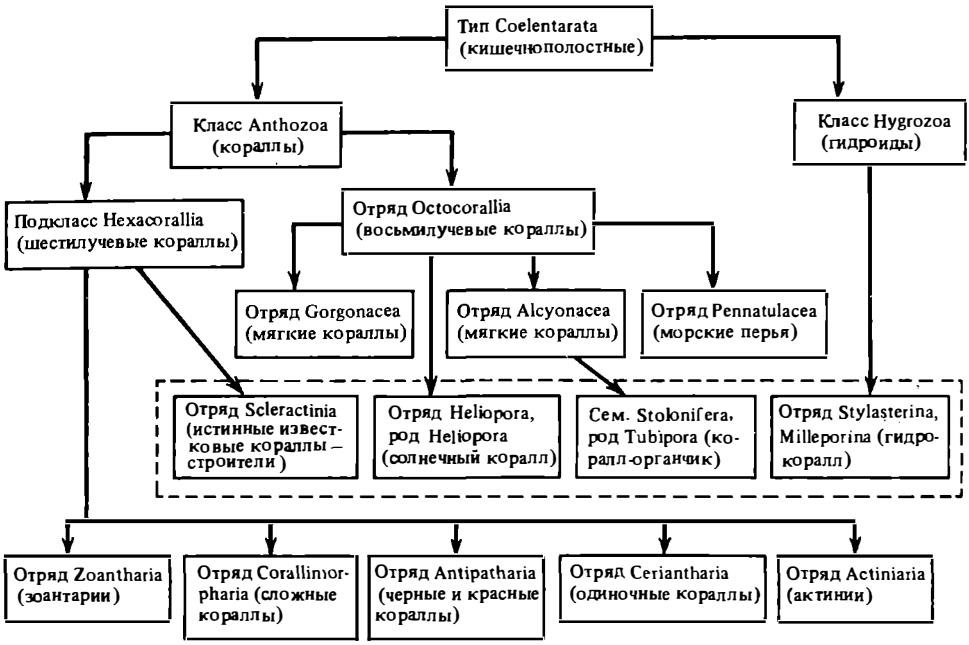


Рис. 11.1. Кораллы в системе кишечнополостных (схем); прерывистой линией объединены герматипные кораллы – рифостроители

скелета (см. 3.2). Поэтому впоследствии герматипными кораллами стали называть кораллы, имеющие симбиотические водоросли в своих полипах в отличие от агерматипных кораллов, полипы которых не имеют зооксантелл. Позже такое двойное значение этого термина привело к известной путанице понятий, которая может дезориентировать непосвященного читателя. В связи с указанной путаницей в терминологии в последнее время делаются предложения о ее пересмотре и уточнении (Schuhmacher, Zibrowius, 1985). Фактически среди кораллов встречаются, как мы видели, все четыре комбинации двух их свойств: способности их к рифостроению (герматип–агерматип) и наличие у них зооксантелл (симбионт–асимбионт). Соответственно кораллы можно разделить по этим признакам на следующие группы:

Герматипы-симбионты. В эту группу попадают почти все рифостроящие склерактиниевые кораллы, октокораллы и гидрокораллы (см. рис. 11.1).

Герматипы-асимбионты. К таким кораллам относятся упоминавшиеся выше некоторые виды склерактиний из родов Tubastrea и Dendrophyllia, а также гидрокоралл Stylaster elegans.

Агерматипы-симбионты. В эту группу входят из числа склерактиниевых кораллов мелкие фунгиды, которые существуют в виде отдельных полипов, а также коралл из сем. Agaricidae Leptoseris pruvoti. Сюда же относится большая часть мягких кораллов из порядка Alcyonacea (Octocorallia), а также значительная часть горгониевых кораллов, имеющих симбиотические зооксантеллы.

Агерматипы-асимбионты. Из числа склерактиниевых кораллов к таким кораллам можно отнести ряд видов родов Dendrophyllia и Tubastrea, не образующих крупных колоний. Среди других шестилучевых кораллов к этой группе относятся представители отрядов Antipatharia, Corallimorpharia и Ceriantharia, а из числа восьмилучевых кораллов–асимбиотические мягкие кораллы (например, Nephtea) и многие горгонарии, не имеющие симбиотических водорослей.

Приведенная выше классификация точнее отражает свойства отдельных групп корал-

лов. Однако ввиду того, что в подавляющем большинстве случаев герматипные виды склерактиниевых кораллов одновременно являются и симбиотическими, применение термина "герматипный" как синонима "симбиотический" можно считать вполне оправданным, тем более что он общепринят в литературе. В этом смысле он будет применяться нами ниже.

Ниже приводятся некоторые общие сведения о строении, распределении и экологии кораллов, которые необходимы для дальнейшего изложения и которые слабо представлены в учебной литературе по зоологии беспозвоночных.

11.2 СКЛЕРАКТИНИЕВЫЕ КОРАЛЛЫ

Подавляющая часть современных склерактиниевых кораллов представлена герматипными колониальными формами, хотя в ранний период своей эволюции большинство из них были одиночными животными, сходными с актиниями. Приобретение древними склерактиниями способности к колониальному росту сопровождалось уменьшением размеров индивидуальных полипов. Однако при этом они получали большие преимущества, прежде всего в том, что, имея форму колоний, они смогли приподняться над дном и избежать тем самым вредного влияния заиления, которое является одним из главных факторов, угнетающих развитие сидячих донных животных. Приобретенная ими колониальная форма позволила им оптимально расположить полипы в пространстве как в отношении использования световой энергии, так и в отношении ловли ими вертикально мигрирующего зоопланктона. К тому же ветвистые колонии склерактиний хорошо противостоят воздействию волны, а консолидированные – выеданию. Поразительное разнообразие форм колоний склерактиний от массивных, плоских, ребристых, воронковидных, корковидных до разнообразных форм ветвистых кораллов непосредственно связано со стратегией выживания, выработанной каждым их видом или отдельными их группами в процессе эволюции и освоения ими биотопов шельфа (Connell, 1973, см, также 12.1). В составе склерактиний сохранились и одиночные неприкрепленные их формы, представленные отдельными свободно живущими полипами (Fungiidae).

Строение полипов склерактиниевых кораллов в своей основе сходно со строением актиний. Они имеют бокалообразное тело и шесть или кратное шести количество простых гладких щупалец. В кишечной полости полипа имеется шесть или кратное шести количество мезентериальных септ-перегородок. От их краев отходят мезентериальные нити, которые гистологически отличны от тканей эндотелия, выстилающих кишечную полость полипа. Мезентериальные нити несут в себе группы клеток железистого типа и являются органами пищеварения полипа (Yonge, 1968). У большинства склерактиниевых кораллов их длина такова, что позволяет им выходить наружу через рот или через стенку кишечной полости полипа и переваривать вне тела пойманные полипом крупные жертвы, которые он не может проглотить.

Отличие полипов склерактиний от полипов актиний состоит в их способности строить наружный известковый скелет (Рифы, . . , 1987). Скелет индивидуального полипа, именуемый кораллитом, состоит из базальной пластинки, которая окружена бокаловидной текой. От теки внутрь ее отходят радиальные перегородки-септы. Размеры полипов у разных групп герматипных склерактиний варьируют от 1мм до 30–40 см (см. 12.2). Размеры колоний разных систематических групп склерактиниевых кораллов также варьируют в очень широких пределах: от нескольких сантиметров (Psammocora, Galaxea) до 2–3 м. Средние же их размеры в сообществах риф-флета и склонов обычно бывают небольшими (10–20 см), так же как и их средний возраст (3–6 лет), поскольку смертность кораллов с возрастом резко возрастает (Bak, Luckhurst, 1980).

Сообщества герматипных склерактиниевых кораллов, населяющие коралловые рифы, отличаются большим видовым разнообразием (Potts, 1983). Общее число истинных их видов достигает 530 при общем числе их родов около 110. Они обитают преиму-

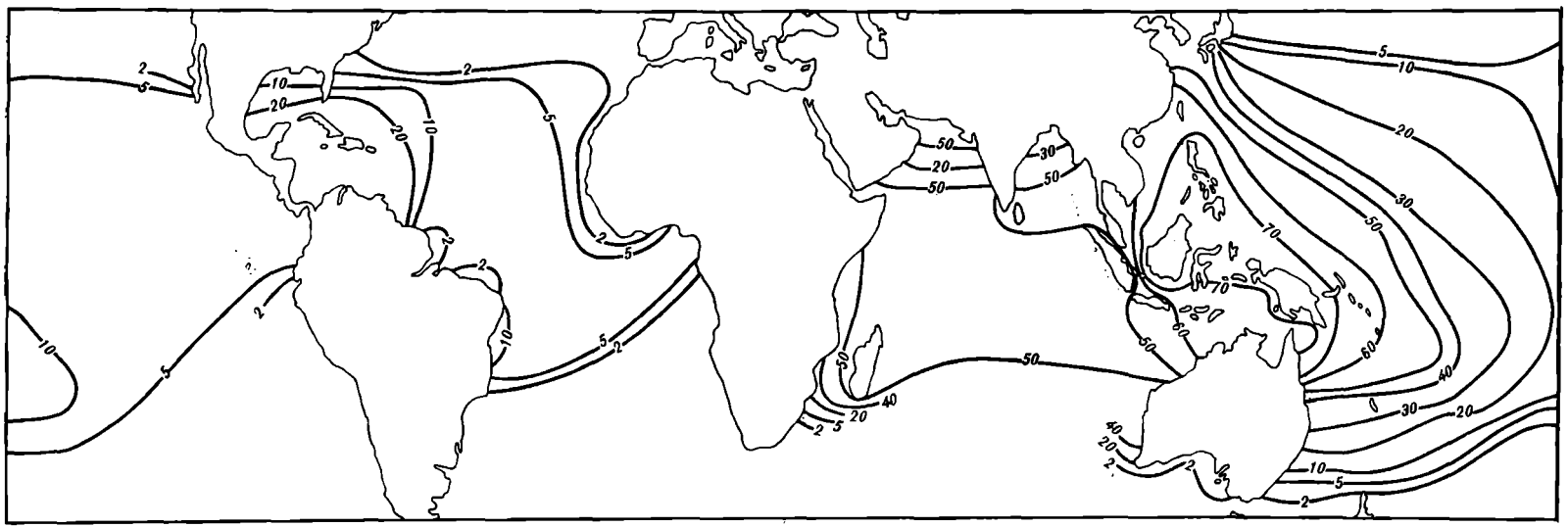


Рис. 11.2. Число родов склерактиниевых кораллов, представленных на рифах в разных регионах (по: Veron, 1985)

щественно лишь в пределах тропического шельфа в верхних его горизонтах до глубин 80–100 м, где температура воды не опускается ниже 18–19°С. Число родов агерматипных склерактиниевых кораллов еще выше, чем склерактиниевых. Всего их около 150 родов. Они заселяют донные биотопы всех зон Мирового океана до полярных широт и до глубин более 1500 м (Келлер, 1976; Cairns, 1982). Видовое разнообразие фауны склерактиниевых герматипных кораллов, равно как и ее состав, варьируют на рифах разных регионов Мирового океана. Общее число родов этих рифостроящих кораллов достигает максимума на рифах в районе Индонезии–Филиппин– севера Австралии, где можно насчитать до 70 родов и 250–350 видов герматипных склерактиний (Porter, 1972; Veron, 1985). Схема распределения численности их родов в разных регионах представлена на рис. 11.2. Беднее всего по числу родов этих кораллов рифы Атлантики – всего около 20.

Такая неравномерность распределения фауны наиболее поздних по своему происхождению склерактиниевых кораллов в бассейнах Мирового океана является свидетельством ее относительной молодости. Положение о том, что формирование фауны склерактиний на современных рифах продолжается интенсивно и в наше время (Potts, 1981; Veron, 1985), подтверждается также и фактом резкой обособленности их фаун в Атлантике и в Индо-Тихоокеанском регионе. В Атлантическом океане, более молодом по возрасту, фауна склерактиний в 3–4 раза беднее, чем в Индо-Тихоокеанском бассейне. Только 6 родов из 60–70 родов, обитающих на индо-тихоокеанских рифах можно встретить и на рифах Атлантики. В их числе Acropora, Cladocora, Favia, Madracis, Porites и Siderastrea. При этом на рифах Атлантики практически все виды указанных общих родов иные, чем в Индо-Пацифике. Общим для рифов этих регионов Мирового океана можно считать лишь один вид рода Siderastrea (S. radians). Среди 150 агерматипных склерактиний общими для обоих бассейнов являются около 20 родов и всего 3–5 видов, в числе которых такие массовые их виды, как Tubastrea aurea и Magracis asperula. Сама по себе обособленность фауны даже агерматипных склерактиний Атлантического и Индо-Тихоокеанского регионов также весьма показательно демонстрирует общую относительную молодость фауны склерантиниевых кораллов Мирового океана. Действительно, фауна агерматипных склерактиний, обитающая в пределах умеренных и высоких широт, в меньшей степени изолирована географически, имея канал связи между этими двумя регионами в пределах Южного океана.

Как уже отмечалось ранее, наибольшее видовое разнообразие фауны герматипных склерактиний зарегистрировано в рифовых комплексах на стыке Индийского и Тихого океанов в районе Индонезии, Филиппин, и северной части Большого барьерного рифа. Число их родов составляет здесь 60–70 и число видов 250–350. Достаточно богата фауна кораллов на рифах центральной части Индийского океана, в Красном море и в западной части Тихого океана: 50–60 родов и 150–250 видов (см. рис. 11.2). На рифах Западной Атлантики обычно встречается 15–25 родов герматипных склерактиний и 30–60 их видов. Самая бедная фауна склерактиний характерна для восточных побережий Африки и центральной Америки: 3–5 родов и 7–12 видов. На отдельных рифах в центре Индо-Тихоокеанского региона можно найти до 30–50 родов и 80–200 видов герматипных склерактиний. На отдельных рифах Западной Атлантики обнаруживают обычно 10–20 родов и 15–30 их видов.

Высокий уровень видового разнообразия современной фауны склерактиний непосредственно обусловлен многократным прерыванием процесса их видообразования, вызванным частыми значительными колебаниями уровня океана в плиоцене. Процесс видообразования и диференциации фауны современных герматипных склерактиниевых кораллов начался сравнительно недавно, всего 20–30 млн лет назад в миоцене после закрытия Тетиса и начавшегося образования Атлантического океана. До этого периода фауна герматипных склерактиний, которая появилась в мезозое около 240–600 млн лет назад, была достаточно равномерно распределена в мелководных зонах эпиконтинентальных морей мезозойского Тетиса и занимала в их донных биотопах одно из ведущих мест. Большинство современных их семейств и родов сформировались уже к середине

четвертичного периода. В позднечетвертичном периоде произошло разделение фауны склерактиний на Индо-Тихоокеанскую и Атлантическую, которое значительно ускорилось после образования 3–5 млн лет назад Панамского перешейка, полностью разделившего тропическую зону обоих бассейнов (McCoy, Heck, 1976). Затем в периоды оледенения, которые в плиоцене, а затем и в плейстоцене следовали один за другим, начались сильные колебания уровня океана (см. 1.3), вызывавшие периодические осушки и гибель фауны герматипных склерактиний как в Атлантике, так и в Индо-Тихоокеанском регионе. Всего только шесть родов герматипных склерактиний, живших до закрытия Панамского перешейка в обоих бассейнах, пережили оледнения и осушки и сейчас встречаются по обе его стороны в Атлантике и в Индо-Пацифике. Эти роды были перечислены выше. Однако, даже и в пределах этих родов составляющие их виды в обоих бассейнах иные, образовавшиеся уже в плейстоцене (Stehli, Wells, 1971; Stanley, 1981). От этих осушек и похолоданий, связанных с оледнениями, погибали прежде всего именно герматипные склерактинии, которые живут только в верхних горизонтах тропического шельфа. В периоды между оледенениями, когда остатки пережившей их фауны начинали заново развиваться и строить новые рифы, начиналось интенсивное видообразование (Potts, 1981), о чем и свидетельствует полная разделенность фауны Атлантики и Индо-Пацифики на уровне видов. Современные рифы, как мы знаем, очень молоды. Им всего 7–10 тыс лет (см. 1.3). Их рост и соответственно формирование фауны рифостроящих кораллов продолжаются и в наше время, что не в последнюю очередь объясняет высокое их видовое разнообразие в пределах отдельных рифов (Macintyre, Glynn, 1976; Potts, 1981; Randall, 1985).

Исследователи, изучавшие состав фауны центральной части Индо-Тихоокеанского региона, восточной части Индийского океана и Красного моря, обратили внимание на поразительную гомогенность фауны в пределах отдельных рифов этих районов, разнесенных на большие расстояния. Эти сведения были интерпретированы как свидетельство в пользу того, что герматипные склерактинии Индо-Тихоокеанского региона прошли длительное и непрерывное эволюционное развитие в биогеографическом центре своего происхождения, где они сохранялись в периоды оледенения и откуда постепенно распространялись по всему бассейну (Newell, 1971; Rosen, 1971; 1984; Briggs, 1974). Однако такую точку зрения в настоящее время принять трудно, имея надежные доказательства прерывистости эволюции кораллов и роста самих рифов в конце третичного–четвертичном периоде (McCoy, Heck, 1976; Potts, 1981; Veron, 1985). Согласно последним авторам, фауна герматипных склерактиний лучше всего переживала периоды оледенений и падения уровня океана в мелководных бассейнах в зоне Филиппин–Индонезии. Поэтому данный регион, характеризующийся в настоящее время наибольшим разнообразием фауны рифообразующих склерактиний (Pichon, 1977). следует считать не центром прошлого их видообразования, а скорее центром их сохранения в периоды падения уровня океана. Отсюда при последующем подъеме уровня океана кораллы, имеющие пелагические личинки-планулы, могли сравнительно быстро распространяться вдоль побережий и между островами и вскоре равномерно вновь расселялись по всей зоне континентального шельфа Индийского и западной части Тихого океана и их островов, где сосредоточено более 80% всех коралловых рифов Мирового океана. Как показали эксперименты, планулы кораллов могут недели и даже месяцы жить в аквариумах не оседая (см. ниже 11.6.3), что доказывает возможность их разноса на большие расстояния.

Зоогеографическая широтная граница распространения герматипных склерактиний-рифостроителей определяется нижним пределом температуры, ограничивающим их рост (18–19°С). Причина существования такой температурной границы их развития скорее всего связана с тем, что при снижении температуры замедляется процесс кальцификации (Crossland et al., 1984). Для поддержания его на высоком уровне, достаточном для формирования рифов при пониженной температуре, требуется больше света. Таким образом, световой порог процесса кальцификации у кораллов в умеренных и холодных водах должен быть выше, в то время как в высоких широтах освещенность

в целом падает. Поэтому склерактинии в этих условиях не могут достичь скорости кальцификации, достаточной для компенсации и превышения скорости эрозии рифа, что является непременным условием его роста и соответственно формирования полноценных сообществ кораллов-рифостроителей.

11.3. ЗОАНТАРИИ И АНТИПАТАРИИ

Зоантарии подобно склерактиниям, образуют колонии путем почкования своих полипов. При этом большинство их видов не откладывает извести в колониях. Лишь зоантарий Palythoa имеет плотные колонии из хитоноподобного вещества, инкрустированные карбонатом кальция. Их колонии растут только латерально, стелясь по субстрату – скальному флету, обрастают ветви мертвых колоний кораллов или обломочный материал. Несмотря на ограниченный видовой состав, эта группа Hexacorallia очень широко распространена в мелководных биотопах многих рифов. Зоантарии образуют крупные поселения на скальном флете, на обломочном материале, на отмерших видах и даже на живых кораллах (Goreau, 1959; Herberts, 1972; Karlson, 1983). Наиболее распространенные на рифах зоантарии представлены только тремя видами: Zoanthus, Palythoa и Isaurus. Наиболее распространенные виды зоантарий, которые встречаются повсеместно на атлантических и индо-тихоокеанских рифах, – Zoanthus sociatus, Z. solanderi, Z. paificus и Z. sandwichiensis. На атлантических рифах массовыми видами зоантарий являются также Palythoa caribaeorum, Isaurus duchassainngi и I. spongiosus, на тихоокеанских – Palythoe taberculosa, P. caesia, P. vestitus.

Антипатарии представлены в зоне рифов черными кораллами. Они заселяют нижние зоны фор-рифа на глубинах от 30 до 50 м. Наиболее распространенными их видами являются: Antipathes hirta, A. barbadensis, A. atlantica, A. glacilis, A. thamnea (Warner, 1984). Они образуют необычайно прочные древовидные или вееpоподобные колонии высотой до 1–2 м. Их толщина у основания составляет 1–4 см. Материал несущего ствола черного коралла используется для ювелирных поделок.

11.4. ВОСЬМИЛУЧЕВЫЕ КОРАЛЛЫ

Для обозначения этой группы кораллов используют термин "мягкие кораллы". Однако, поскольку отдельные представители подкласса Octocorallia имеют массивный известковый скелет или достаточно прочный известково-коллагеновый скелет, к мягким кораллам иногда относят только представителей порядка Alcyonaceae, присоединяя в ряде случаев к ним и зоантарии (Рифы..., 1987). Мы здесь придерживаемся первой, наиболее распространенной трактовки этого термина как синонима термина "октокораллы". Мягкие кораллы занимают наряду со склерактиниями ведущее место в донных сообществах большинства рифов. По числу видов, видовому разнообразию, покрытию дна, а также и по биомассе на многих рифах они не только не уступают склерактиниям, но часто их превосходят. Мягкие кораллы играют первостепенную роль в сообществах рифов как пионеры при их заселении после катастрофических воздействий, особенно после нападения звезд Acanthaster, когда рекрутирование склерактиний бывает сильно подавлено за счет уничтожения звездами биомассы ветвистых кораллов, способных быстро восстанавливать свою численность путем вегетативного размножения (Nishihira, Yamazato, 1974; Nishihira, 1981). Мягкие кораллы служат убежищем для многих паразитов, комменсалов и симбионтов рифа. Они являются продукцентами органического вещества, биохимических метаболитов и известкового материала (Cary, 1914, 1918, 1931; Deichmann, 1936; Crossland, 1938; Bayer, 1961; Velimirov, King, 1979). Тем не менее при изучении сообществ кораллов большинство исследователей их просто игнорировали или ограничивались отдельными замечаниями об их присутствии. К тому же описание состава фауны мягких кораллов затруднено сложностью их определения и слабой разработанностью их систематики (Opresko, 1973).

Таблица 11.1

Списки массовых родов мягких кораллов подкласса Octocorallia

Индо-тихоокеанские рифы	Рифы западной Атлантики
Отряд Gorgonaceae	**Отряд Gorgonacea**
Echinogorgia, Plexauroides, Acabaria, Phabdoplexaura, Bebryce, Isis, Rumphella, Mopsella, Juncella, Parerythropodium, Briareum	Plexaura, Pterogorgia, Rhabdoplexaura, Pseudopterogorgia, Plexaurella, Gorgonia, Muricea, Elisella, Muriceopsis, Nicella, Eunicea, Swiftia, Pseudoplexaura, Lephogorgia, Thesea, Briareum, Erythropodium, Iciligorgia, Diodogorgia
Отряд Alcyonacea	
Lobophytum, Xenia, Efflatouniaria, Sarcophyton, Heteroxenia, Alcyonium, Anthelia, Sinularia, Cespicularia, Nephthea, Capnella, Dendronephthea, Cladiella, Stereonephtea, Asterospicularia, Lemnalia, Siphonogorgia, Paralemnalia, Nephthyigorgia, Telesto	
Отряд Stolonifera	
Tubipora, Clavularia, Pashyclavularia	
Отряд Helioporaceae	
Heliopora	
Отряд Pennatulaceae	
Virgularia, Cavernularia, Veretillum	

Определение октокораллов ведется по спикулам, строение которых имеет значительную изменчивость в пределах отдельных видов в зависимости от возраста, образца и экологических условий его роста (Пастернак, 1972). Система подкласса Octocorallia, с тех пор как она была предложена (Kükenthal, 1921; Stiashy, 1940), несколько раз пересматривалась и ревизовалась (Bayer, 1961, 1981; Tixier-Durivault, 1966; Cairns, 1977). В последних ее вариантах этот подкласс включает отряды: Protoalcyonaria, Alcyonacea, Gorgonacea, Helioporacea и Pennatulacea. В прежних системах выделяли еще отряды: Stolonifera, Telestacea. Теперь их включают в порядок Alcyonacea. В табл. 11.1 приводятся списки массовых родов октокораллов, населяющих коралловые рифы. Из этой таблицы видно, что их основу составляют представители двух их отрядов — Alcyonacea и Gorgonacea. Их главное различие состоит в том, что у альционарий скелетная основа состоит только из известковых спикул, тогда как у горгонарий наряду со спикулами имеются аксиальные стержни, состоящие из горгонита—коллагена, инкрустированного известью. Промужеточное положение между этими двумя основными группами занимают склераксониевые октокораллы, выделяемые в отдельный подотряд. Они имеют подобие осевого стержня, состоящего у них из отдельных спикул, соединенных органическими волокнами (Muzik, Wainwright, 1977). Подотряд Scleraxonia относили сначала к альционариям (Goldberg, 1973), а в последнее время — к отряду Gorgonaceae (Muzik, 1981). Внешне их колонии сходны с колониями горгонарий. Геолиопоры представлены на рифах одним видом: Heliopora coerulea. Гелиопора имеет массивные колонии, сходные по внешнему виду с колониями склерактиний. Столонифера Tubipora musica также имеет массивные известковые колонии, состоящие из отдельных трубковидных кораллитов.

Интерес к изучению мягких кораллов значительно возрос к 70-х годах, когда стала ясна их важная роль в донных сообществах рифов (Loya, 1972; Rees, 1973; Kinzie, 1973; Grasshoff, 1976; Benayahu, Loya, 1976), а также благодаря открытию присутствия в некоторых их видах в большом количестве биологически активных соединений типа терпеноидов и простагландинов (Cieresko, Karns, 1973). В результате было установлено, что мягкие кораллы процветают на большинстве рифов Карибского бассейна и на многих рифах Индо-Пацифики (Lasker, Coffroth, 1983; Benayahu, 1985). Их отличает способность успешно захватывать твердый субстрат (Bayer, 1961; Schuhmacher,

1975; Endean, 1976; Nishihira, 1981; Pearson, 1981). Их способность к захвату субстрата связывают с их более быстрым ростом, благодаря чему они перерастают и затеняют многие кораллы и водоросли (Finshelson, 1973; Sheppard, 1979; Benayahu, Loya, 1976, 1981). Конкурентноспособность октокораллов обеспечивается также их способностью продуцировать токсические и аллелопатические метаболиты (Coll et al., 1982; Sammarco et al., 1983). Недавними исследованиями показано также, что некоторые альционарии (Xenia macrospiculata и Nephthea brassica) способны перемещаться по твердому субстрату, что помогает им быстро захватывать свободные его участки (Benayahu, Loya, 1981; La Barre, Coll, 1982; 1986). Это передвижение похоже на передвижение некоторых актиний. Передвижение идет следующим образом. Участок колонии прирастает к свободному субстрату на некотором расстоянии от ее "подошвы". Затем сама "подошва" отделяется от субстрата и колония оказывается прикрепленной уже в другом месте.

Среди мягких кораллов преобладают симбионтные их виды, имеющие растительные эндосимбионты в виде зооксантелл (Kinzie, 1974). В числе массовых представителей симбионтных альционарий: роды Alcyonium, Lithophyton, Lobophytom, Sarcophyton, Sinularia, Capnella, Cladiella, Lemnalia, Paralemnalia, столонифера Tubipora, роды семейства Xeniidae. Симбионтными являются также многие массовые горгонарии: Isis, Rumphella, Eunicea, Pseudopterogorgia, Plexaura, Plexaurella и коралл Heliopora. Асимбионтные альционарии и горгонарии, хотя и встречаются в освещенных зонах рифа, все же преимущественно заселяют затененные или приглубые участки. Таковы альционарии Nephthea, Dendronephthea, столониферы Clavularia, Pashyclavalaria, горгонарии Bebryce, Acabaria, Mopsella, Corallum, Juncella.

11.5. СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ КОРАЛЛОВ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИХ ФОРМИРОВАНИЯ

Исследования структуры сообществ и их зональности были широко развернуты в послевоенное время, особенно в связи с внедрением легководолазной техники, развитием подводной фотографии и совершенствованием методологии описания естественных сообществ кораллов, их распределения на субстрате in situ и полноценного сбора образцов для определения их видового состава. В основу этой методологии был положен метод трансект (Stoddart, 1969; Pichon, 1978). Первоначальный вариант данного метода состоял в следующем. На ходу лодки с нее сбрасывали цепь длиною 10 м. Затем аквалангисты опускались на дно и регистрировали виды кораллов, на колонии которых легла цепь (Loya, 1972, 1978). Метод трансект широко используется в разных его вариантах. Репрезентативность собранного на трансекте материала повышается при применении методов квадратов с размерами сторон от 1,5 до 3 м с жесткой рамкой (Loya, Slobodkin, 1971). К квадратам на треноге крепят фотокамеру и фотографируют площадь, занимаемую рамкой квадрата. Квадраты ставят вдоль трансекты непрерывно или с интервалами (Kenchington, 1984; Gomez, Alcala, 1984). Иногда протягивают трансекту в виде полосы, ограниченной двумя фалами, протянутыми параллельно на равном расстоянии (2–20 м) друг от друга, и учитывают кораллы в пространстве между ними (Stoddart, Johannes, 1978; Pichon, Morrisey, 1981; Sy et al., 1981; Bull, 1982).

Для обследования нижних горизонтов внешнего склона на глубинах более 50 м применялись исследовательские подводные аппараты для одного-двух наблюдателей (Lang, 1974; Fricke, Schuhmacher, 1983; Reed, 1985). Для наблюдений за изменением сообщества кораллов во времени с целью регистрации отмирания, поселения новых колоний и их ростом используют фотограмметрический мониторинг, повторно фотографируя один и тот же участок дна с интервалами от нескольких месяцев до нескольких лет (Bak, Luckhurst, 1980; Done, 1981; Bright et al., 1984). С целью получения параметров видового разнообразия вычисляют индекс Симпсона (D_n), индекс Пилоу (J_n) или индекс Шеннона (H'; Loya, 1972; Pichon, Morrisey, 1981). Для оценки неравномерности распределения отдельных таксонов в биотопах рифа и выявления доминирую-

щих в них групп применяют кластерный анализ (Ott, Auclair, 1877; Done, 1982) и модельные исследования (Abel et al., 1983). Одна – из целей модельных исследований сообществ кораллов состоит в выявлении социально-экологических связей или антагонистических отношений отдельных видов или групп видов.

11.5.1. ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ СООБЩЕСТВ КОРАЛЛОВ

Пространственное распределение представителей отдельных видов кораллов в донных биотопах рифа можно рассматривать как статическое отражение структуры сообществ кораллов (Dana, 1976). Оно отражает как стохастические процессы расселения и выживания отдельных кораллов, так и закономерные функционально-экологические взаимоотношения между популяциями разных входящих в нее видов и их взаимоотношения с окружающей средой. В числе факторов, которые влияют на характер пространственного распределения кораллов как сидячих донных животных, можно назвать следующие: а) векторные градиенты параметров среды, такие, как сила волны, течения, уровень прилива, концентрация биогенов, освещенность, содержание взвеси в воде, б) социальные факторы: группировка особей одного или родственных видов, репродукционные группировки разнополых видов, в) межорганизменные взаимодействия: комменсализм, агрессия, паразитизм, хищник–жертва, г) разнообразные стохастические воздействия, включая экстремальные, такие, как тайфуны, наводнения и т.п. В донных биотопах рифа постоянно существует лимит твердого субстрата ввиду необычайно плотного его заселения сидячей донной фауной, и прежде всего самими кораллами. Так, средний процент покрытия дна в зоне флета составляет 40–60%, достигая на внешнем склоне часто 100% (Ross, Hodson, 1981; Bak Luckhurst, 1980). Даже в лагунах покрытие дна кораллами часто близко к 30–60% (Roy, Smith, 1971). Кораллы при этом обычно занимают 70–90% от всей площади рифа, занятой сидячим бентосом (см. табл. 11.5).

Преобладающая часть кораллов характеризуется широким диапазонам адаптации к воздействию внешних факторов и способна заселять практически все зоны внешнего склона рифа (рис. 11.3). Об этом говорят кривые распределения числа видов кораллов поперечных разрезах от лагуны и флета до подножия рифа (Kühlmann, 1983). Пример такой кривой для рассматриваемых рифов приводится на рис. 11.4, из которого видно, что на атлантических рифах в пределах глубин от 8 до 60 м видовое разнообразие фауны практически не меняется и лишь на мелководьях сокращается вдвое. На индо-тихоокеанских рифах (рис. 11.5) такое сокращение еще меньше: от 70–90 видов на глубинах 4–50 м и около 60 видов на глубинах 0–4 м. Лишь на приподнятом осыхающем флете число видов существенно сокращается (Ditlev, 1978). И вся же, несмотря на способность большинства кораллов заселять все зоны рифа, жесткая конкуренция за субстрат приводит к зональному их распределению в биотопах рифа и к появлению доминирующих видов в отдельных зонах. В соответствии с зональным распределением факторов среды от мелководий до подножия внешнего склона рифа меняются и основные параметры, характеризующие структуру их сообществ: видовой состав, состав экоморф отдельных видов, индекс видового разнообразия, проективное покрытие, размер колоний и их возраст (Glynn, 1976; Bradbury, Loya, 1978; Bradbury, 1977; Ditlev, 1978; Sheppard, 1980; Morrisey, 1980; Bradbury, Young, 1981; Sy et al., 1981; Done, 1982).

Примеры изменения видового состава кораллов на поперечных разрезах через риф показаны на табл. 11.2. Как видно из этой таблицы, разные зоны рифа заселяют разные видовые группировки кораллов, в составе которых обычно преобладают 2–4 доминирующих вида. Такое доминирование руководящих видов особенно четко выражено в зонах рифах, подверженных наибольшему физическому стрессу. Здесь несколько доминирующих видов могут занимать до половины всей площади дна, покрытой кораллами. При этом многие виды кораллов образуют в разных зонах рифа отличающи-

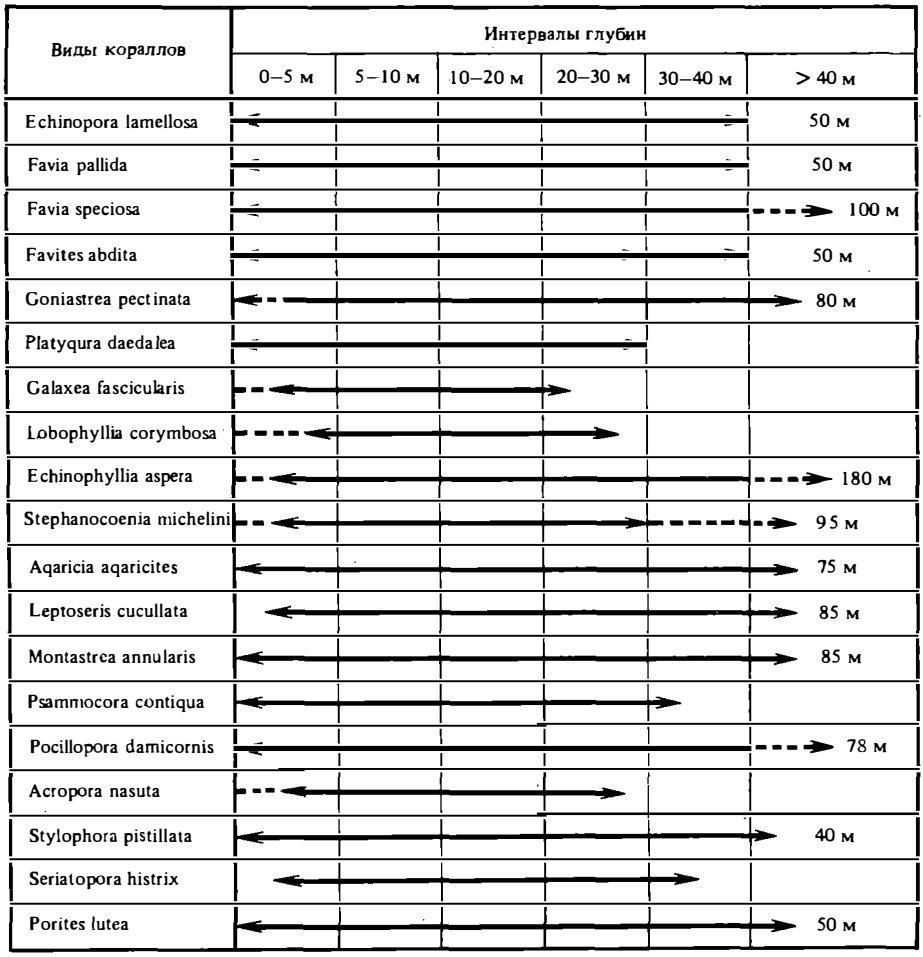


Рис. 11.3. Распределение некоторых массовых видов кораллов на внешнем склоне тихоокеанских атоллов и рифов западной части Атлантики (Kühlmann, 1983)

еся экоморфы или жизненные формы (Преображенский, 1975; Morton, 1974; Veron, Pichon, 1976; Pichon, 1978; 1981). Некоторые виды кораллов, имеющие в верхних зонах рифа массивные или столбчатые колонии в нижних зонах склона, в условиях пониженной освещенности образуют плоские или инкрустирующие (корковидные) колонии. Среди них такие массовые виды атлантических кораллов, как Porites asteroides и Montastrea annularis. В глубинных зонах рифа и на защищенных от волн участках плоские колонии образуют даже ветвистые кораллы, такие, как Millepora platyphilla. Адаптация к разным условиям среды и особенно к условиям освещенности в различных зонах рифа приводит к появлению экоморф, сильно различающихся также и по своим физиологическим характеристикам, например по содержанию в них хлорофилла и по интенсивности обмена (Titlyanov, 1981).

Общее число видов кораллов в составе сообществ и индексы видового разнообразия их сообществ в разных зонах рифа часто заметно различаются (Loya, 1972, 1976). Общее число видов обычно имеет сравнительно низкие значения в мелководных и осушаемых зонах флета и лагуны: 3–5 видов на рифах Атлантики и 10–30 видов на рифах Индо-Тихоокеанского региона. В биотопах наветренного края рифа оно возрастает в 2–3 раза, достигая максимума на внешнем склоне в зоне рва, в зоне опор и

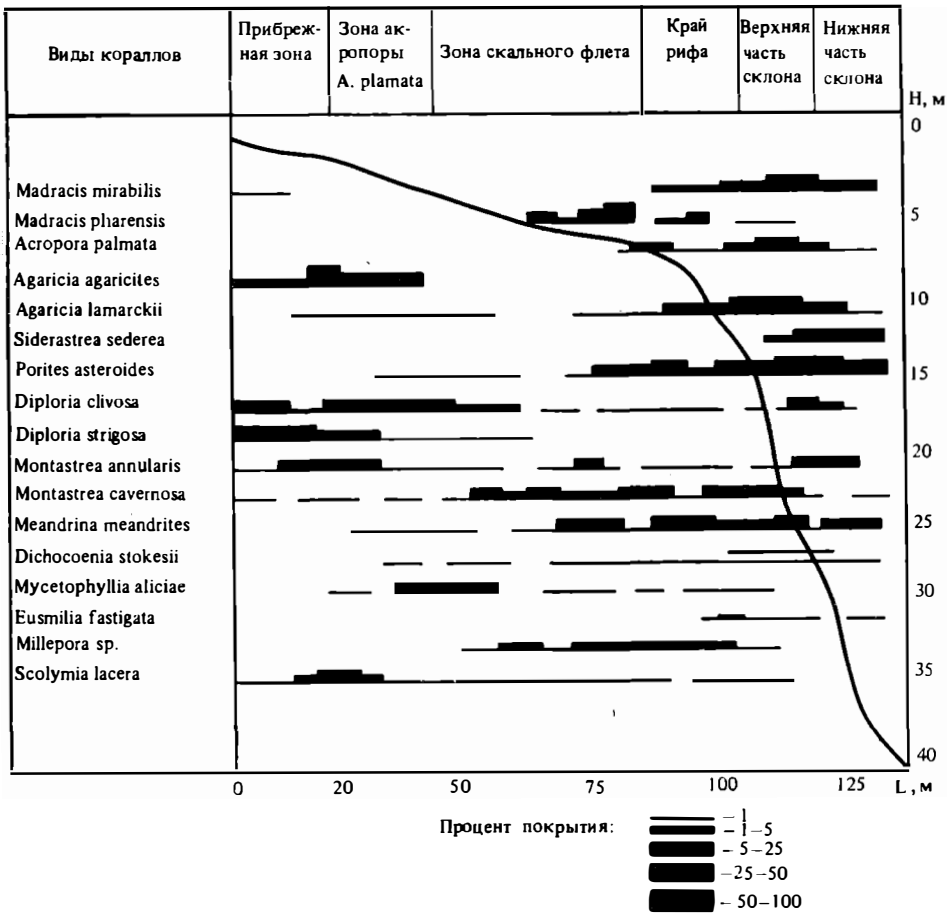
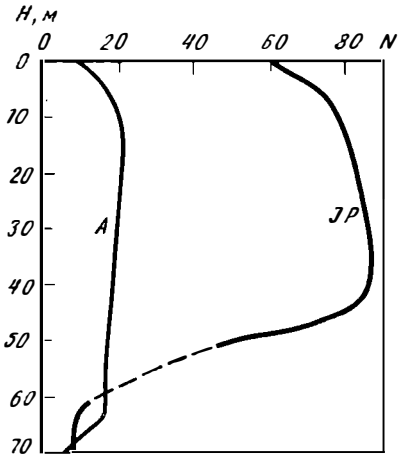


Рис. 11.4. **Процент покрытия площади дна колониями массовых видов кораллов на трансекте через риф в Западной Атлантике (залив Пискадера, о-в Кюрасао) (Bak, 1977)**

Кривая обозначет профиль внешнего склона рифа; H_m – глубина, м; L – расстояние от берега, м

в верхней части зоны фор-рифа на глубинах 10–25 м при освещенности 20–10% ФАРп (Porter, 1972; Sheppard, 1980; Ross, Hodson, 1981; Sy et al., 1981) (рис. 11.6, 11.7). Глубже 30 м в нижней части склона число видов кораллов постепенно убывает до 15–40 видов на индо-тихоокеанских рифах и до 5–10 видов – на атлантических. Если наветренняя часть флета не подвергается длительной осушке, число видов кораллов на разрезах через такой флет может быть максимальным, достигая на тихоокеанских рифах 100–120 (Wells, 1954). На флете многих тихоокеанских рифов даже в условиях значительного волнового стресса видовое разнообразие сохраняется на высоком уровне. Примерами таких рифов могут быть наветренные рифы атолла Херон на Б. австралийском барьере (Connel, 1976; Bothwell, 1984) и о-ва Минданао (Ross, Hobson, 1981).

Индексы видового разнообразия ведут себя аналогичным образом, достигая максимума в верхней части склона на глубинах 10–25 м. Абсолютные величины наиболее показательного из них индекса Шеннона в сообществах кораллов достаточно высоки. Даже в зоне флета, где общая численность видов мала, индекс Шеннона составляет 1,5–2. В зоне максимума на внешнем склоне его величина близка к 3–4, что соизмеримо с величинами этого индекса в сообществах морских организмов с очень высоким уровнем видового разнообразия и видовой специализации, таких, как, например, рыбы



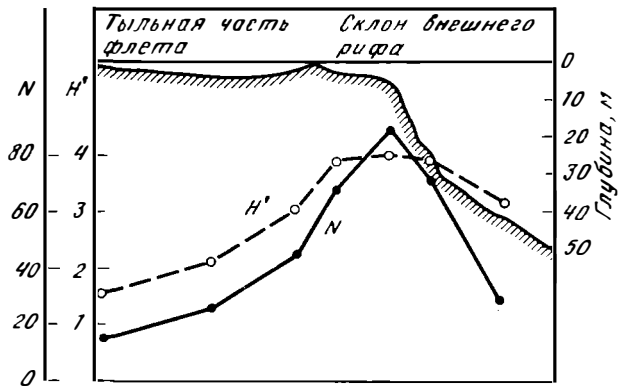


Рис. 11.5. Изменение общего числа видов кораллов с глубиной на внешнем склоне индо-тихоокеанских рифов (*IP*) и Западной Атлантики (*A*); *H* – глубина, м (Kühlmann, 1983)

Рис. 11.6. Общее число видов (*N*) и индекс видового разнообразия (*H'*) в разных зонах рифа Апо у о-ва Миндаиао, Филиппины; вверху – профиль рифа на разрезе (Ross, Hodson, 1981)

коралловых рифов (см. табл. 11.4). Кораллы не отличаются выраженной трофической специализацией на уровне родов и видов в отличие, скажем, от коралловых рыб. Поэтому у них специализация не может быть главной причиной формирования и поддержания на высоком уровне видового разнообразия их сообществ, каковой она является у рыб кораллового рифа (см. 10.3). Главную причину поддержания высокого видового разнообразия сообществ кораллов в ходе их сукцессии большинство исследователей видят в относительно большой повторяемости катастрофических нарушений их целостности за счет стохастических физических или биологических воздействий типа ураганов, экстремально низких и долгих отливов и осушки, надвигов холодных вод, наводнений и сопутствующего им распреснения и заноса осадками, нападения звезд Acanthaster (Dayton, Hessler, 1972; Goreau et al., 1972; Loya, 1976a; Connell, 1976, 1978, 1983; Porter, 1972a; Botwell, 1984). Эти нарушения ведут к безвыборочной гибели

Таблица 11.2

Доминирующие ассоциации кораллов, заселяющих верхние зоны рифов центральной части Б. барьера Австралии, которые различаются по силе воздействующего на них волнового стресса (данные: Done, 1983a)

Условия волнового стресса	№ ассоциации	Руководящие формы в ассоциациях
Ассоциация наветренного края рифа с сильным волнобоем	1	Acropora palifera – A. humilis – A. palmerae
	2	Acropora palifera – A. humilis – A. hyacinthus
	3	Acropora palifera – A. humilis – A. digitifera
	4–5	Массивные фавииды
Ассоциация полузакрытых биотопов с умеренным волнобоем	6	Acropora palifera – массивные виды – Porites
	7	Porites–Diploastrea
	8	Массивные и ветвистые виды Porites
	9	Isopora–Seriatopora
	10–12	Рамозные виды акропор – A. hyacinthus – фавииды
Биотопы подветренных и лагунных рифов, защищенных от волнобоя	13	Acropora splendida – A. divaricata
	14	Montipora–Pashyseris
	15	Galaxea–Montipora–Goniopora

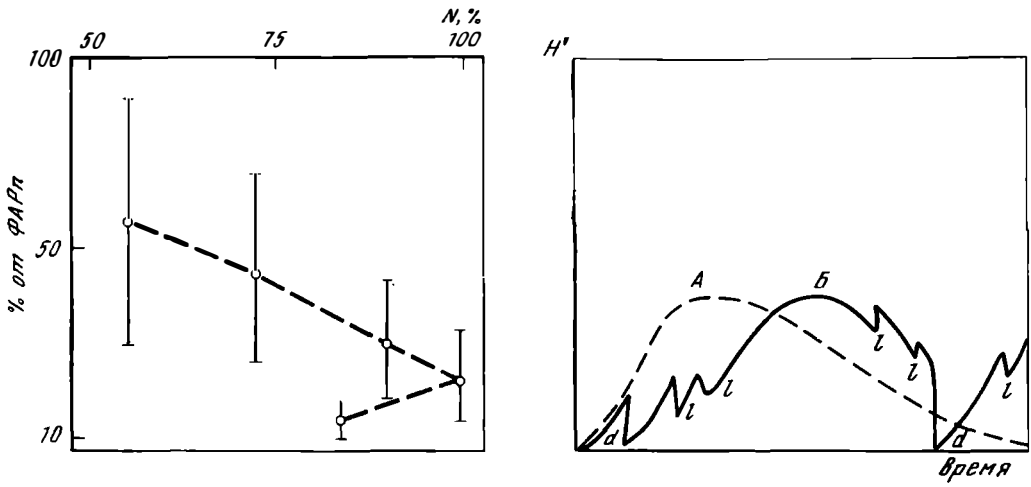


Рис. 11.7. Зависимость числа видов кораллов (*N*, % от общего их числа) на участках склона рифа у о-ва Тохтю (Сиамский залив), в % от освещенности ФАРп (по: Титлянову и др., 1985)

Рис. 11.8. Модель сукцессионных изменений индекса видового разнообразия *H* : *A* – при равномерном развитии сообщества кораллов на рифе и *Б* – в условиях, когда это развитие периодически прерывается умеренными (*l*) и сильными (деструктивными) внешними воздействиями (*d*)

значительной части популяций кораллов и к освобождению поверхности дна для рекрутирования новых видов (Colgan, 1981).

На рис. 11.8 представлена теоретическая кривая изменения видового разнообразия сообществ кораллов при равномерной сукцессии в ходе его формирования (кривая *A*) и гипотетическая кривая *Б* которая описывает вероятные изменения видового разнообразия в ходе сукцессии, прерываемой умеренными (*e*), сильными (*m*) и катастрофическими внешними воздействиями (*d*). Гипотеза нарушений, объясняющая высокое видовое разнообразие кораллов в биотопах рифа, разделяется в настоящее время большинством специалистов (Connell, 1978, 1983; Grigg, 1983). Тем не менее следует подчеркнуть, что эта гипотеза, по-видимому, приложима в большей степени к сообществам верхних горизонтов рифа, которые сильнее испытывают периодическое воздействие катастрофического стресса. В нижних горизонтах рифа причину высокого видового разнообразия кораллов можно видеть скорость в высоком уровне видовой трофической специализации, как это предсказывает теория (Slobodkin, 1968). Таким образом, в разных зонах рифа и разных рифах в зависимости от местных условий видового разнообразия кораллов обеспечивается под влиянием одного или другого из описанных выше механизмов (Harriott, 1983).

11.5.2. СООБЩЕСТВА СКЛЕРАКТИНИЕВЫХ КОРАЛЛОВ

Кораллы являются, как правило, доминирующем компонентом сидячего бентоса на участках дна рифа, покрытых твердым грунтом. На их долю приходится обычно от 70 до 100% всей площади дна, занятой сидячим бентосом (Bak, Luckhurst, 1980). Процент покрытия таких участков кораллами составляет обычно от 10 до 100%. Наибольший процент покрытия дна кораллами (50–100%) характерен, как правило, для участков неосушаемого флета и верхних зон внешнего склона индо-тихоокеанских рифов. Здесь он часто достигает 100% (Kuhlmann, 1974; Wallace, Bull, 1981; Colgan, 1981, Latypov, 1985). На рифах Атлантики процент покрытия дна кораллами, как правило, бывает ниже, чем на индо-тихоокеанских рифах, и составляет на неосушаемом флете и на склоне 20–60% (Bright et al., 1984). Биомассу кораллов, выраженную в единицах сухого веса (вместе со скелетным материалом) на участках со средним уров-

нем покрытия ими поверхности дна (30–60%), можно оценить в пределах от 3 до 20 кг/м^2 при содержании белка в составе этой биомассы 60–400 г и $C_{орг}$ – 20–260 г (Glynn, 1973, 1973a; Lee et al., 1975).

В отношении размерного состава кораллов в сообществах рифов, то в них, как правило, преобладают среднеразмерные молодые колонии диаметром 5–15 см (рис. 11.9) и площадью от 200 до 600 см^2 (Loya, 1972; Sheppard, 1980). В составе видовых популяций у многих видов кораллов (Acropora, Galaxea, Echinopora) по наибольшему числу колоний выделяются две размерные группы: очень молодые кораллы с малой площадью колоний (20–200 см^2) и кораллы средних размеров с площадью колоний от 4 до 20 дм^2 (рис. 11.10). У других видов первая размерная группа молодых малоразмерных колоний немногочисленна, и в составе их популяции преобладают кораллы средней размерной группы (Porites, Lobophyllia, Ctenella, Stylopora). В разных зонах рифа размерный состав видовых популяций кораллов может меняться (Loya, 1972). При этом в пределах отдельных видов средние размеры их колоний бывают выше в верхней прибойной зоне склона и на неосущаемом флете, чем на глубинах 5–10 м. Вниз по склону, глубже 10–20 м, средний размер колоний большинства кораллов и их возраст увеличиваются. Так, на рифах Ямайки на глубинах 10–20 м колонии площадью более 200 см^2 составляли 9%, а на глубине 35 м – 17%. В мелководной зоне смертность кораллов и число оседающих личинок выше, чем на нижних горизонтах склона рифа. Поэтому в верхних зонах оборачиваемость видовых популяций кораллов происходит интенсивнее, чем на нижних горизонтах, где слабее физический стресс (Huges, 1982). Средний возраст колоний кораллов в сообществах внешнего склона оценивается для быстрорастущих ветвистых кораллов–акропорид и псаммокоры в 2–5 лет и для медленно растущих поритид и фавиид – 7–11 лет. В составе популяций некоторых массивных форм кораллов, таких, как Montastrea или Porites, часто преобладают крупные старые колонии диаметром 1–2 м, возраст которых достигает десятков и сотен лет (Isdale, 1984; Cameron, Endean, 1985).

Важной экологической характеристикой сообществ кораллов является также показатель их смертности. Это показатель варьирует в разных зонах рифа главным образом в зависимости от силы физического стресса (Connell, 1973). При этом наибольших значений (до 10–20% в год) смертность кораллов достигает у молодых их возрастных категорий с размерами колоний (по их площади) до 40 см^2. У колоний среднего размера (до 80 см^2) она составляет от 3 до 10% и у более крупных колоний – от 1 до 5%. В условиях повреждающего стресса (ураганы, нападение звезды Acanthaster) смертность может достигать 60–100%.

При среднем покрытии кораллами поверхности дна в сообществах внешнего склона рифа в пределах 40–80% среднее число колоний кораллов в расчете на 1 м^2 варьирует обычно в пределах 20–40 экз. (рис. 11.11). На флете оно снижается до 5–20 экз./м^2. Максимум численности колоний на 1 м^2 дна до 60 экз. – обнаруживается в верхних горизонтах склона и в зоне опор. При этом преобладающая их часть обычно представлена 2–4 доминирующими видами твердых или мягких кораллов. Эти же виды, как правило, занимают более половины всей площади дна, покрытой кораллами (см. табл. 11.4, 11.7). На долю одного доминирующего вида может приходиться до 10–20% всего числа колоний кораллов в сообществах. На многих рифах значительная, а иногда и преобладающая часть общего числа колоний представлена мягкими (восьмилучевыми) кораллами. В частности, на карибских рифах они могут представлять до 80–90% всей численности колоний в биотопе (Jaap, 1985).

Как уже отмечалось выше, общее число видов кораллов и показатели их видового разнообразия, относительно низкие в лагуне и на флете, резко возрастают в сообществах верхних горизонтов внешнего склона – до глубин 20–30 м (Loya, 1972; Sheppard, 1980; Sy et al., 1981; Latypov, 1985; Титлянов и др., 1988). На глубинах от 5 до 30 м на рифах Индо-Тихоокеанского региона число видов в зонах внешнего склона составляет от 30 до 100 и на рифах Западной Атлантики – 15–20 видов (см. рис. 11.4–11.7). В соответствии с этими графиками общее число видов кораллов в сообществах

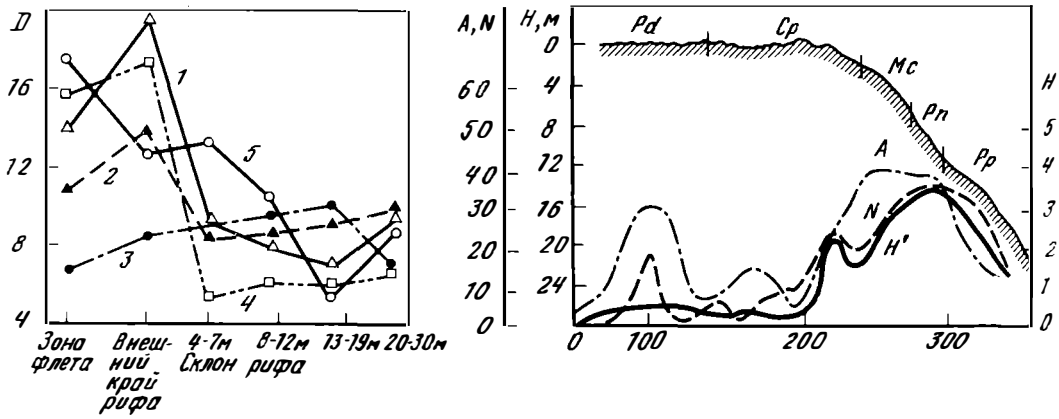


Рис. 11.9. Средний диаметр колоний (D, см) некоторых массовых видов кораллов в разных зонах окаймляющего рифа у Эйлата (Красное море) (по: Loya, 1972)

Виды кораллов: *1* — Acropora hemprichi, *2* — Montipora lobulata, *3* — Stylophora pistillata, *4* — Porites lutea, *5* — Echinopora lamellosa

Рис. 11.10. Параметры структуры сообщества кораллов в разных зонах рифа у о-ва Мактан, Филиппины (Su et al., 1981)

A — число колоний на 1 м^2, H' — индекс видового разнообразия, N — общее число колоний кораллов на 1 м^2; H_m — глубина, м, D — расстояние от берега, м; буквы под профилем рифа обозначают зоны доминирования кораллов: Pd — Pavona dicussata, Cp — Cycloseris patelliformis, Mc — Montipora compressa, Pn — Porites nigrescens, Pp — Pavona praetoria

склона является в определенной степени функцией глубины, нарастая до глубин 20–40 м. Зональность в структуре сообществ проявляется в составе доминирующих в них видов кораллов, в преобладании тех или иных ростовых форм их колоний (рис. 11.12), а также в появлении в отдельных зонах характерных для них высокоспециализированных видов. Однако в большинстве биотопов рифа (исключая дно) преобладающее место в составе сообществ занимают оппортунистические виды кораллов. Их характерная особенность состоит в способности к широкой фенотипической изменчивости. Последняя выражается в их способности образовывать в зависимости от конкретных условий среды адаптивные ростовые формы колоний (Abe, 1937; Boschma, 1956; Goreau, 1963; Stoddart, 1969; Rosen, 1971; Hubbard, 1973; Foster, 1979; Преображенский, Иванов, 1982; Brakel, 1983). Главными факторами среды, которые определяют характер этой адаптативной изменчивости формы колоний кораллов, являются волновой стресс, освещенность и занос осадками (Pichon, 1974; Dustan, 1975; Wainwright, Koehl, 1976). Общая тенденция адаптивных изменений формы кораллов, имеющих ветвистые или столбчатые колонии, под влиянием волнобоя состоит в образовании более мощных укороченных отростков. Таковы акропоры A. palifera, A. palmata, A. digitifera, Pocillopora verrucosa. Массивные и листовидные кораллы (Porites, Goniastrea, Goniopora, Galaxea, Pavona, Montipora) в зоне волнобоя образуют уплощенные или корковидные колонии (Morton, 1974; Brakel, 1983). Тенденция адаптивных изменений колоний кораллов с глубиной под влиянием убывания освещенности и снижения гидродинамического стресса выражается в уплощении колоний в образовании корковидных форм. Такие формы колоний в глубинных зонах рифа образуют многие виды ветвистых и массивных кораллов: Acropora, Stylophora (S. mammilata), Pavona, Porites (P. asteroides), Montastrea (M. annularis), Favia, Psammocora, Echinopora (Kawagati, 1937; Wells, 1957; Lewis, 1960; Goreau, 1963; Faure, 1974; Veron, 1981).

В зонах слабого и умеренного гидродинамического стресса на подветренных и лагунных рифах, в средней части внешнего склона обычно отмечается наибольшее разнообразие видового состава и форм колоний (Connell, 1978; Grigg, 1981). Отбор доминир-

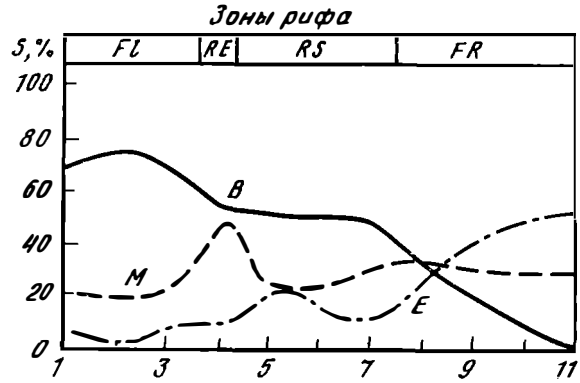


Рис. 11.11. Изменение соотношений массивных (*M*), ветвистых (*B*) и корковидных (*E*) колоний кораллов на разрезе через риф у о-ва Реюнион (Boushon, 1981)

S – относительная площадь покрытия колониями данной группы, в % от суммарной; на оси абсцисс – квадраты трансекты; зоны рифа: *Fl* – флет, *RE* – край рифа, *RS* – внешний склон, *FR* – фор-риф

рующих видов идет в этих условиях по многим факторам, в числе которых важное место приобретает конкурентоспособность, устойчивость к заилению и выеданию, способность к использованию света, к гетеротрофному питанию зоопланктоном.

Несмотря на способность большинства герматипных склерактиниевых кораллов существовать во всем диапазоне глубин рифа – от его верхних горизонтов до подножия, в каждой отдельной зоне рифа в составе их сообществ часто доминируют один или несколько видов. При этом доминирование наиболее четко бывает выражено в его мелководных зонах, которые в значительной степени подвержены воздействию физического стресса: волнению, осушке, заносу осадками, колебаниям температуры и солености. На рифах Индо-Тихоокеанского региона в число таких руководящих видов прибойной зоны входит ряд родов: Pocillopora, Porites и Millepora, а также акропоры: A. hyacinthus, A. cuneata, A. humilis, A. digitifera, A. leptocyathus, A. hebes, A. formose, A. pulchra, A. palifera, Stylophora pistillata, Echinopora gemmaceae. На рифах Атлантики в числе таких видов: A. cervicornis, A. palmata, A. prolifera, Millepora alcicoruis, Porites furcata. Роль руководящих видов кораллов с массивными или корковидными колониями в прибойной зоне индо-тихоокеанских рифов выполняют фавииды: Goniastrea, Favia, Favites, Montipora, Galaxea, Pavona, Psammocora, Platygyra, а на рифах Атлантики – Diploria, Montastrea, annularis, Porites asteroid. Некоторые из этих видов хорошо переносят наряду с волнобоем также и другие виды физического стресса. На осушаемом флете с доминированием перечисленных видов кораллы выживают при их полной осушке, в сумме от 10 до 80 часов за месяц при продолжительности отдельных периодов осушки в течение фазы отлива от 1 до 4 часов (Ditlev, 1982). Особенности стойкой к осушке оказалась A. pulchra, которая часто преобладает в зоне осушаемого флета. Она выдерживает полную осушку в течение 2–4 ч и не погибает при этом под дождем и под солнцем (Vaughan, 1916; Ditlev, 1978). Кораллы Pocillopora и Montipora хорошо переносят также типичные для мелководных зон рифов стрессовые воздействия, как мутная вода и занос осадками, высокая температура и распреснение (Loya, 1972), соленость до $40^0/_{00}$ (Wells, 1957; Smith, Jokiel, 1978). Однако, если в условиях интенсивного заиления в донных осадках начинается бактериальная редукция сульфатов до сероводорода, кораллы быстро погибают (Ditlev, 1978).

На многих приподнятых индо-тихоокеанских рифах, рано достигших уровня моря, самая высокая зона их осушаемого флета обычно достраивается кораллинами. Зона роста кораллов начинается на нем лишь вблизи прибойного края рифа (Rosen, 1971a). В этих сообществах доминируют при сильном прибое Acropora pulchra и Porites lutea. Если прибой слабее, в сообществах доминирует ассоциация Montipora – Porites – Goniastrea retiformis. В условиях большой мутности вод на осушном флете хорошо выживает и быстро восстанавливается после катастрофических воздействий ассоциация: Porites lutea – Acropora hebes, а при малой мутности вод – ассоциация Stylopora pistil-

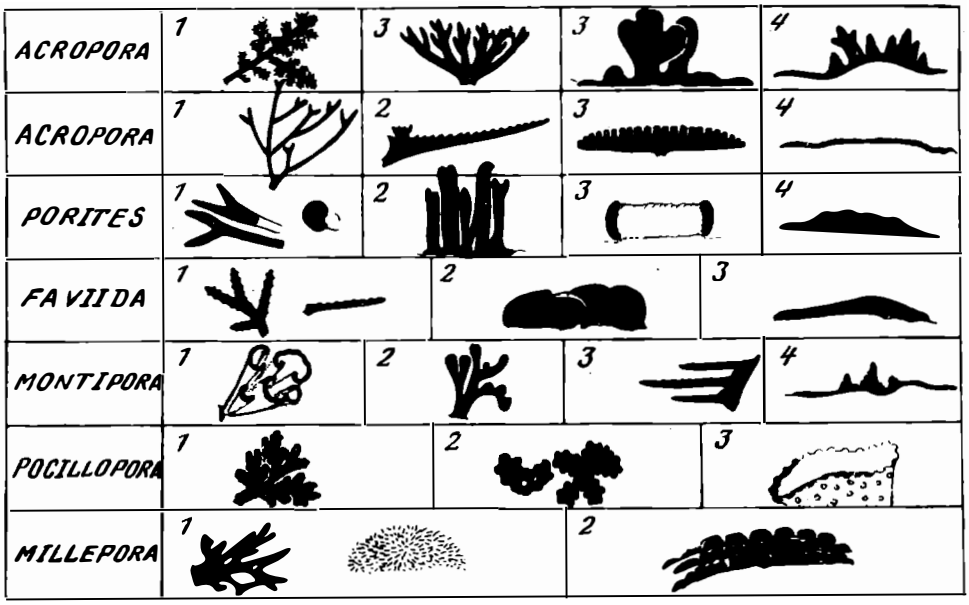


Рис. 11.12. Схема распределения ростовых форм некоторых оппортунистических родов кораллов на рифах Соломоновых островов в зависимости от степени воздействия гидродинамического стресса (по: Morton, 1974)

1 – защищенные от волнобоя подветренные зоны рифа, *2* – зоны умеренного волнобоя в лагуне, на флете и в зоне опор на склонах, *3* – зоны умеренного и сильного волнобоя на внешних участках погруженного флета, *4* – зоны максимального волнобоя на краю осушаемого флета внешнего рифа

lata – Millepora dichotoma – Porites lutea – Pocillopora damicornis и A. digitifera – A. cuneata – Montipora foliosa (Pichon, 1964; Taylor, 1968; Loya, 1976a, Bothwell, 1984) (рис. 11.13).

На погруженном флете при умеренном или малом волнобое на подветренных рифах или на рифах, защищенных барьерами, видовое разнообразие кораллов бывает достаточно высоким. Примером может быть неосыхающий флет атолла Херон, где на площади 120 м^2 было зарегистрировано 40 видов герматипных кораллов при покрытии кораллами менее 10% поверхности флета. При этом около половины всех видов были представлены массивными формами (Cameron, Endean, 1985). На многих рифах наибольшее число видов обнаруживается именно в сообществах неосушаемого флета. В их составе, как правило, доминируют массивные столбчатые или листовидные кораллы родов: Porites, Goniastrea, Goniopora, Galaxea, Favia, Montastrea, Montipora. Ветвистые кораллы представлены здесь родами: Acropora, Pocillopora, Seriatopora, Millepora.

В приглубых биотопах внешнего склона рифа, где число видов и показатели видового разнообразия кораллов достигают максимума, доминирование отдельных видов в сообществах выражено слабо. Наибольшего развития в этой зоне достигают виды, имеющие массивные столбчатые или листовидные колонии. На индо-тихоокеанских рифах они представлены родами: Porites, Pectinia, Symphillia, Coscinarea, Merulina, Montipora, Goniastrea, Montastrea, Pashyseris, Hydnophora, Echinopora (Done, 1983; Sheppard, 1980, 1982), и на рифах Атлантики – родами: Montastrea, Siderastrea, Agaricea, Millepora, Dichocoenia (Kühlmann, 1974, 1975; Abel et al., 1983). Встречаются в этой зоне ветвистые оппортунистические кораллы Pocillopora, Stylophora, Seriatopora и несколько видов акропор.

В сообществах кораллов, которые обитают в нижней части склона у подножия рифа, видовое разнообразие сохраняется обычно на высоком уровне (см. рис. 11.3–11.5), причем в их составе преобладают герматипные виды, несмотря на то что их развитие

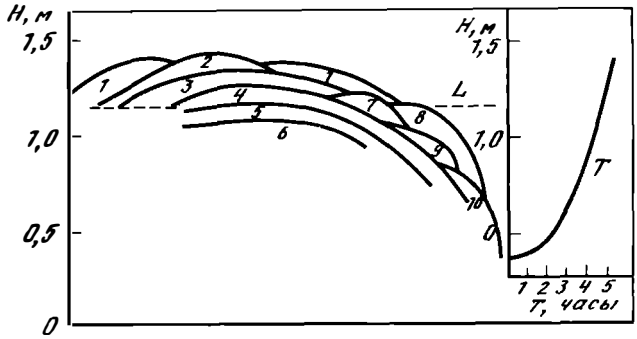


Рис. 11.13. Пространственное распределение субассоциаций кораллов в пределах ассоциаций акропоры A. hebes на осушаемом флете рифа Ко-Фукет, Таиланд (по: Ditlev, 1978)

Субассоциации: *1* – Goniastrea pectina – Coeloseris mayeri; *2* – Acropora hebers – A. pulchra; *3* – Montipora ramosa; *4* – Porites lutea – P. compressa; *5* – Favia sp. – Fungia fungites; *6* – Echinopora lamellosa – Hydnophora rigida; *7* – Psammocora contiqua – Porites convexa; *8* – A. survulosa – A. humilis; *9* – Pocillopora damicornis; *10* – виды кораллов, заселяющие склон; *L* – уровень воды на флете в период отлива, *H* – высота над нижним уровнем воды в море в период отлива, *T* – продолжительность осушки соответствующих зон осушаемого флета в период отлива, ч

эдесь угнетается недостатком света (ФАРп 5%). В нижней части склона при таком уровне освещенности в среднем около 90% видов представлены герматипными склерактиниями, способными к световой адаптации, и всего около 8–10% видов представлены олигатными герматипными и агерматипными видами, которые обитают только в глубинной зоне. В составе первой, более многочисленной группы кораллов, заселяющих глубинные зоны индо-тихоокеанских рифов, – представители родов: Stylophora, Porites, (P. australiensis), Leptastrea, Asteropora, Pavona, Echinopora, Fungia (F. granulosa) Pocillolopara (P. solida, P. verrucosa), Synarea, Stylophora (S. kühlmani), Podabacia, Coscinarea, Mycedium. Колонии этих кораллов приобретают в глубинной зоне уплощенную форму, более тонкую архитектонику, адаптивно более приспособленную к улавливанию слабого света (Bouchon, 1981; Fricke, Schuhmacher, 1983; Титлянов и др., 1988).

На рифах Атлантики состав сообществ кораллов в нижней части склона становится сходным с таковым в Индо-Пацифике. В их составе: Leptoseris, Agaricia, Scolymia, Madracis formosa, Montastrea cavernosa. Подчеркивая видимое исчезновение разницы в видовом составе сообществ кораллов в глубинных зонах фор-рифа этих ареалов, Д. Кюльман (Kühlmann, 1983) называет их глубинными ассоциациями. В составе таких ассоциаций преобладают уплощенные или листовидные формы колоний кораллов, которые в мелководных зонах могут иметь ветвистую или глобулярную массивную форму (Schuhmacher et al., 1985). В этих ассоциациях значительную роль играют также агерматипные кораллы: склерактинии, антипатарии, горгонарии и альционарии.

В составе облигатных глубоководных герматипных склерактиний, заселяющих подножие внешнего склона рифа, преобладают высокоспециализированные виды рода Leptoseris (L. mycetoserioides, L. explanata, L. porosa), имеющие специальную световоспринимающую систему (Fricke, Schuhmacher, 1983) и способные выживать при освещенности ниже 1% ФАРп. К таким специализированным кораллам относятся также Cycloseris cyclolithes, C. patellifonnis, Pachyseris rugosa, P. speciosa, Scolymia vitiensis, Leptastrea bewickensis. Фауна агерматипных склерактиний у подножия рифа достаточно богата и представлена видами родов: Dendrophyllia, Tubastrea, Astrangia (A. solitaria), Phyllangia (P. americana).

При изучении сообществ кораллов у подножия внешнего склона рифов до глубин 200 м интересные результаты были получены с помощью подводных аппаратов (Lang, 1974; Fricke, Schuhmacher, 1983; Fricke, Hottinger, 1983; Reed, 1985; Fricke, Meischner, 1985). Герматипные кораллы Agaricia grahamae и Montastrea cavernosa были обнаружены на глубинах до 113 м, где освещенность была около 0,15% ФАРп, а коралл Eusmilia

fastigata – на глубине 140 м. На склонах тихоокеанских атоллов некоторые герматипные кораллы были найдены на глубинах более 140 м, в том числе Pachyseris fastigata – на глубине 200 м, Coscinarea monilis – на глубине 270 м, Psammocora explanulata, Scolymya lacera, Leptoseris porosa и L. fragilis на глубинах 140–165 м (Kühlmann, 1983). Эти глубины намного превышают глубину положения компенсационной точки фотосинтеза, которая даже у самых адпатированных к недостатку света кораллов находится в прозрачных океанских водах на глубинах не более 100 м (Fricke, Schuhmacher, 1983). В составе агерматипных кораллов на глубинах более 100 м были обнаружены Madracis interjecta, M. myriaster, Dendrophyllia minuscula, Oculina varicosa. Наблюдения показали, что ассоциации кораллов, которые заселяют подножие рифа на глубинах более 80–100 м, не образуют трехмерных рифовых построек. Ввиду замедленной скорости кальцификации и уплощенности колоний кораллов они образуют на этих глубинах отдельные фации или биогермы, пятнами разбросанные по склону. Интенсивность кальцификации здесь не превышает скорости биоэрозии известкового материала. Поэтому карбонатный материал, который накапливается этими сообществами, разрушается и стекает по склону, не образуя рифа (Fricke, Hottinger, 1983; Schuhmacher, 1985). Аналогичные постройки типа биогерм образуют глубоководные склерактиниевые кораллы с известковым скелетом. В их числе: Lophelia, Solenosmylia, Madrepora oculata, Goniocorella, Desmophyllum, Oculina varicosa. Эти виды образуют биогермы на континентальном склоне до глубин более 1000 м (Келлер, 1976; Zibrovius, 1980; Cairns, Stanley, 1981).

Своеобразные сообщества кораллов заселяют донные биотопы рифов, занятые рыхлыми осадками: илами, заиленными коралловыми песками и частыми коралловыми песками. Поселение и нормальный рост прикрепленных форм кораллов здесь затруднены. Тем не менее биотопы мягкого дна оказываются часто достаточно плотно заселенными кораллами, среди которых преобладают свободно живущие виды склерактиний, представленные одиночными полипами. В их числе: Fungia, Diaseris и Cycloseris из сем. Fungiidae, Heteropsammia из сем. Dendrophylliidae и Heterocyathus из сем. Caryophilliidae (Goreau, Yonge, 1968; Pichon, 1978; Fisk, 1983; Latypov, 1985). На мягком дне встречаются и некоторые колониальные кораллы. Ветвистые кораллы Acropora, Pcillopora, Stylophora селятся на обломках крупных колоний кораллов, на раковинах тридакн. Два последних их рода, а также некоторые другие массивные и пластинчатые кораллы, такие, как Goniopora и Euphillia, Povona, Agaricella, Psammocora, заселяют биотопы дна, образуя небольшие округлые колонии, свободно лежащие на грунте.

Основным экологическим фактором, угнетающим рост кораллов в этих биотопах, является занос их осадками или погружение в рыхлый осадок под собственной тяжестью. Разные их виды используют разные механизмы для преодоления заноса колоний осадком. Ветвистые кораллы, прикрепленные к крупным обломкам или раковинам, обладают высокой скоростью роста и избегают заиления, сидя на своеобразном "корне с подошвой, погруженной в осадок. Последний представляет собой отмершее основание колонии, прикрепленное к обломку. Округлые свободные колонии избегают заноса осадками за счет того, что их постоянно двигают донные животные: рыбы и гастроподы, которые во время кормежки ищут под ними корм (Glynn, 1974). Фунгии обычно заселяют участки дна, расположенные в активных гидродинамических зонах: на флете, в каналах и каньонах. Они передвигаются по дну, занятому песком или обломочным материалом, под действием волн, избегая таким путем заноса осадком (Stoddart, 1969). Они способны интенсивно сбрасывать с себя оседающую взвесь (Schuhmacher, 1977). Одиночные свободно живущие полипы фунгид – Helofungia, Diaseris, Cycloseris – могут выбираться из толщи осадка и даже немного передвигаться, упираясь в грунт своими длинными щупальцами (Gill, Coates, 1977). И все же наиболее специализированными свободно живущими кораллами мягкого дна являются герматипные одиночные кораллы Heteropsammia и Heterocyathus. Они не встречаются в других биотопах рифа. Для них характерен очень совершенный механизм сбрасывания оседающей на них взвеси, основанный на взаимодействии движений щупалец и реснич-

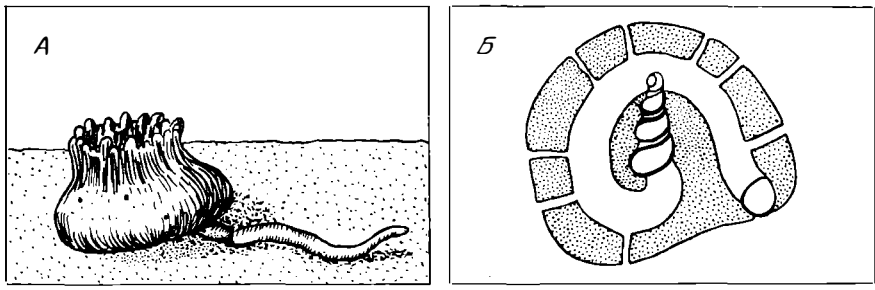


Рис. 11.14. Одиночный коралл Heteropsammia со своим симбионтом червемсипункулидой (*А*); внизу (*Б*) – базальная поверхность того же коралла с раковинкой гастроподы, на которую первоначально осела планула, и с домиком сипункулиды (по: Goreau, Goreau, 1986)

ного аппарата (Fisk, 1981). Однако наиболее удивительная их способность состоит в том, что они могут передвигаться по поверхности грунта аналогично актиниям, которых "возят" на себе крабы-отшельники. Таким "извозчиком" служит для них живущий с ними в сожительстве червь–сипуккулида Aspidosiphon. Этот червь-сибионт "возит" коралл по поверхности заиленных коралловых песков со скоростью 0,5–1 м за ночь (рис. 11.14).

Плотность сообществ кораллов мягкого дна может быть очень высокой. Массовые их виды – Heteropsammia, Diaseria, Cycloseris – образуют поселения плотностью до 1000 экз./м^2 при размерах отдельных особей-кораллитов 0,5–2,5 см (Latypov, 1985). Высокую плотность можно встретить и в поселениях фунгий на коралловых песках: 3–5 особей размером 5–15 см на 1 м^2.

11.5.3. ЗООНТАРИИ В СООБЩЕСТВАХ РИФОВ

На мелководьях флета многих рифов зоантарии образуют обширные видовые ассоциации в виде пятен и даже поясов (Suchanek, Green, 1981; Sebens, 1982; Karlson, 1983; Faddallah et al., 1984). Их поселения встречаются на осушаемом гребне флета, на скальных его поверхностях (род Palythoa), на обломочном материале и на мертвых колониях кораллов (роды Zoanthus и Isaurus) и даже на живых колониях акропор (род Zoanthus). Они весьма устойчивы к физическому стрессу и к антропогенному воздействию (Cooke, 1976). В этих условиях они вытесняют другую сидячую фауну, включая склерактиний (Walsh, Bowers, 1977). Поэтому они легко колонизируют ослабленные или загрязняемые рифы. На загрязняемых гавайских рифах у о-ва Оаху и заливе Канеохе мы наблюдали обширные площадки до десятка квадратных метров, на которых отмершие кораллы были покрыты ковром зоантарий Zoanthus pacificus и Palythoa vestitus. Они селятся также и на лагунных патч-рифах, где обычно бывает много отмерших кораллов и обломочного материала. Большие поселения зоантарий Z. sociatus можно встретить на скоплениях обломочного материала в зоне рва. Эти скопления часто прорастают колониями зоантарий на всю свою глубину.

Все зоантарии содержат симбиотические зооксантеллы и способны потреблять зоопланктон (см. 13.2.3). Скорость их латерального роста достаточно высока – до 1–1,5 см в месяц (Karlson, 1983). Поэтому они могут перерастать и вытеснять конкурентов за субстрат. Размножаются они главным образом вегетативно, хотя им свойственно и половое размножение (см. 11.6.1). Смертность зоантарий высока и обусловлена в основном воздействием волн и выеданием. Зоантарии выедают некоторые ежи и рыбы, нечувствительные к вырабатываемым ими токсинам (Cooke, 1976). Среди них ежи Diadema, полихеты Hormodice, а также некоторые рыбы-помацетриды. Однако зоантарии быстро восстанавливают свои популяции, поврежденные штормами или интенсивным выеданием (Karlson, 1983). Зоантарии и их роль в сообществах рифов

изучены пока недостаточно. Однако в последнее время интерес к ним растет в связи с обнаружением в некоторых из них (Palythoa) биологически активных веществ токсинов, представляющих интерес для фармакологии (Moore, Sheuer, 1971; Kimura et al., 1971). Рыбы, питающиеся зоантариями Palythoa, также становятся токсичными (Hashimoto et al., 1969).

11.5.4. ВОСЬМИЛУЧЕВЫЕ КОРАЛЛЫ КАК КОМПОНЕНТ СООБЩЕСТВ РИФА

Восьмилучевые кораллы являются постоянным и важным компонентом донной сидячей фауны рифа. Особенно существенное место они занимают в сообществах кораллов окаймляющих муссонных рифов, подверженных воздействию терригенного стока, поскольку многие их виды быстро растут и хорошо переносят обилие взвеси в воде. В числе таких рифов многие карбиские и флоридские рифы, рифы Вьетнама, рифы у высоких островов в лагунной части Б. барьерного рифа. Велико значение мягких кораллов и в сообществах, которые находятся в стадии регенерации после нападения звезд акантастер или после разрушительных ураганов (Nishihira, Yamazato, 1974; Nishihira, 1981). На регенерирующих рифах процент покрытия ими дна может превышать 70–90%.

Несмотря на вполне очевидную важную роль октокораллов в формировании донных сообществ рифа, редко учитываются при описании их структуры. Многие исследователи включают их в список видов только на уровне родов ввиду трудности их определения (Dinesen, 1983).

Учет состава и распределения мягких кораллов на рифах Красного моря производился рядом авторов (Stiasny, 1940; Finshielson, 1973; Schuhmacher, 1973; Verseveldt, 1974; Mergner, Swoboda, 1977; Benayahu, Loya, 1977). Наибольшее их развитие было отмечено в мелководной зоне флета среди микроатоллов и на внешнем склоне. На флете поселения альционарий формировали Lithophyton, Sinularia и Parerythropodium. На склоне в массе встречались ксении Heteroxenia fuscescens. Род Xenia был представлен двумя массовыми видами, преобладавшими в мелководных биотопах: Xenia macrospicularia и Xenia membranacea. У края флета в прибойной зоне и в верхней зоне склона в большом количестве встречался Lithophyton arboreum. Во всех зонах рифов Эйлата в виде отдельных колоний встречались альционарии Cladiella pachyclados, Stereonephtea caudabiliensis, Paralemmalia eburnea, а также столониферы Tubipora musica и Clavularia hampra. Альционарии Sinularia flexibilis, S. gibbosa, Lobophytum pauciflorum, Sarcophyton glaucum и Lithophyton viridis проявляли характерную для этих видов мягких кораллов тенденцию образовывать плотные моновидовые поселения, которые в виде пятен площадью до нескольких квадратных метров покрывают, как ковер, отдельные участки флета или пологих склонов рифа. На подветренных рифах такие ковры альционарий можно было наблюдать и у внешнего их края. В зонах склона рифа обычны были нефтии: N. acuticonica, Dendronephthea formosa, Stereonephthea caudabiluensis, а также горгонарии: Acabaria pulchra, A. erythreea, A. biserialis, Bebryce hicksoni, Gorgonella maris, Juncellia juncea, Anthogorgia jahonica (Stiasny, 1940). У подножия рифа на мягких группах располагались поселения морских перьев (сем. Pennatulacea, представленные родами Virgularia и Veritellum). Горгонарии были представлены акабарией (A. pulchra), которая в большом количестве встречалась в биотопах склонов.

Общее число видов октокораллов на рифах Эйлата оценивается в 18–20. Площадь покрытия мягкими кораллами на рифах Эйлата выражалась величинами от 2 до 17%, причем, как правило, более половины этой площади приходилось на 2–3 доминирующих вида, в числе которых были в разных зонах: Litophyton arboreum и Heteroxenia fuscescens, Parerythropodium fulvum, Sinularia compressa, Sinularia lepthoclados. В последнее время было произведено обследование фауны мягких кораллов на многих других

рифах Красного моря (Benayahu, 1985). Всего было обнаружено более 180 их видов. Среди них было 96 видов из сем. Acyoniidae, 56 из сем. Nephtheidae, 27 видов ксениид и 3 вида сифоногоргий (сем. Nidaliidae). Наиболее многочисленными по числу видов были роды Cladiella (30 видов), Sinularia (42 вида), Dendronephthya (29 видов), Xenia (20 видов), Sarcophyton (20 видов). В числе наиболее распространенных на рифах Красного моря видов мягких кораллов были отмечены: Cladiella pachyclados, C. brachyclados, Sinularia leptoclados, S. polydactila, S. gardineri, Sarcophyton glaucum, S. gemmatum, Lobophytum pauciflorum, L. crassum, Alcyonium flaccidum, Parerythropodium fulvum, Dendronephthea curvata, D. ehrenbergi, Xenia blumi, X. macrospiculata.

На рифах Новой Гвинеи у о-ва Лейнг, укрытых от сильного волнобоя, мягкие кораллы занимали в среднем около половины всей площади дна, покрытой кораллами (Turch, Turch, 1982). Массовыми видами, на долю которых приходилось более 70% всей площади, занятой мягкими кораллами, были здесь Litophyton viridis, два вида синулярий (S. guercifornis, S. gibberosa) и Lobophytum pauciflorum, которые часто формировали пятна моновидовых поселений. На мелководьях доминировал Litophyton. На глубинах 2,5–4 м преобладали синулярии, а глубже–агерматипные нефтии. Всего на рифах у о-ва Лейнг было найдено 115 видов мягких кораллов, что близко к общему числу видов склерактиний на участках тихоокеанских рифов. В их составе были 23 вида рода Sinularia, 10 видов рода Sarcophyton и по 7 видов родов Xenia, Dendronephthya и Lobophytum, включая 7 новых видов мягких кораллов (Verseveldt, Turch, 1979).

В центральном районе Б. барьерного рифа мягкие кораллы также являются одним из главных компонентов сидячего бентоса. По показателям состава и распределения структура сообществ мягких кораллов сходна с описанной выше для красноморских и новогвинейских рифов (Verseveldt, 1977; Dinesen, 1983). Среди них преобладают альционарии, нефтии и ксении, а горгонарии имеют подчиненное значение. Некоторые отличия в составе сообществ мягких кораллов Б. барьерного рифа выражены в появлении новых их доминантов, таких, как Lemnalia и Paralemnalia (сем. Nephtheidae), Efflatounaria (сем. Xeniidae) и Asterospicularia (сем. того же названия). В районе Лоу Айлс доминируют Sarcophyton tracheliphorum, Lobophytom crassum, L. pauciflorum, Sinularia variabilis, S. flexibilis, S. polydactila, Nephthea mollis, Xenia sp., Heteroxenia sp., Clavularia sp., Alcyonium sp., Briareum sp., Cespicularia sp., (Yonge, 1968). На мелководьях рифов Б. барьерного рифа часто можно наблюдать ковровое покрытие участков дна зарослями альционарий Lobophyton, Sinularia (Dinesen, 1983). Большинство перечисленных альционарий заселяют все зоны рифа от внешнего склона до шельфа.

Наши наблюдения показали, что в наибольшей степени мягкие кораллы распространены на лагунных рифах, подвергавшихся ранее нашествиям звезд аквантастер (острова Лизард), а также на окаймляющих рифах у высоких островов, подверженных воздействию терригенного стока (острова Парадайз). На этих рифах мягкие кораллы занимали от 50 до 100% всей площади, покрытой сидячим бентосом. У островов Лизард можно было найти обширные мелководные рифы, занятые практически целиком альционариями: Alcyonium, Sarcophyton, Lobophytum, Sinularia, Heteroxenia. Склоны и подножие внешнего склона рифов были покрыты густыми зарослями горгонарий Juncella fragilis. На рифах у о-ва Орфеус массовыми были Alcyonium и некоторые горгонарии (Plexauroides, Echinogorgia, Isis).

В южной части Б. барьерного рифа на обследованных нами рифах Суэйн и на рифах атоллов группы Каприкорния (острова Херон, Вистари, Уантри, Леди Мусгрейв), которые не подвергались нашествиям акантастера и сохранили стабильную структуру коралловых сообществ в течение длительного времени, наибольшее развитие мягких кораллов имело место у подножия внешнего склона рифа, в бухтах подветренного рифа, врезающихся в зону флета, в зоне патч-рифов и на приглубых участках неосушаемого флета. В составе мягких кораллов как по числу видов, так и по покрытию дна преобладали альционарии. Горгониевые их виды занимали ведущее место лишь у подножия склона на глубинах более 15 м, где иногда преобладали горгонарии Rumphella aggregata и Isis hippurus. Среди патч-рифов приглубого флета и зоны "rear" преобладала

ассоциация альционарий "Lemnalia – Paralemnalia – Cladiella – Xenia". На мелководьях скального флета и в его углублениях обычными были Capnella , Asterospicularia, Lobophytom и Tubipora. В ямах и ваннах у края подветренного флета мягкие кораллы были представлены ассоциациями: "Sarcophyton – Alcyonium – Lemnalia – Clavularia". На наветренном склоне, среди зарослей акропор, можно найти крупные поселения синулярий (Sinilaeia hirta). На подветренном склоне в массе встречались большие поселения альционарий: Alcyonium, Lemnalia, Paralemnalia, Pashyclavularia, Nephthea, Capnella, Sinularia, Sarcophyton и горгонарий Isis и Rumphella. В расщелинах и каньонах в небольшом количестве встречались агермативные горгонарии Acabaria и Mopsella. У подножия рифа на глубинах 15–20 м часто встречались альционарии Sarcophyton, Alcyonium и Pashyclavularia, а также горгонарии Juncella и Rumphella.

У берегов Центрального Вьетнама в районе залива Бенгой скалистый грунт внешнего склона занят обширными зарослями горгонарий Phabdoplexaura princeps и Plexauroides lensii. Веерообразные колонии горгонарий Bebryce indica, Acabaria nicksoni, Mopsella aurantia заселяют расщелины, каньоны и крутые скалистые склоны. На мелководьях вьетнамских рифов часто можно встретить горгонарию Echinogorgia и октокоралл Heliopora. Гелиопора встречается и на многих других индо-тихоокеанских рифах, часто образуя на неосыхающем флете микроатоллы (Zahn, Bolton, 1985).

В отличие от большинства индо-тихоокеанских рифов в сообществах мягких кораллов рифов Западной Атлантики преобладают не альционарии, а горгонарии. Численность колоний горгонарий достигает на них 20–40 экз./м^2 и биомасса – 600 г/м^2. Индекс видового разнообразия в их сообществах (индекс Шеннона H') близок к его значениям для сообществ склерактиний на тех же рифах (1,5–3,3) и достигает максимума в верхней части внешнего склона рифа (Preston, Preston, 1975). Общее число видов мягких кораллов в сообществах рифов Западной Атлантики варьирует в пределах от 16 на рифах Пуэрто-Рико до 47 на рифах Флориды. На багамских рифах оно составляет 32, на кубинских – 25, на рифах Белиза 36 на ямайских – 38 видов. В целом число видов восьмилучевых кораллов на рифах Атлантики близко к общему числу видов склерактиний (Goldberg 1973; Kinzie, 1973; Muzik, 1982). Горгонарии рифов Западной Атлантики представлены двумя их главными семействами: Plexauridae и Gorgoniidae и в меньшей степени сем. Paramuriceidae (род Swiftia) и Eliselliidae (роды Elisella и Nicella), а также склераксониевыми горгонариями Briareum, Erythropodium и Iciligorgia. В составе плексаурид массовыми видами являются: Plexaura flexuosa, P. homomalla Plexaurella dichotoma, P. grisea, P. fusifera, Eunicea calyculata, E. asperula, E. palmeri, E. tourneforti, E. pinta, E. succinea, Pseudoplexaura circus, P. porosa, P. flagellosa, Muricea muricata, M. atlantica, Muriceopsis petula, M. flavida. Георгониды представлены массовыми их видами: Pseudoplerogorgia americana, P. bipinnata, P. rigida, P. kallos, P. elisabethae, P. acerosa, Pterogorgia citrina, P. ancepts, Gorgonia ventalina, элизеллиды – Elisella barbadensis и Nicella schmidti (см. табл. 11.3). В числе массовых представителей других семейств горгониевых кораллов атлантических рифов имеются следующие представители: Iciligorgia schrammi, Erythropodium poiyanthes, E. caribaeorum, Swiftia exerta.

На разрезах через риф состав сообществ мягких кораллов меняется (Opresco, 1973; Kinzie, 1973). На флете и в верхних зонах внешнего склона до глубин 10–20 м в них преобладают симбионтные горгонарии и плексауриды, такие, как Gorgonia ventalina, виды родов Eunicea, Pterogorgia, Pseudopterogorgia, Plexaurella, Plexaura и Briareum. Гермативные горгонарии типа Pseudopterogorgia americana часто заселяют участки флета, покрытые рыхлыми осадками. Субстратом для их поселения являются занесенные донными осадками обломки кораллов и раковин моллюсков (Lasker, Goffroth, 1983). Глубже по склону начинают доминировать асимбионтные представители горгониевых кораллов: Elisella, Necella, Swiftia, Iciligorgia, хотя в их составе присутствуют некоторые симбионтные их виды, которые на Ямайских рифах при большой прозрачности вод многочисленны даже на глубинах 50–60 м (Kinzie, 1973). Большинство видов горгонарий, населяющих рифы Атлантики, имея высокие ветвистые колонии и боль-

шую скорость роста, хорошо переносят заиление и мутную воду (Opresko, 1973). В этом, как нам кажется, и состоит основная причина их процеветания в сообществах атлантических рифов, большая часть которых подвержена сильному воздействию твердого терригенного стока.

11.5.5. ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ СТРУКТУРУ СООБЩЕСТВ КОРАЛЛОВ В РАЗНЫХ ЗОНАХ РИФА

В мелководных зонах рифа, таких, как флет, наветренный край и склон, которые характеризуются интенсивным физическим стрессом, структура населяющих их сообществ кораллов в основном определяется действием физических факторов среды: гидродинамикой, взмучиванием осадка, распреснением, осушкой, избыточной освещенностью, колебаниями температуры (Bradbury, Yonge, 1981). В зонах с умеренным физическим стрессом на приглубых и подветренных участках рифа преобладающее значение в формировании сообществ кораллов приобретают биологические факторы (Loya, 1976в; Connell, 1978; Sheppard, 1981). Существенно также, что влияние условий среды, особенно таких, как освещенность и наличие взвешенной пиши (зоопланктона), на структуру популяций проявляется уже на стадии оседания и последующего развития планул (Lewis, 1974)

В мелководных зонах рифа структуру сообществ в значительной мере контролируют волновой стресс и приливно-отливные течения (Roberts, 1974; Dollar, 1982). Интенсивная гидродинамика сама по себе является необходимым условием нормального существования сидячего бентоса. Она обеспечивает постоянный приток пищи и биогенов, улучшает газовый режим (Hubbard, 1974; Lewis, 1976; Wainwright, Koehl, 1976), а также обеспечивает вынос избытка взвеси, поступающей с берегов в мелководные участки рифа, предотвращая заиление дна. Однако в прибойной зоне флета и в прорезающих его каналах волнобой и приливно-отливные течения могут достигать такой силы, что они повреждают колонии кораллов или отрывают их от субстрата. Соответственно в этой зоне выживают и доминируют кораллы, хорошо переносящие волнобой. Это прежде всего ветвистые формы акропор, способные в зависимости от силы прибоя образовывать жизненные формы, устойчивые к волнобою и сильным течениям. В число таких кораллов входят также и ряд видов других родов ветвистых кораллов: это Pocillopora, Stylopora, Millepora. Их успешное выживание в прибойной зоне рифа обусловлено не только высокой механической прочностью их колоний и точной их ориентацией относительно направления волнового стресса (Shinn, 1963), но и высокой скоростью роста, а также их способностью размножаться обломками. Эти их свойства позволяют им быстро регенерировать после их разрушения штормовым прибоем.

Согласно выводам многих авторов, волновой стресс является главным фактором, контролирующим структуру популяций кораллов на наветренных рифах (Geister, 1977; Jokiel, 1978; Sheppard, 1980; Dollar, 1982). Волнобой оказывает существенное влияние и на состав сообществ горгонарий и мягких кораллов, которые заселяют поверхность флета и верхние горизонты внешнего склона рифа (Morton, 1974). Во время штормов значительная их часть обрывается и выбрасывается на берег (Birkeland, 1974). На флете рифов, не испытывающих сильного волнобоя, зональность в распределении кораллов обычно выражена слабо (Loya, Slobodkin, 1971; Loya, 1972; Bouchon, 1981). Вместо обычных для внешнего края ветвистых форм кораллов их место на таких рифах занимают фавииды, Porites и Montipora (Grigg, 1983; Latypov, 1985; Potts et al., 1985; Cameron, Endean, 1985).

Влияние колебаний температуры и солености на структуру сообществ кораллов наиболее ярко выражено на осушаемом флете индо-тихоокеанских рифов. Во время осушки флета в периоды низких отливов кораллы, живущие на флете таких рифов, должны переносить пребывание на воздухе в течение 2—4 часов. При этом днем они перегреваются на солнце, ночью испытывают сильное охлаждение, а во время дождей

также и распреснение (Wells, 1957; Pichon, 1964, Loea, 1972; Ditlev, 1978). При постепенном изменении солености на осушной зоне флета кораллы выдерживают колебания ее в пределах от 20 до 40% (Kinsman, 1964), но не выносят внезапного резкого распределения (Goreau, 1964). Дневная осушка рифа в ясную погоду обычно сопровождается сильным перегревом и ростом солености. Исследования показали, что стрессовые воздействия перегрева, изменений солености и избыточной освещенности на сообщества флета в периоды осушки или низких отливов взаимосвязаны и усугубляют их повреждающий эффект (Coles, Jokiel, 1978).

На осушном флете высокоширотных рифов Красного моря и Карибского бассейна основным фактором, влияющим на состав сообществ кораллов, является падение температуры воды в периоды низких отливов (Loya, 1972; Scatterday, 1977; Hudson, 1981). Прорывы холодных вод с температурой ниже 16 °С на рифы в этих районах вызывают гибель даже многих оппортунистических кораллов, таких, как Acropora и Pocillopora (Roberts et al., 1975). Летом на осушной зоне таких рифов кораллы выдерживают перегрев до 36 °С (Kinsman, 1964). Столь суровое воздействие физического стресса выдерживают лишь некоторые наиболее стойкие опортунисты их родов: Acropora, Pocillopora, Porites, Montipora, Millepora, Diploria, Psammocora. Именно эти виды и доминируют в ассоциациях осушаемого флета (Ditlev, 1978). Существенно, что и планулы этих видов хорошо переносят условия физического стресса, оседая и выживая на осушаемом флете (Connell, 1973). Гибель кораллов может вызвать также интенсивное осаждение взвеси (Marshall, Orr, 1931). После штормов взмучивание осадка и заиление столь же губительны для кораллов, как само физическое воздействие волны или распреснения, вызываемого дождями, которыми сопровождаются шторма (Banner, 1968; Johannes, 1975). Повышенная мутность вызывает затенение дна. В условиях пониженной освещенности в мутных водах многие кораллы погибают (Rogers, 1979) или же их рост подавляется недостатком света (Dodge et al., 1974). Занос рифа осадками и плохая освещенность дна затрудняют осаждение планул и их развитие (Johannes, 1972a). В эволюционном плане стрессовое воздействие заноса кораллов осадками вызвало появление форм кораллов, устойчивых к заилению и способных активно сбрасывать с себя оседающую из толщи воды взвесь (Yonge, 1930; 1940; Lewis, Price, 1976). Такие кораллы выживают в мутных водах с низкой прозрачностью и большим содержанием взвеси в воде (Roy, Smith, 1971; Loya, 1976).

Наблюдения показали, что многие кораллы успешно выживают в очень мутных водах лагун атоллов и барьерных рифов (Wells, 1957; Roy, Smith, 1971). В их числе: Pocillopora, Galaxea, Symphillia, Fungia, Psammocora, Acropora, Porites. Эти кораллы хорошо жили в воде с высоким содержанием взвеси (Marshall, Orr, 1931). В лагунах некоторых тихоокеанских атоллов с очень низкой прозрачностью воды (до 1 м) можно было найти рифы с высоким покрытием дна кораллами – более 30%. Так, в лагуне атолла Фаннинг, перегороженной патч-рифами, много участков с очень высокой мутностью воды и илистым дном. Тем не менее покрытие его кораллами составляло около 30%. Среди кораллов, заселявших это илистое дно, преобладали: Acropora, Montipora, Pocillopora, Stylopara. Кораллы селились пятнами, образуя на мягком дне небольшие банки. Отдельные колонии ветвистых форм селились на крупных обломках отмерших кораллов и на раковинах мертвых тридакн (Roy, Smith, 1971).

Свет как физический фактор оказывает существенное влияние на структуру сообществ кораллов лишь в самых верхних и самых нижних зонах рифа. В самых верхних горизонтах рифа имеет место угнетение кораллов избыточной освещенностью (Siebeck, 1981).

Заметное влияние недостатка света на видовую структуру сообществ кораллов сказывается только при освещенности ниже 3–5%. В этих условиях в составе сообществ начинают преобладать агерматипные виды кораллов и некоторые высокоспециализированные виды герматипных склерактиний–обитателей глубинных малоосвещенных зон рифа. Эти кораллы адаптированы к низкой освещенности и живут, не теряя своих зооксантелл, при освещенности около 1% ФАРп. Таковы некоторые виды кораллов:

Leptoseris, Cycloseris, Pachyseris. В то же время в составе сообществ кораллов глубинных зон рифа при освещенности ниже 2–3% ФАРп обитают ряд видов тенелюбивых склерактиний, таких, как Leptastrea, Scolymia, Turbinaria, а также оппортунистические виды склерактиний, которые встречаются во всех зонах рифа, но способны выживать при освещенности ниже 2% ФАРп. Таковы, например, некоторые виды кораллов: Psammocora, Pectinia, Pocillopora. Platygyra, Seriatopora, Lobophyllia, Goniopora, Alveopora (Dinesen, 1982; Kühlmann, 1983; Fricke, Schuhmacher, 1983; Титлянов и др., 1983; Oliver et al., 1983; Титлянов, 1987).

Биологические факторы, определяющие развитие видовых популяций сидячего бентоса и структуру его сообществ, проявляются на уровне межвидовых отношений выедания и конкуренции за субстрат (Paine, 1966). В ходе эволюции оба этих фактора послужили причиной выработки у них защитных приспособлений, предохраняющих их от выедания, а также появления у них средств агрессивного подавления конкурирующих с ними за пространство соседствующих донных животных. Что касается защиты от выедания, то разные группы кораллов прибегли к совершенно различной ее стратегии. Склерактинии защитили себя путем укрепления своей скелетной основы, спрятав полипы в мощные известковые крепости-кораллиты, окруженные режущими и колющими краями септ. В наибольшей степени эти защитные свойства скелета кораллитов выражены у таких кораллов, как Galaxea, Achrelia, horrescens, фунгиды, а также у массивных кораллов, которые практически недоступны выеданию их рыбами. Такой же стратегии придерживаются гидрокораллы (Millepora) и два вида октокораллов Hiliopora и Tubipora, которые имеют массивную скелетную основу.

Более древние по сравнению со склерактиниями (Schmidt, 1974) октокораллы прибегли для защиты от выедания к средствам химической защиты. Содержащиеся в октокораллах в огромном количестве сложные соединения типа терпеноидов и простагландинов делают их практически несъедобными для большинства рыб, моллюсков, ежей (Bakus, 1981; Coll et al., 1982; Gerhard, 1984).

Донные сообщества рифа ввиду необычайно высокой плотности их заселения сидячим бентосом и макрофитами характеризуются высокой напряженностью конкурентных отношений за субстрат (Connell, 1973; Jackson, 1977). Существенное влияние на их структуру оказывают конкуретные отношения между самими кораллами (Connell, 1976; Sheppard, 1980). Кораллы проявляют обычно три типа конкурентных отношений: а) перерастание и затенение одних кораллов другими (Shinn, 1966; Porter, 1974a; Pottes, 1976; Bothwell, 1983), б) выделение токсических метаболитов, подавляющих конкурирующие виды кораллов (Sammarco et al., 1983), и в) межвидовая агрессия одних кораллов по отношению к другим (Glynn et al., 1972; Lang, 1973; Dustan, 1975; Richardson et al., 1979; Sheppard, 1979; Wellington, 1980; Bothwell, 1984). В первом случае имеет место вытеснение быстрорастущими ветвистыми рамозными или крибозными кораллами растущих медленнее массивных, фолиозных или ветвистых кораллов, имеющих плотные шаровидные колонии. Иногда такие ветвистые кораллы, встречая на пути роста конкурента, дают корковидные ростовые формы, которые прорастают по его поверхности и убивают его (Potts, 1976). Однако в большинстве случаев быстро растущие колонии склерактиний и горгонарий обгоняют в росте своих медленно растущих конкурентов, не приближаясь к ним на близкое расстояние и не испытывая со стороны последних агрессивной "атаки". Затеняя их, они угнетают их рост, в конце концов способны их вытеснить (Glynn, 1976; Connell, 1976; Karlson, Jackson, 1981).

Использование токсических веществ против конкурентов за субстрат широко распространено у мягких кораллов–горгонарий и альционарий, большинство из которых способны вырабатывать различные средства химической защиты и выделяют в окружающую среду токсические метаболиты (Sheppard, 1979). Используя эту способность, а также высокую скорость роста, мягкие кораллы способны перерастать и вытеснять склерактинии. Так, склероксониевая горгонария Erythropodium легко перерастает и вытесняет многие склерактиниевые кораллы и зоантарии (Karlson, 1980). Токси-

ческие метаболиты, выделяемые в воду альционарей Sinularia, подавляли в опытах рост склерактиниевых кораллов и даже вызывали их гибель (Sammarco et al., 1983).

Отношения прямой агрессии в борьбе за субстрат широко развиты среди склерактиниевых кораллов, полипы которых имеют хорошо развитый стрекательный аппарат. Оружием нападения у агрессивных их видов служат шупальца и мезентериальные нити, вооруженные нематоцистами. Приблизившись в процессе роста к соседнему кораллу-конкуренту, агрессивный коралл убивает и переваривает с их помощью своего конкурента, останавливая его дальнейший рост (Logan, 1984). Критическое расстояние, начиная с которого коралл начинает агрессию по отношению к другому кораллу, приблизившись к нему в процессе роста, специфично для каждого вида. Оно выражается величинами от 0,5–1 см у акропор и поцилопор, имеющих диаметр полипов 1–2 мм. У кораллов со средними размерами полипов (кораллитов 3–10 мм) это критическое расстояние составляет 1–4 см. Таковы Oculina и многие фавииды (Sheppard, 1981a). Многие агрессивные кораллы имеют удлиненные шупальца–"дворники". Они способны убивать полипы конкурента с помощью нематоцистов, дотягиваясь до них этими щупальцами на расстояние до 3–4 см. (Sheppard, 1981a). В числе таких видов: наиболее агрессивные массивные кораллы Montastrea annularis, Diploria strigosa, Scolymia lacera, Galaxea fasricularis, (Lang, 1973; Richardson et al., 1979; Wellington, 1980; Chorneski, 1983). Шупальца-дворники вооружены усиленным книдоцилем и имеют больше крупных нематоцистов, чем обычные щупальца (Hartog, 1977; Hidaka, Yamazato, 1984). Любопытно, что число этих щупалец–органов агрессии возрастает в полипах, расположенных в той части колонии, которая в ходе ее роста приближается к потенциальному конкуренту–врагу. Если в условиях опыты выдержать такой "агрессивный" коралл вблизи другого коралла, который стоит ниже его по шкале агрессивности, то у него можно вызывать превращение части обычных щупалец в щупальца-дворники (sweeper tentacles). Такую индукцию образования щупалец-дворников удалось вызвать у коралла Agaricia agaricites, у которого в норме они вообще отсутствуют (Chornesky, 1983). Некоторые кораллы (например, Goniopora), имеют полипы, которые могут вытягиваться в активном состоянии до 10–15 см и способны убить конкурента на значительном расстоянии.

Установлено, что наибольшую способность к "агрессии" в условиях рифа появляют, как правило, массивные формы склерактиний. Согласно наблюдениям Ланг (Lang, 1973), которая открыла межвидовую агрессию у склерактиний, среди них существует своеобразная иерархия по степени агрессивности (Cope, 1981). Среди атлантических кораллов наиболее агрессивные виды относятся к трем семействам: Mussidae, Meandrinidae и Faviidae. Согласно Ланг (1973), агрессивное поведение не наблюдалось при контакте двух колоний одного и того же вида, хотя это оспаривает Бусвел (Bothwell, 1984). Иерархия агрессивности отдельных видов у атлантических кораллов на рифах Ямайки, согласно Ланг, выглядит начиная с более агрессивных видов следующим образом: Mussa anguloa → Scolymia lacera → Isophyllia sinuosa → Mycetophillia ferox → → Meandrina meandrites → Mycetophyllia danaana → Scolymia cubensis → Isophyllastrea rigida → → Montastrea annularis → Diploria labyrinthiformis → D. strigosa → D. clivosa → M. cavernosa → Colpophyllia natans → Manicina areolata → Acropora palmata → A. cervicornis → Eusmilia fastigata → Agaricia sp. → Helioseris cucullata → Siderastrea → Porites → Stephanocoenia. Согласно Лорану (Loran, 1984), на рифах у Бермудских островов иерархия агрессивности кораллов несколько отлична от приведенной выше. Наиболее агрессивными видами там являются Montastrea annularis, Diploria labyrinthiformis и D. strigosa. На тихоокеанских рифах в южной части Б. барьерного рифа иерархические отношения в пределах массовых семейств кораллов выглядят следующим образом: Mussidae → Faviidae → Acroporidae → Pocilloporidae → Poritidae (Bothwell, 1984). Эти данные показывают, что наименее агрессивны семейства, в состав которых входят наиболее оппортунистические виды кораллов. В пределах этой группы иерархические отношения в значительной мере неопределенны и зависят от физиологического состояния взаимодействующих видов (Loran, 1984).

Вполне естественно, что в ходе напряженной борьбы за твердый субстрат на перенаселенном рифе наиболее агрессивные кораллы имеют существенные преимущества, особенно в сообществах внешнего склона, где влияние факторов физического стресса на формирование сообществ ослаблено и на первый план в отношении выходят не адаптивные свойства оппортунистических видов, а конкурентноспособность агрессивных видов (Connell, 1976; Sheppard, 1980). Однако и в сообществах флета, подверженных интенсивному воздействию волнобоя, влияние агрессивных межвидовых отношений кораллов на формирование их видовой структуры прослеживается достаточно четко (Bothwell, 1984), хотя определяющее значение играет здесь физический стресс (Bradbury, Yonge, 1981; Loran, 1984).

Любопытно, что на атлантических рифах преобладают отношения агрессивного доминирования со стороны медленно растущих массивных кораллов, тогда как на индотихоокеанских рифах преобладает первый тип конкурентных отношений, когда быстро растущие ветвистые кораллы перерастают, затеняют и в конечном счете часто вытесняют медленно растущие массивные кораллы, хотя они при этом могут испытывать агрессивную "атаку" со стороны последних, если приближаются к ним на определенное расстояние (Porter, 1974; Potts, 1976; Sheppars, 1980).

Заметное влияние на структуру сообществ кораллов оказывают животные кораллофаги—звезды акантастер, а также многие другие представители бентоса и рыб рифа. Это влияние проявляется в основном в избирательности животных в отношении поедаемых ими кораллов. Что касается влияния рыб, то они, нанося кораллам некоторый ущерб их выеданием, в значительной мере компенсируют тем, что способствуют их размножению и расселению. Питаясь кораллами, рыбы-попугаи, рыбы-хирурги, баллистиды и кузовки дробят на кусочки веточки тонковетвистых кораллов—оппортунистов, таких как Acropora, Pocillopora, Stylophora, Seriatopora, Montipora. Эти обломки приживаясь на свободных участках рифа, способствуют их расселению, облегчая им борьбу за доминирование в составе сообществ (Glynn et al., 1972; Connell, 1973; Randall, 1974; Tunniclinne, 1981; Highsmith, 1982). В то же время доказано, что на многих рифах перечисленные выше рыбы, питающиеся кораллами, отдают предпочтение определенным их видам, таким, как например, Pocillopora damicornis. Выедание этого коралла рыбами в сообществах склона может идти столь интенсивно, что этот вид вообще из них исчезает и встречается лишь в сообществах флета и края рифа, где прибой мешает его выеданию. Перенесение колоний поциллопоры с флета на склон на глубину 15—30 м вызывало быстрое их поедание рыбами (Neudecker, 1979).

Те же рыбы, а также многие рыбы-фитофаги, которые выедают водоросли и перифитон на скальных поверхностях рифа и на отмерших кораллах, очищают тем самым место для осаждения планул (Vine, 1974; Brikeland, 1977; Sutton, 1983). Влияние рыб-кораллофагов, равно как и многих представителей бентоса, питающихся кораллами, на структуру их сообществ обусловлено избирательностью кораллофагов в отношении поедаемых ими видов кораллов и их возрастных групп. Чаще всего ими повреждаются молодые колонии ветвистых и пластинчатых кораллов, растущие вблизи крупных колоний кораллов, которые служат убежищем рыбам и крабам, поедающим кораллы (Grassle, 1973).

Существенное влияние на формирование и структуру сообществ кораллов оказывают ежи Diadema (Sammarco et al., 1974; Sammarco, 1980, 1982). Их присутствие в умеренном количестве (1—4 зк/м^2) сопсобствует осаждению планул на участках скального флета, которые они освобождают от водорослей. Тем самым способствуют увеличению плотности заселения субстрата кораллами. В случае же очень высокой их концентрации на флете, которая может достигать 60 зкз/м^2, ежи повреждают спат кораллов и их молодые колонии, подавляя таким образом их развитие (Bak, Van Eys, 1975). Другие представители бентоса, поедающие кораллы, такие, как полихета Hermodyce carunculata и гастропода Carallophila, проявляют пищевую избирательность, предпочитая одни кораллы другим. Тем самым они также могут влиять на структуру их сообществ (Rylaarsdam, 1983). В прибойной зоне особенно заметное влияние на сообщества

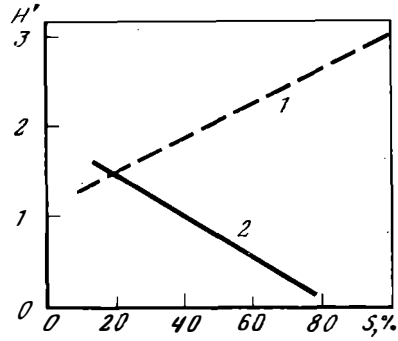


Рис. 11.15. Корреляция между индексом разнообразия (H') и процентом покрытия площади дна кораллами (S) (Porter, 1976)
1 – на карибских рифах, *2* – на тихоокеанских рифах у берегов Панамы, поврежденных звездами акантастер

кораллов оказывают сверлящие губки Cliona и моллюски Lithophaga, Fungioclava, Siphonodyotion (Kleemann, 1973, 1980; Hein, Risk, 1975; Wilkinson, 1983). Они ослабляют прочность их известкового скелета, что способствует их разрушению под действием волнобоя.

Звезды акантастер поедают прежде всего доминирующие оппортунистические виды кораллов (см. 15.1). Вполне естественно, что после их нападения структура сообщества кораллов меняется. Их видовое разнообразие растет, хотя общая их численность (процент покрытия) снижается. Такое явление было описано Портером (Porter, 1972) на тихоокеанских рифах у Панамы (рис. 11.15). В данном случае рост показателя видового разнообразия на рифе, подвергшемся нападению звезд, был связан с тем, что они истребили преимущественно популяцию доминирующего здесь коралла Pocillopora (Porter, 1974a). На других рифах звезды выедали в основном акропор, предпочитая более молодые колонии этих, а также некоторых других оппортунистических видов фунгид и поритид (Done, 1985).

11.6. ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ КОРАЛЛОВ

У кораллов, как и у других кишечнополостных животных, имеются два основных способа размножения: половое (включая частичный партеногенез) и вегетативное.

Механизмы полового размножения кораллов отличаются большим разнообразием у разных их групп (Szamant-Froelich, 1985; Szamant, 1986). Долгое время все кораллы считались разнополыми и живородящими (Wells, 1954; Yonge, 1973; Stimson, 1978). Эти представления основывались на наблюдениях над живородящими кораллами, которые выделяют свои личинки-планулы с месячной периодичностью в течение всего года. Поэтому при содержании таких видов в аквариуме не стоило большого труда обнаружить в воде их планулы. Именно такие виды служили обычно моделями для исследования полового размножения кораллов, причем полученные выводы автоматически переносились и на другие виды кораллов. В числе таких модельных кораллов: Pocillopora damicornis, Stylophora pistillata, Cyphastrea ocellina, виды, которые действительно являются живородящими (Harrigan, 1972; Stimson, 1978). Однако еще в начале века (Duerden, 1902) было показано, что наряду с живородящими кораллами есть и нерестующие их виды, выделяющие в воду не планулы, а яйца и сперму. К числу таких видов были отнесены Manicina areolata и Favia fragum. Тем не менее безуспешность многих последующих попыток обнаружить выход планул у большинства склерактиний, зоантарий и мягких кораллов привела к развитию представлений о том, что половое размножение имеет у них подчиненное значение, несмотря на то что гистологические анализы неизменно обнаруживали у них наличие гонад, выявив при этом преобладание гермафродитов (Marshall, Stevenson, 1933; Stimson, 1978; Connell, 1978).

Объяснение всех этих противоречивых данных последовало только в начале 80-х годов, когда в результате длительных наблюдений над отдельными видами кораллов было показано, что живородящие кораллы, которые размножаются в течение круглого

Таблица 11.3

Типы полового размножения основных систематических групп кораллов рифов Индо-Тихоокеанского региона и Атлантики
(данные: Rinkevich, Loya, 1979; Kojis, Quinn, 1980, 1985; Richmond, Jokiel, 1984; Szamant-Froelich et al., 1984; Szamant, 1986; Babcock, et al., 1986)

Тип размножения	Состав гамет	Кораллы индо-тихоокеанских рифов	Кораллы атлантических рифов
Живородящие	Раздельнополые	Porites murrayensis Dendrophyllia Tubastrea	Siderastrea radians
	Гермафродиты	Stylophora pistillata, Pocillopora damicornis*, P. caespitosa, P. meandrina, Acropora palifera, A. cuneata, A. formosa, Galaxea aspera, Cyphastrea ocillina	Porites asteroides, Favia fragum, Manicina areolata, Mycetophyllia ferox, Agaricia agaricites, A. humilis
Нерестящиеся	Раздельнополые	сем. Fungiidae, сем. Poritidae, сем. Agaricidae (род. Pachyseris), сем. Caryophilliidae	Montipora cavernosa, Dendrogyra cylindrica
	Гермафродиты	сем. Actoporidae**, сем. Favii idae, сем. Merulinidae, сем. Mussidae, сем. Oculinidae, сем. Pectiniidae.	Acropora palmata, A. cervicornis, Diploria strigosa, Montastrea annularis

*Способны к частичному партеногенезу.
**Исключая живородящие виды данного таксона, указанные выше.

года и имеют несколько циклов гаметогенеза, являются редким исключением, составляя менее 5% в сообществах кораллов на тихоокеанских рифах и менее 10% на рифах Атлантики. Большинство же кораллов принадлежит к нерестующим гермафродитам с наружным оплодотворением, которые имеют годичный цикл размножения с очень коротким периодом икрометания – всего 2–6 дней (Harrison et al., 1984; Szamant, 1986). Неудивительно поэтому, что прежние исследователи, ожидая ежемесячного появления планул у таких подопытных кораллов, пропускали короткие периоды их размножения, происходящие с годичными интервалами (Kojis, Quinn, 1981).

В составе сообществ кораллов можно найти таксоны с одним из следующих основных типов полового размножения: нерестящиеся гермафродиты и раздельнополые кораллы, живородящие гермафродиты и раздельнополые их виды (см. табл. 11.3). Судя по имеющимся данным, среди тихоокеанских кораллов около 60% относятся к нерестящимся гермафродитам с наружным оплодотворением (Harrison et al., 1983, 1984). Среди атлантических кораллов с небольшим перевесом также преобладают нерестящиеся гермафродиты (Szamant-Froelich et al., 1984; Szamant, 1986). У некоторых кораллов обнаружен еще один тип размножения – частичный партеногенез, когда часть ооцитов не проходит стадии редукционного деления (мейоза). Они развиваются до стадии личинок без оплодотворения и генетически полностью идентичны родительским клеткам (Stoddart, 1983; Stoddart, Black, 1985; Ayre, Reising, 1986). Эти партеногенетические планулы выходят в воду вместе с произведенными тем же кораллом нормальными планулами, развившимися из оплодтворенных яиц. Такой тип размножения описан у кораллов Pocillopora damicornis и Tubastrea.

Половозрелость у кораллов определяется по появлению гонад. Она наступает, как правило, поздно – в возрасте 3–5 лет (Connell, 1973; Kojis, Quinn, 1981; 1985; Harrison, 1983). Исследования показали, однако, что размер колонии, а не возраст контролирует наступление половозрелости у кораллов, хотя возраст полипов также имеет определенное значение. Такая зависимость наступления половозрелости от размеров колоний особенно четко выражена у нерестующих кораллов с массивными колониями ("k" – стратегия выживания, см. 11.5.3). Найдено, например, что частично отмершие

старые их колонии теряют способность к образованию гонад при уменьшении площади, занятой их живыми полипами, ниже критической, которой молодая колония этого коралла должна достичь, чтобы ее полипы стали половозрелыми (80–100 $см^2$ у кораллов Cyphastrea и Montastrea: Kojis, Quinn, 1981; Szamant–Froelich, 1985a). У нерестующих рамозных акропор половозрелость наступает, когда отростки их ветвистых колоний достигают длины 10–20 см (Szamant, 1986). В условиях эксперимента куски раздробленных колоний старых половозрелых кораллов Montastrea annularis и Cyphastrea australiensis, прижившись и дав начало новым колониям, теряют способность к размножению. Вновь половозрелыми они становятся лишь после достижения определенных размеров или определенного числа полипов в колонии: у M. annularis – больше 30. Дальнейшие исследования показали, что возраст полипов тоже имеет определенное влияние на половозрелость и плодовитость. Оказалось, что кусочки раздробленных старых колоний, прижившись и дав начало новым колониям, обретают половозрелость при меньших размерах, чем молодые колонии, выросшие из планул. Полипы таких прижившихся кусочков старых колоний могут иметь гонады при их размерах 3–5 см (Rinkevich, Loya, 1979; Van Morsel, 1983). Итак, у перечисленных выше кораллов со средними и малыми полипами "решение" тратить ресурсы на размножение определяется целой колонией, а не одним полипом. У кораллов с очень крупными (Lobophyllia) или со средними полипами, но разделенными внутри самой колонии так, что между ними нет тканей (Caulastrea, Galaxea), равно как и у кораллов с одиночными полипами (Fungia), наступление половозрелости определяется возрастом и размерами самих полипов (Harrison, 1983).

У большинства живородящих и нерестящихся кораллов, у отдельных полипов в колонии, а также и у целых их популяций на отдельных рифах циклы гаметогенеза синхронизированы во времени. Их регуляция осуществляется ходом годовых изменений температуры и освещенности (Richmont, Jokiel, 1984; Stoddart, Black, 1985; Kojis, 1986). Число таких синхронизированных циклов гаметогенеза у кораллов с месячными периодами размножения (выхода планул или гамет) достигает трех в году и у кораллов с годичным периодом – один раз в год (Stimson, 1978; Kojis, 1986). В последнем случае незрелые ооциты закладываются в ткани гонад осенью и зреют до поздней весны. Зрелые яйца, как правило, бывают окрашены в красный или розовый цвет. У ряда видов они содержат в себе зооксантеллы (Babcock et al., 1986). Количество яиц в яичниках одного малого или среднего полипа варьирует от 10 до 120 (Stimson, 1978). У крупных одиночных кораллов, таких, как фунгия, с размерами полипа 15–20 см число яиц в яичниках может достигать нескольких миллионов. Размеры яиц кораллов варьируют от 20 до 600 мкм.

У живородящих кораллов-гермафродитов – Pocillopora damicornis и Acropora formosa яичники и семенники образуются в мезентерии одного и того же полипа (Stoddart, Black, 1985). Число яиц в одном полипе коралла поцилопоры составляет 18–24 и у акропоры – до 100. Самооплодотворенные внутри полипов-гермафродитов яйца (а у поциллопоры также и партеногенетические яйца) развиваются до стадии планул, находясь в мезентерии в ткани мезоглеи. До выхода их наружу планулы созревают и сохраняются в мезентерии, прикрепившись стебельками к его стенке (Kojis, 1986). У раздельнополых живородящих кораллов – Fungia, Dendrophyllia, Tubastrea яйца внутри полипов оплодотворяются спермиями, которые продуцируются соседними полипами и заплывают в мезентерий женской особи через ее рот.

Нерестующие кораллы-гермафродиты, которые доминируют в сообществах, имеют два типа оплодотворения: число перекрестное и смешанное, когда часть яиц оплодотворяется спермиями того же полипа или другого полипа из той же колонии, генетически ему эквивалентного. Примером коралла с облигатным перекрестным оплодотворением является Montipora digitata. Яйца монтипоры "узнают" сперматозоиды своей колонии и отвергают их (Heyward, Babcock, 1986). Инбридинг – внешнее оплодотворение своими же спермиями – достаточно широко распространено, но в чистом виде у нерестующих видов отсутствует, поскольку преобладающая часть их яиц оплодотворяется все же

перекрестным путем. При этом у большинства нерестующих видов существуют специальные механизмы, которые ограничивают возможность инбридинга у гермафродитных колоний. Так, яйца некоторых кораллов-гермафродитов проходят последние стадии деления только через 15–20 минут после их выброса во внешнюю среду, следовательно, они не могут быть оплодотворены внутри полипа. К таким кораллам относится Goniastrea asprera, клейкие яйца которой после выброса их полипом тонут и прикрепляются к субстрату, где и происходит их оплодотворение спермой, выброшенной соседними колониями (Heyward, Babcock, 1986). У большинства других кораллов-гермафродитов в мезентерии полипа непосредственно перед нерестом образуются своеобразные комки размером до 1 мм, состоящие из ооцитов и недозрелой спермы. Ооциты в этих комках набиты жиром. После их выброса полипом они немедленно всплывают к поверхности, после чего лопаются, и в течение последующих нескольких десятков минут происходит дозревание содержащихся в них гамет. Ввиду синхронности нереста всей популяции данного вида в поверхностной пленке над рифом скапливается масса яиц и спермы, выброшенной разными колониями, что и обеспечивает перекрестное оплодотворение (Harrison et al., 1984; Babcock et al., 1986). Скопление яиц кораллов в период их массового нереста вызывает образование розоватых "сликов" на поверхности воды.

Сам процесс нереста коралла происходит синхронно у полипов всей колонии. Полипы кораллов Acropora или Platygyra медленно в течение 5–50 мин выпускают комки яиц и спермы. Другие виды выбрасывают облачка яиц и спермы или комки гамет мгновенно путем одновременного сокращения всех полипов колонии. Таковы Goniastrea, Fungia, Echnophyllia. Только у одного коралла среди тихоокеанских их видов – Hydnopora exaesa отмечен постепенный выпуск яиц и спермы в течение длительного времени (Babcock et al., 1986).

Как уже отмечалось выше, процесс гаметогенеза и сроки размножения у кораллов синхронизированы, причем не только в пределах отдельных колоний, но и в пределах всей их популяции на данном рифе. У живородящих видов кораллов уже давно была установлено связь сроков пиков ежемесячных выпусков ими планул от фазы луны. У кораллов с годичными циклами размножения были найдена зависимость сроков их нереста от температуры воды и от фазы луны (Rinkevich, Loya, 1979a; Harriott, 1983; Fadallah, 1983; Jokiel, 1985; Jokiel et al., 1985). Годичный цикл размножения преобладает у нерестующих кораллов-гермафродитов, доминирующих в сообществах рифов (Babcock et al., 1986). Кораллы с годичным циклом нерестятся один раз в году, реже два раза в году с месячным интервалом. Нерестящиеся кораллы с месячным циклом размножения являются редким исключением (Krupp, 1983). Более того, оказалось, что на тихоокеанских рифах сроки размножения синхронизированы в пределах преобладающей части видов кораллов, входящих в сообщество, причем не только склерактиний, но и октокораллов. Так, оказалось, что сроки массового нереста совпадают в пределах недели для более чем 130 видов кораллов – представителей 12 из 15 семейств, заселяющих среднюю часть Б. барьерного рифа на участке протяженностью более 500 км (Willis et al., 1985; Babcock et al., 1986). Срок массового нереста кораллов в этом районе наступает при прогреве воды до 26° С. Поскольку прогрев воды в лагуне идет быстрее, чем на внешней стороне барьера, на лагунных рифах нерест кораллов проходит чаще всего в первый день после полнолуния – в конце октября, а на внешнем рифе через месяц – в конце ноября. Если полнолуние наступает в начале октября, когда вода еще не успевает прогреться до 26°С, массовый нерест кораллов на лагунных рифах имеет два пика – в середине октября и в середине ноября (Willis et al., 1985).

Ход созревания гамет контролируется ходом прогрева воды, а непосредственно сама дата нереста – фазой луны, а точнее освещенностью в ночное время. Последнее было подтверждено опытами с имитацией лунного света (Richmond, Jokiel, 1984). Существенно, что для рифов разных регионов периоды массового размножения одних и тех же видов кораллов приходится на разные значения температуры воды и на разные фазы луны (Loya, 1972). Некоторые кораллы Б. барьерного рифа с годовым цик-

лом размножения регулярно нерестятся в два приема в конце октября и в конце ноября в совпадающие периоды фаз луны. В их числе Acropora latistella и Hydnophora exaesa. Максимальной интенсивности нерест всех синхронно размножающихся видов достигает в вечерние часы, начиная от захода солнца до полуночи.

Синхронный нерест десятков видов кораллов, несомненно, является выдающимся биологическим феноменом (Harrison et al., 1984). Он свойствен, однако, только богатым по видовому составу сообществам кораллов некоторых тихоокеанских рифов. Наряду с рифами Б. австралийского барьера этот феномен наблюдался на рифах у о-вов Фиджи. На рифах Красного моря и на рифах Атлантики такой феномен синхронного нереста большей части всего сообщества кораллов не наблюдается. Нерест кораллов на этих рифах синхронизирован в пределах видовых популяций, но не в пределах их сообществ (Szamant-Froelich et al., 1984; Shlesinger, Loya, 1985; Szamant, 1986). В пределах же сообщества он растягивается на длительные сроки, а у многих кораллов имеет место в разное время года. Следует также подчеркнуть, что кораллы атлантических рифов заметно отличаются от тихоокеанских не только по срокам и периодичности размножения, но и по соотношению видов с разными типами гаметогенеза и оплодотворения (Szamant–Floelich et al., 1984; Szamant, 1986), что непосредственно связано с относительной эволюционной молодостью их сообществ в более молодом океане.

Описанные выше типы полового размножения кораллов непосредственно связаны с разной стратегией выживания отдельных их групп (см. 11.5.3). Кораллы-радикалы (стратегия "r"), среди которых преобладают быстрорастущие, но короткоживущие виды с ветвистыми или листовидными колониями, являются преимущественно живородящими гермофродитами иногда с частичным партеногенезом. У них широко развито самооплодотворение. Поэтому они воспроизводят в основном генетически идентичные особи. Такие кораллы размножаются в течение всего года. Живорождение обеспечивает им лучший успех оплодотворения, сокращает длительность личиночного периода. Производимые ими короткоживущие зрелые планулы быстро оседают недалеко от родителей, избегая тем самым выедания. Будучи генетически идентичными родителям, они хорошо выживают в том же биотопе, где были воспроизведены, что улучшает их шансы в борьбе за субстрат по сравнению со вселенцами из других биотопов. Все эти свойства "r" – стратегов наряду с их повышенной способностью к вегетативному размножению обеспечивают им успех в поддержании численности их популяций в условиях высокой смертности в биотопах с большой интенсивностью внешнего стресса: на мелководьях рифа в прибойной зоне или на крутых склонах, где они преимущественно обитают (Loya, 1976a, Szamant, 1986). К таким кораллам относятся живородящие виды: Pocillopora, Stylophora, Acropora, Agaricia, Cyphastrea.

Кораллы-консерваторы ("k" – стратегия) образуют долгоживущие крупные массивные, столбчатые или слабоветвистые колонии. Они все относятся к нерестующим видам с одним годовым циклом и реже к живородящим, но также с одним годовым циклом размножения. Они поздно достигают половозрелости и характеризуются высокой плодовитостью. Продуцируемые ими яйца и выходящие из них планулы долго, иногда в течение нескольких недель, находятся в толще воды и разносятся за это время на большие расстояния, расширяя ареал вида (Harriott, 1982a; Jokiel et al., 1985; Szamant, 1986).

Биологический смысл преобладания нерестующих видов среди k–стратегов вполне очевиден. Он состоит в том, что нерест обеспечивает им возможность перекрестного оплодотворения, хотя при этом вероятность самого оплодотворения у них ниже, чем у живородящих "r"-стратегов. Снижение успеха наружного оплодотворения при нересте такие кораллы компенсируют за счет увеличения плодовитости. Перекрестное же оплодотворение для этих кораллов имеет большое значение, поскольку производит гетерозиготное потомство. Долго живущие их планулы разносятся на значительное расстояние. Обладая повышенными способностями к адаптации благодаря своей гетерозиготности,

они лучше, чем "r"—стратеги, способны заселять разные зоны рифа с широким диапазоном внешних условий. Однажды поселившись, такие кораллы дают долгоживущие крупные, преимущественно массивные колонии (Szamant, 1986). Одновременный нерест десятков видов кораллов создает условия не только для перекрестного оплодотворения внутри популяций одного вида, но также и для межвидового скрещивания кораллов, способствуя видообразованию у "k"-стратегов.

Половое размножение кораллов является многостадийным процессом. Он включает гаметогенез, выход гамет из родительских тканей, оплодотворение, эмбриогенез, планктонную стадию планул и их оседание. Успех полового размножения зависит от успешного прохождения каждой из этих стадий. Внешний стресс, такой, как осушка, заиление, недостаток света, перегрев, антропогенное загрязнение, подавляет половое размножение кораллов. При этом прежде всего подавляется гаметогенез и снижается плодовитость. Даже сама по себе плодовитость кораллов может быть показателем уровня загрязнения. Стрессовые условия, такие, как нефтяное загрязнение, даже вызывают их абортивный нерест (Loya, Rinkevich, 1979).

Недавние исследования выявили важное значение полового размножения также и у других групп Anthozoa, населяющих коралловые рифы: зоантарий и октокораллов. До недавнего времени считалось, что они эффективно размножаются вегетативным путем. Доказательства присутствия гонад у этих групп кораллов заставили признать, что значение полового процесса у них столь же велико, как и у большинства склерактиний (Yamazato et al., 1973, 1981; Wahle, 1983; Fadallah et al., 1984). Среди зоантарий преобладают нерестящиеся виды с наружным оплодотворением и растянутым во времени нерестом (Yamazato et al., 1973; Cooke, 1976; Karlson, 1981).

У октокораллов, как и у склерактиний, разным их таксономическим группам свойственны различные механизмы полового размножения. Среди них есть живородящие и нерестующие виды, гермафродиты и партеногенетики. Однако в отличие от склерактиний преобладающее число их видов, и нерестующих, и живородящих, являются двуполыми и образуют мужские и женские колонии. Живородящие мягкие кораллы встречаются как среди альционарий, так и среди горгонарий (Goldberg, Hamilton, 1974; Weinberg, Weinberg, 1979; Yamazato et al., 1981; Benayahu, Loya, 1983, 1984). По способу размножения они сходны с живородящими склерактиниями. В число живородящих альционарий, выпускающих в воду зрелые планулы, входят роды: Xenia, Heteroxenia, Parerythropodium, некоторые виды родов Alcyonium (A. degitatum, A. hibernicum, A. sidereum, Anthelia (A. glauca), Sympodium (S. coeruleum). Среди горгонарий живородящими являются Eunicella, Muricea (Theodor, 1967; Grigg, 1977; Yamazato et al., 1979). Планулы, продуцируемые живородящими мягкими кораллами, как правило, имеют укороченную планктонную стадию, длящуюся всего несколько часов. Они очень медленно плавают и в течение нескольких часов оседают на дно (Gohar, 1940; Theodor, 1967; Yamazato et al., 1981; Benayahu, Loya, 1984).

Альционария из рода Capnella занимает в определенной мере промежуточное положение между нерестующими и живородящими видами, проявляя своеобразную "заботу" о потомстве. Капнеллы имеют разнополые колонии. В период размножения ими выметываются яйца, которые приклеиваются к поверхности женской колонии. В таком положении они оплодотворяются спермиями, которые выпускают соседние мужские колонии. Эмбриогенез происходит на поверхности колоний. Развившиеся из яиц планулы отклеиваются, попадают на дно и дают начало новым колониям вблизи материнской колонии, вследствие чего капнеллы образуют плотные поселения, которые занимают часто площадь несколько десятков квадратных метров (Farrant, 1985).

В состав нерестующих мягких кораллов, которые продуцируют яйца, оплодотворяемые вне полипа, входят такие массовые роды альционарий, как Lobophytum, Sarcophyton, Sinularia, а также большинство видов рода Alcyonium (Yamazato et al., 1981; Babcock et al., 1986). Они, как правило, образуют раздельнополые колонии. Овогенез занимает у коралла Lobophytum crassum 2 года, а сперматогенез 1 год. Нерест этого вида на рифах Окинавы проходит один раз в год в июне—июле при температуре воды 25° С. Колонии

Lobophytum достигают половозрелости, когда их диаметр приближается к 18 см. Число яиц в гонадах одного полипа составляет 70–100 шт. Размеры зрелых яиц близки к 0,5 мм. Существенным отличительным свойством яиц альционарий является их насыщенность терпеноидными соединениями, что, однако, не предотвращает выедание их рыбами (Bowden et al., 1985). Возможно, терпеноиды являются химическими аттрактантами для спермиев мягких кораллов.

Развитие личинок склерактиниевых кораллов до полипоидной стадии изучалось до недавнего времени на планулах живородящих кораллов:

Pocilopora damicornis (Atoda, 1947; Reed, 1971; Harrigan, 1972; Vandermeulen, 1974; Richmond, 1981, 1985), Stylophora pistillatta (Rinkevich, Loya, 1979), Acropora brugemannii (Atoda, 1951), Favia fragum (Lewis, 1974), Galaxea aspera (Atoda, 1951a), Manicina areolata (Boschma, 1929), Porites porites (Goreau et al., 1981).

Нам удалось осадить планулы поциллопоры и наблюдать за их развитием до стадии молодых колоний на протяжении двух месяцев в аквариуме на палубе судна. Планулы, продуцируемые живородящими кораллами, имеют вытянутую овальную или грушевидную форму. Их размеры варьируют у разных кораллов в следующих пределах: длина 0,8–3 мм, ширина 0,5–1 мм. Размер планул поциллопоры P. damicornis около 1 мм и акропоры A. brugemannii – около 1,5 мм, что не намного меньше размеров самих их полипов. Планулы обладают большим запасом энергетического материала в форме стероидных липоидов. Их содержание у новорожденных планул поциллопоры достигает 70% от сухого веса тела. Калорийность тела планул почти вдвое выше калорийности планктонных рачков: 7,5 кал/мг сухого веса (Richmond, 1981). Другим источником энергии является для планул фотосинтез их симбиотических зооксантелл, которые в большом количестве заселяют ткани планул, а у многих нерестящихся видов присутствуют уже в выметываемых ими яйцах (Richmond, 1981; Babcock et al., 1986). При этом около трети их фотосинтетической продукции транслоцируется в клетки планулы-хозяина. Таким образом, планулы вполне обеспечены энергией для длительного существования в толще воды или на поверхности грунта, пока им удается найти подходящий субстрат для оседания. Активно питаться они не могут, поскольку у них нет рта, хотя они и вооружены дееспособными нематоцистами, которые убивают планктонных рачков (Reed, 1971). Как показали наблюдения (Harrigan, 1972; Connell, 1973), вся совокупность новорожденных планул делится на две группы, различающиеся по своему поведению. Подавляющее большинство планул старается быстро осесть и оседает в течение 1–2 дней. Некоторая же их часть не оседает очень долго и находится в толще воды в течение недель и даже месяцев. Наличие таких долго не оседающих планул было показано, в частности, для поциллопор (Richmond, 1981, 1985), в связи с чем было высказано мнение, что такие планулы несут функцию пространственного распределения этих кораллов.

Выпущенные полипами планулы плавают в толще воды оральным концом вперед по спиральной траектории, вращаясь вокруг оси. Часть планул в составе популяции одного и того же вида ползают по дну (Lewis, 1974). Планулы часто собираются в агрегаты по нескольку особей. Новорожденные планулы имеют, как правило, положительный фототаксис и отрицательный геотаксис, что способствует их удержанию на ранних стадиях их жизни в толще воды (Harrigan, 1972; Lewis, 1974a). Спустя 3–7 дней их таксисы меняют знак. Они опускаются на дно и начинают искать место для осаждения, многократно пробуя грунт. Для оседания они стараются выбрать затемненные участки скального дна, покрытые тонким слоем перифитона или кралинами. При этом планулы разных видов кораллов проявляют определенную избирательность по отношению к поверхности, на которую они оседают. Предпочтение оседающими планулами затемненных участков – щелей, козырьков способствует выживанию молоди кораллов, спасая ее от выедания рыбами и ежами (Sammarco, 1980). Есть предположение о том, что личинки каждого вида кораллов способны выбирать субстрат в той зоне рифа, где условия обитания для взрослых колоний данного вида наиболее благоприятны (Yonge, 1973). Планулы многих видов стремятся оседать группами по нескольку

штук в одном месте. Они способны опознавать молодые колонии того же вида, около которых они предпочитают оседать, и отличают их от старых колоний, которых они избегают (Lewis, 1974в). Планулы свободно живущих одиночных кораллов – фунгий, кариофиллиид, трахифиллиид, которые обитают во взрослом состоянии на рыхлых грунтах, оседают вначале на твердый субстрат. Молодые кораллы растут на нем в прикрепленном виде, как шляпки грибов на ножках, которые впоследствии обламываются. Планулы других одиночных кораллов оседают на мелкие обломки раковин и кораллов (Pichon, 1974).

Найдя подходящий субстрат, планула оседает, прочно прикрепляясь к грунту. При этом она округляется и уплощается. Спустя 15–30 ч у нее прорезается ротовое отверстие, образуются 6 зачаточных щупалец в эндодерме, а в мезентерии появляются дополнительные перегородки, общее число которых вскоре достигает 12. Вскоре дополнительно закладываются еще 6 щупалец в эндодерме. На 1–3-й день начинается формирование личиночного экзоскелета планулы. Сначала образуется базальная пластинка будущего кораллита. Затем в перегородках мезентерия, начиная от базальной пластинки, закладываются радиальные септы, которые, подрастая, начинают ветвиться на своих наружных концах. Эти ответвления септ постепенно смыкаются и на 4–6-й день формируют основу теки кораллита. В это же время в центре растущего полипа от базальной пластинки начинает расти осевая колонна кораллита. На 10–20-й день после оседания из осевшей планулы формируется кораллит с личиночным скелетным остовом, который несколько отличен от кораллита взрослой колонии коралла как по составу, так и по структуре (Vandermeulen, Watabe, 1973). Наряду с арагонитом в его состав входит кальцит. В его структуре преобладают мелкокристаллические образования, которые не объединены в фибриллы, как это имеет место в скелетной массе кораллитов взрослых кораллов.

Скорость роста спата нерестующих видов кораллов в 2–3 раза ниже, чем живородящих. Даже у быстро растущего ветвистого коралла Acropora millepora спустя 10 мес после оседания планул диаметр выросших из них молодых колоний составлял всего 5–8 мм. У других нерестующих кораллов – Goniastrea и Platygyra он был всего около 1–2 мм (Babcock, 1985). У живородящих видов Stylophora и Porites asteroides молодые колонии вырастали за год до 12–13 мм в диаметре, а у коралла Pocillopora они вырастали до таких размеров всего за 3–5 мес (Reed, 1971). Как интенсивность оседания планул, так и скорость их роста зависят от внешних условий (Lewis, 1974в; Sato, 1985; Coles, 1985).

Недавними исследованиями установлена уникальная способность планул коралла Pocillopora damicornis к своеобразному обращению хода своего морфогенеза, которая не свойственна личинкам других водных беспозвоночных (Richmond, 1985). Оказалось, что планулы поциллопоры, подвергнутые стрессовому воздействию (повышенной освещенности), спустя сутки после оседания их на твердый субстрат могут покинуть место своего прикрепления и образовавшийся личиночный скелет и вновь перейти к планктонному образу жизни, не потеряв при этом способности к повторному оседанию. Подвергнутая стрессовой освещенности осевшая планула резорбирует свои отросшие личиночные щупальца, ее тело собирается в комочек так, что при этом обнаружются септы ее экзоскелета. Еще через полсуток сферическое тельце начавшего расти полипа полностью отдаляется от своего экзоскелета и превращается вновь в подвижную планулу, которая держится в толще воды или ползает по дну. Такая "регенерировавшая" планула способна осесть повторно на новом месте, избежав тем самым гибели в неблагоприятных условиях.

В ходе исследований была выявлена еще одна существенная особенность планул поциллопоры, которая состоит в способности некоторых из них проходить метаморфизм в планктонной стадии до их оседания на твердый субстрат. При этом образуется нечто вроде свободно живущего полипа без скелета, имеющего щупальца и мезентериальные нити. Такой полип ведет планктонный образ жизни или ползает по дну до тех пор, пока, осев, не дает начало новой колонии. Подобное поведение планул поцил-

лопоры несколько противоречит представлению о том, что планулы живородящих кораллов с "r"–стратегией выживания имеют очень короткую планктонную стадию и оседают поблизости от родителей. Способность планул длительно жить в виде планктонных или демерсальных личинок обеспечивается наличием у них энергетических ресурсов, о которых упоминалось выше. Следует заметить, что сходный процесс образования свободных полипов как формы вегетативного размножения описан для взрослого коралла Stylophora pistillata (Sammarco, 1982a).

В отношении поведения планктонных стадий личинок нерестующих видов кораллов и их последующего морфогенеза сведения пока очень скудны, хотя у нас мало оснований считать, что они существенно отличаются от личинок живородящих видов (Babcock et al., 1986). Согласно данному автору, комки яиц и спермы, выделяемые при нересте кораллов Goniastrea favulus, всплывают. Развивающиеся из них после оплодотворения планулы проводят в толще воды 2–3 недели, после чего они опускаются на дно и оседают (Babcock, 1984). В опытных условиях ему удалось добиться развития оплодотворенных яиц нерестящихся кораллов Platygyra sineusis и Acropora millepora. Планулы этих видов имели очень короткую планктонную стадию и оседали спустя 3–4 дня после оплодовторения яиц. Зооксантеллы в яйцах и планулах этих кораллов отсутствовали. Они появлялись в них через 5–10 дней после их оседания (Babcock, 1985). Яйца Goniastrea aspera, выделяемые кораллом при нересте, в виде клубков сразу же оседают на дно. Они приклеиваются к субстрату. В таком положении происходит их оплодотворение и развитие. На месте прикрепления яиц позже образуются скопления молодых колоний этого вида.

Для оценки роли полового размножения кораллов в их пространственном расселении важны данные о длительности пребывания яиц и личинок в толще воды. Планулы живородящих кораллов оседают за срок 2–3 дней. За это время они могут быть разнесены на расстояние от нескольких десятков метров до нескольких километров. В то же время планулы некоторых кораллов могут оставаться на стадии планктонной личинки в течение нескольких месяцев, после чего они успешно оседают, как это наблюдалось у коралла Pocillopora damicornis (Harrigan, 1972; Richmond, Jokiel, 1984). Еще дольше – до 3 мес могут находиться в толще воды яйца, а затем и планулы нерестящихся видов кораллов (Harrison et al., 1983, 1984). За этот срок они могут быть разнесены ветровым дрейфом и течениями на десятки и сотни километров, преодолевая расстояние между отдельными рифами (Grigg, 1981). Другой способ распространения кораллов состоит в оседании их личинок на плавающих предметах: стволах деревьев, кокосовых орехах, вулканической пемзе, на днищах кораблей (Richmond, 1958; Roy, Smith 1970; Jokiel, 1984). Последним автором на плавающей пемзе вблизи Гавайских островов были найдены молодые колонии кораллов возрастом 1–3 года. За это время они могли быть разнесены на расстоянии в тысячи километров. Молодые колонии кораллов Pocillpora damicornis и Pocillopora bulbosa селились на стволах деревьев и выживали на них в течении 11 мес (Stephenson, Stephenson, 1933).

Рекрутирование молоди кораллов в донных сообществах происходит в основном следующими способами: а) путем оседания планул и развития молодых колоний из их осевшего спата, б) путем приживания обломков колоний, в) путем деления колоний без нарушения их скелетной основы, г) путем перемещения по дну кораллов, обладающих подвижностью.

В данном разделе мы рассматриваем только первый способ. Другие будут обсуждены ниже – в разделе о вегетативном размножении кораллов. Первое серьезное исследование рекрутирования и смертности молоди было выполнено на атолле Херон (Connell, 1973). Этот автор наблюдал изменение состава сообществ кораллов, фотографируя с годичными интервалами постоянные квадраты на неосушаемом флете подветренного рифа в течение 12 лет. При этом он установил, что самые массовые виды кораллов, заселяющие флет, – Acropora digitifera, A. millepora, A. cuneata, Pocillopora damicornis – имеют одновременно наибольшую скорость рекрутирования и наибольшую смертность, поддерживая таким путем численность своих видовых популяций

на высоком уровне. Последующие наблюдения показали, что стратегия и способы рекутирования у этих массовых видов различны (Bothwell, 1983a, 1984). У живородящих видов A. cuneata и P. damicornis рекурутирование идет преимущественно за счет оседания личинок, тогда как у нерестующих акропор A. difitifera, A. millepora, A. pulchra оно идет за счет вегетативного размножения обломками их ветвистых колоний. Причина такого различия в стратегии рекрутирования у живородящих и нерестующих ветвящихся кораллов вполне понятна. Она состоит в том, что последние за счет усиленного вегетативного размножения компенсируют сравнительно низкое локальное рекрутирование их планул, которое связано с тем, что их яйца и планулы длительное время находятся в поверхностной пленке и в толще воды и уносятся течениями от места размножения (Highsmith, 1982; Tunnicliffe, 1981).

Оседание личинок кораллов носит ярко выраженный сезонный характер и происходит главным образом в период размножения кораллов. На рифах центральной зоны Б. австралийского барьера этот период приходится на конец июля—начало октября (Wallace, 1985). Основная часть планул, оседавших на опытных площадках, принадлежала кораллам-оппортунистам: Pocillopora, Stylophora, Montipora. Существенно также, что планулы многих видов кораллов предпочитают оседать кучно (Goreau et al., 1981). Это, по-видимому, положительно влияет на их дальнейшее выживание. У некоторых видов кораллов также агрегаты при осаждении образуются разными видами одного и того же рода (Bradbury, Yonge, 1981).

Наблюдения за видовым составом рекрутируемой молоди кораллов на карибских рифах показали, что среди нее не всегда преобладают виды, которые доминируют среди взрослых представителей их сообществ (Sammarco, 1985). В составе молоди кораллов во всех зонах этих рифов преобладала A. agaricites, хотя во взрослом состоянии она встречается в массовом количестве лишь в глубинных зонах их внешних склонов. В числе видов, которые доминировали среди оседающей молоди кораллов, были Helioseris cucullata, Porites asteroides, Madracis decactis, Stephanocoenia michelini. Среди взрослых колоний массовым на этих рифах является только Porites asteroides. В то же время частота рекрутирования многих массовых видов кораллов, таких, как Montastrea annularis, Montastrea cavernosa, Siderastrea siderea, Agaricia lamarciana, была очень низкой (Bak, Engel, 1979; Rogers et al., 1984). В отличие от атлантических рифов на рифах Б. барьера Австралии как во взрослых сообществах, так и в составе осевшей молоди кораллов доминируют акропориды (Sammarco, 1985). Скорость рекрутирования на рифах Б. барьера Австралии оценивается величинами около 10 колоний/м^2 в год (Connell, 1973; Bothwell, 1983a). На атлантических рифах она оценивается величинами 3—4 колонии/м^2 в год (Rogers et al., 1984; Zsamant-Froelich, 1985) и на красноморских — 5 колоний/м^2 в год (Loya, 1976в).

Кораллы тратят на половое размножение значительную часть энергии. В то же время процент выживающих яиц, личинок и молоди (спата) кораллов в целом невысок (Harrigan, 1972; Goreau et al., 1981; Sammarco, 1983a). Яйца и планулы в большом количестве поедаются всевозможными планктофагами (Connell, 1973). Пространство твердого субстрата для оседания планул весьма ограниченно, поскольку большая часть площади дна рифов занята рыхлыми осадками. Оседая на таких участках, планулы в большинстве своем гибнут (Highsmith et al., 1980). На участках с твердым субстратом велика конкуренция со стороны сидячего бентоса и водорослей (Harrigan, 1972; Highsmith 1980; Benayahu, Loya, 1981; Rosen, 1981). Очень велика смертность спата кораллов. Она оценивается величинами 60—90% за сроки 3—12 мес. При этом значительная ее доля приходится на первые 2—4 мес его жизни (Harrigan, 1972; Loya, 1976; Sammarco, 1983; Babcock, 1985). Смертность планул и молоди горгонарий, определенная по разности между их плодовитостью и реальной скоростью рекрутирования в сообществе, оказалась близкой к 90% (Theodor, 1967).

Основная причина смертности спата кораллов — выедание его рыбами, ежами и другими бентофагами, которые питаются перифитоном и обрастаниями (Schuhmacher, 1974; Sammarco, 1982; Rylaarsdam, 1983). Однако выедание может оказывать двоякое

влияние на рекрутирование кораллов. При слабом выедании или при его искусственном исключении рекрутирование кораллов подавляется быстрым разрастанием водорослей. При интенсивном же выедании рыбы и ежи, соскребая перифитон и мелкие макрофиты с субстрата, повреждают или выедают осевшие на нем молодые колонии кораллов (Sato, 1985). Таким образом, оптимальные условия рекрутирования и выживания молоди кораллов достигаются при умеренном выедании, т. е. при средней численности ежей (Diadema) и донных рыб-фитофагов (Sammarco, 1985). Планулы часто оседают в ямках, которые во множестве образуют на скальном флете рифов ежи Echinometra. В этих ямках они в значительной мере избегают выедания их рыбами (Birkeland, Randall, 1981).

11.7. ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ КОРАЛЛОВ

Вегетативное размножение кораллов очень широко распространено среди многих их групп. Оно имеет большое значение как альтернативный способ половому их размножения, причем у многих видов преобладающая часть рекрутируемых колоний или особей поставляется именно за счет вегетативного размножения (Connell, 1973; Highsmith, 1982). В настоящее время известны способы вегетативного размножения кораллов: а) фрагментация колоний и приживание образующих обломков, б) выход отдельных голых полипов из экзоскелета в толщу воды с последующим их оседанием, дающей начало новой колонии, в) деление полипов одиночных кораллов или отпочкование новых колоний, г) образование и отделение кораллами почек в виде одиночных полипов в кораллитах, д) разделение колоний с последующим их пространственным расхождением – способ, сходный с размножением "усами" у растений, е) отделение концов ветвей колонии, сходное с автотомией. Два последних способа известны только для мягких кораллов.

Вегетативное размножение путем фрагментации в наибольшей степени присуще ветвистым склерактиниям и горгонариям, хотя оно наблюдается также у массивных склерактиний. В числе массовых видов ветвистых и столбчатых склерактиний, размножающихся вегетативным путем, атлантические кораллы: Acropora palmata, A. cervicornis, Madracis mirabilis, Porites fucata, индо-тихоокеанские кораллы: Pocillopora damicornis, Acropora aspera, A. acuminata, A. formosa, A. hyacinthus, A. digitifera, A. pulchra, Montipora ramosa. В числе массивных видов склерактиний, для которых установлена способность к вегетативному размножению: Montastrea annulariaris, Pavona clavus, Porites lobata, P. lutea, Goniopora stokesi, Fungia sp. (Rosen, Taylor, 1969; Grassle, 1973; Bak, Engel, 1979; Tunnicliffe, 1982; Highsmith, 1982; Bothwell, 1984). Среди горгонарий такой способностью обладают некоторые виды рода Plexaura (Lasker, 1984; Lasker, Coffroth, 1985).

Фрагментация является неизбежным следствием воздействия волнения на колонии кораллов, причем особенно сильной она бывает во время штормов и ураганов (Highsmith et al., 1980; Woodley et al., 1981). Фрагментация колоний живых кораллов происходит также в результате нарушения их прочности сверлящими губками и моллюсками (Tunnicliffe, 1979). В результате образуются обломки колоний, которые содержат живые полипы. Наносит ли такого рода фрагментация ущерб популяции кораллов, поскольку при этом происходит разрушение их колоний, или же это также и адаптивная реакция, выработанная быстрорастущими ветвистыми их формами для обеспечения интенсивного вегетативного размножения и успешной конкуренции за твердый субстрат? Если верно последнее положение, то кораллы не должны были вырабатывать в ходе эволюции средства борьбы с нарушающими прочность их скелета сверлящими организмами, поскольку последние повышают вероятность фрагментации, делают ее менее болезненной для коралла, понижая порог волнового стресса, необходимый для успеха вегетативного их размножения. Судя по широкому развитию сверлящих моллюсков и губок у ветвящихся склерактиний, последнее предположение об адаптивном значении фрагментации наиболее вероятно (Highsmith 1982).

Другой путь фрагментации колоний при вегетативном размножении кораллов состоит в делении целых колоний на отдельные их доли без повреждения их живых тканей (Highsmith, 1978, 1980). Такое деление происходит за счет отмирания их отдельных участков у основания или в центре колонии за счет заиления базальной части колонии, осушки, действия сверлящих организмов и т. п. Скелетная основа омертвевших участков разрушается, колония распадается на отдельные фрагменты, которые затем приживаются на новом месте (Lewis, 1974; Scatterday, 1974). Такой путь вегетативного размножения особенно характерен для массивных и листовидных кораллов: Montastrea, Porites, Agaricia, Montipora, Helioseris, Meandrina (Grassle, 1973; Bak, 1976; Huges, Jackson, 1980). Он распространен также среди ветвящихся акропор, особенно в зонах интенсивной седиментации (Connell, 1973). Мы наблюдали такой способ фрагментации у ряда видов Porites на флете атолла Херон.

Попавшие на дно фрагменты в большом количестве выделяют слизь. Она окутывает фрагмент чехлом, предохраняя полипы от повреждений и способствуя, как смазка, перемещению его по дну под действием прибоя и течений (Bothwell, 1981). Большая часть фрагментов (до 80–90%) приживается на место не сразу, а лишь после нескольких попыток. Они могут отрываться от места оседания прибоем и приживаться в другом месте (Highsmith, 1982). Значительная доля фрагментов колоний, образующихся в прибойных участках флета и верхней части внешнего склона, сносятся вниз по склону и в массе приживаются в местах их скопления в средних и нижних зонах внешнего склона (зоны опор и фор-рифа). Такая интенсивная поставка фрагментов в эти зоны рифа, несомненно, служит одной из важных причин пышного роста в них кораллов и высокого разнообразия их сообществ (Highsmith, 1982). Что касается общей оценки доли вегетативного размножения в рекрутировании новых колоний кораллов в сообществах, то у видов ветвящихся склерактиний, способных к вегетативному размножению, она близка к 70–80%. Таков был процент молодых колоний атлантических акропор A. palmata и A. cervicornis, происходивших за счет приживания фрагментов их колоний на карибских рифах (Bak, Engel, 1979; Tunnicliffe, 1981; Highsmith, 1982). При этом наибольшее значение в рекрутировании вегетативное размножение имеет в популяциях нерестящихся акропорид, обеспечивая поддержание их высокой численности в родном биотопе. Вегетативное размножение преобладает также и среди некоторых видов горгонарий из рода Plexaura (Lasker, 1984). Таким путем они формируют до 94% рекрутируемых колоний в своих популяциях (Lasker, Coffroth, 1985). В результате интенсивного вегетативного размножения, особенно после штормов, когда на рифе резко возрастает количество фрагментов, готовых к рекрутированию, на отдельных участках рифа могут формироваться моноклональные генетически гомогенные популяции (Bull, 1982; Heyward, Collins, 1985).

Вегетативное размножение кораллов путем выхода отдельных полипов из их скелетной основы было обнаружено у одного из оппортунистических видов склерактиний Seriatipora histrix. Проявлялся он у этого коралла в лабораторных условиях под воздействием стресса (Sammarco, 1982a). В неблагоприятных условиях (осушка, избыточная или недостаточная освещенность) ценосарк вокруг полипов этого коралла втягивается в кораллиты. При этом полипы изолируются один от другого. Затем отдельные полипы в виде комочков выпадают из своих кораллитов. Они опускаются на дно и разносятся течениями. На новом месте они находят подходящий субстрат, оседают и дают начало новым колониям, развиваясь как осевшие планулы. В случае, если такого рода вегетативное размножение приходится на период полового размножения этого живородящего коралла и его полипы содержат в себе планулы, последние могут рождаться полипом даже после его выпадения из скелета и уноса течением на новое место, усиливая тем самым эффект распространения данного вида. Предполагается, что сериатопора размножается и расселяется таким путем в естественных условиях и без воздействия стресса. С этой его особенностью, по-видимому, связано необычайно широкое его распространение на рифах Индо-Тихоокеанского региона.

Третий способ вегетативного размножения кораллов – образование почек – имеет

место у представителей некоторых семейств склерактиний сем. Caryophylliidae (Asterosmilia) и Dendrophylliidae (Balanophyllia, Endocyathus). "Почки" образуются в виде изолированных одиночных недоразвитых кораллитов. Они соединяются с краем материнской колонии узкой перемычкой. Такие "почки" периодически отпадают, отделяются от нее и, падая на дно, оседают и дают начало новым колониям (Zibrovius, 1985). Некое подобие "почек" образуют многие представители одиночных кораллов из сем. Fungiidae. Они отделяют похожую на "почку" часть своего полипа вместе с соответствующей долей своего краллита у его края (Wells, 1966). Такая "почка" отпадает от полипа-родителя и вырастает до размеров взрослого полипа. К почкованию способны также и некоторые герматипные массивные склерактинии, как, например, Goniopora stokesi. На поверхности колонии этого коралла вегетативным путем образуются мелкие шаровидные колонии размером 2–4 см, которые затем отваливаются от материнской колонии и дают начало новым колониям (Sheppard, 1981). Сходный с почкованием способ вегетативного размножения обнаружен у альционарий ксениид. Так, красноморская Xenia macrospicularia периодически отделяет от своих колоний участки, которые прикрепляются к субстрату неподалеку от материнской колонии и дают начало новой колонии. Многократное повторение этой процедуры наряду с высокой способностью ксений выдерживать конкуренцию за субстрат позволяет заселять ковром участки площадью в несколько квадратных метров (Benayahu, Loya, 1979). Сходный способ вегетативного размножения характерн также и для Briareum asbestum (Lasker, 1983).

Своеобразный способ вегетативного размножения обнаружен у горгонарий Juncella ("морской хлыст"). У них происходит автотомия концов ее неветвящихся колоний – "хлыстов" путем резорбции тканей на кольцевидном участке в 6–8 см от их конца. Куски колонии соответствующей длины периодически отделяются от материнской колонии и дают начало новым колониям (Walker, Bull, 1983). Эффективность такого способа размножения этой горгонарии очень высока. Ее популяция производит до 300 новых колоний на 1 $м^2$ в год.

ГЛАВА 12

ЧЕРТЫ МОРФОЛОГИИ И ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ФИЗИОЛОГИИ КОРАЛЛОВ

Многие структурные и функциональные свойства экосистем коралловых рифов в значительной степени обусловлены морфологическими и функциональными характеристиками самих кораллов как доминирующего компонента донных биотипов. Поэтому сведения об основных особенностях морфологии и физиологии кораллов являются необходимым элементом их анализа. В числе таких сведений наиболее существенными могут быть названы: функциональная морфология и адаптивная изменчивость колоний кораллов и слагающих их корралитов, биомасса живой ткани коралла и отдельных ее элементов, эндосимбиоз у кораллов, морфология и физиология их растительных эндосимбионотов-зооксантелл, а также физиология фотосинтеза кораллов, интенсивность их автотрофного и гетеротрофного метаболизма, автотрофное и гетеротрофное питание кораллов. Эти аспекты морфологии и физиологии кораллов рассматриваются в данной и следующей главах. Некоторые вопросы строения полипов кораллов морфологии и морфометрии их колоний, которые достаточно полно освещаются в учебниках по зоологии и обзорных монографиях, мы здесь специально не рассматриваем, а касаемся их по мере необходимости в соответствующих разделах. В числе упомянутых обзорных работ по морфологии колоний кораллов. "Рифы и рифообразующие кораллы", 1987; Преображенский, 1986; Мухавери, Преображенский, 1980; Coates, Oliver 1973; Bayer, 1973; Анатомия полипов – см. Hyman, 1940; Mariscal, 1974.

12.1. ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ МОРФОЛОГИИ КОРАЛЛОВ

Колонии кораллов построены из отдельных модулей-кораллитов, связанных между собой в единую структуру. Они образованы сестринскими полипами, которые размножаются почкованием и формируют в составе колоний клон генетически идентичных организмов. Колония, будучи клоном, способна производить сестринские колонии-клоны, путем размножения ее фрагментами. Таким путем в сообществах существуют клоны полипов, представленные разными колониями. Представляя собой отдельный клональный многомодульный, но единый организм (Wells, 1971), колония как таковая становится объектом естественного отбора, результатом которого и явилось появление огромного разнообразия видов современных кораллов в относительно короткий геологический период. Положение о том, что колония коралла представляет собой единое "животное со многими ртами", высказывал еще сэр Морис Янг (Yonge, 1930в). К этому можно добавить, что колония герматипного коралла в известном смысле представляет собой также "растение со многими листьями". Обоснованность представления о колонии коралла как о едином организме подтверждается наличием в колониях склерактиний и в еще большей степени – в колониях октокораллов структур, которые обеспечивают связь между полипами. Так, в колониях кораллов имеются продольные каналы, по которым осуществляется транспорт пищи в зоны роста (Марфенин, 1984; Schlichter, 1982). Нервная сеть полинов в колонии связана в единую сеть нервными волокнами (Horridge, 1957). Раздражение током одного полипа вызывает защитную реакцию – сокращение всех остальных полипов колонии, причем скорость прохождения импульса по колонии достигает нескольких сантиметров в секунду. Другим подтверждением этого положения служит факт независимости интенсивности дыхания кораллов от размеров их индивидуальных полипов. В то же время известно, что у свободно жи-

вущих водных беспозвоночных интенсивность обмена является обратной степенной функцией их индивидуального веса. Колония коралла выступает в этом отношении как единый организм (Сорокин, 1984б).

Важное преимущество модульной структуры колоний кораллов состоит и в том, что она обеспечивает возможность значительного увеличения светособирающей и фильтрационной поверхности кораллов за счет возрастания их светособирающей и фильтрационной поверхности, а также размеров и ветвления без увеличения трат на обмен, остающихся относительно постоянными в расчете на биомассу индивидуального модуля-полипа (Hugen, 1983а; Сорокин, 1984б). Колонии кораллов, построенные из модулей-кораллитов, армированных скелетным материалом, получают также определенные преимущества своей способностью к более быстрой регенерации по сравнению с одиночными животными. Потеря части модулей колонии в результате выедания или механического повреждения не приводит к ее гибели. Из оставшихся целых модулей, сохранивших свой клональный генотип, колония быстро регенерирует за счет их размножения почкованием (Jackson, 1977). Наконец, модульное строение колоний кораллов как суперорганизмом позволяет им образовывать ("скалдывать") из них множество фенотипических адаптивных морф – "жизненных форм" (Vaughan, Welles, 1943; Goreau, 1963; Краснов, Преображенский, 1972; Veron et al., 1977; Foster, 1979; Preebrazhensky, 1980). Это облегчает им заселение биотипов дна с широким спектром условий среды, главными из которых являются освещенность, гидравлический стресс, заиление и концентрация планктона (Yonge, 1935а; Foster, 1980; Vosburgh, 1977; 1982).

Сама по себе структура модуля-кораллита имеет адапативный характер и в сильнейшей степени обусловлена стратегией выживания данного вида коралла, связанной с выбором источников питания и механизмов сбрасывания оседающей взвеси (Hubbard, Pocock, 1972; Hubbard, 1973; Lewis, Price, 1975; Foster, 1980). Диаметр кораллов и, следовательно, размеры отдельных полипов варьируют у колониальных склерактиний в очень широких пределах: от 1 мм у акропорид, поритид, поциллопорид до 1,5–3 см у муссид. Вес полипов варьирует при этом от 1 мг до нескольких граммов (см. 12.2). Авторы, обсуждавшие вопрос о биологическом смысле столь большого диапазона размеров полипов у склерактиний, до недавнего времени соглашались с предположением о том, что полипы большого диаметра должны успешнее ловить зоопланктон хотя бы потому, что они могут добывать более крупные жертвы (Porter, 1974; Huges, 1983а). В связи с этим вполне естественным был вывод о том, что кораллы с мелкими полипами ориентированы на автотрофное питание за счет своих симбиотических водорослей. Такой вывод как будто подтверждался еще и тем, что отношение поверхности к объему у малых полипов выше, чем к крупных. Следовательно, в расчете на биомассу у них должна быть выше и светособирающая поверхность, тем более что среди кораллов с малыми полипами преобладают ветвистые формы, образующие многослойную (минимум трехслойную: Dahl, 1973) светособирующую поверхность, тогда как у массивных форм она однослойная. В свете такого заключения образование ветвистых колоний связывалось преимущественно с оптимизацией их светособирающей функции и с преобладанием у массивных форм фотосинтеза как источника энергии.

Последующие экспериментальные исследования гетеротрофного питания и структуры фотосинтетического аппарата кораллов с разными размерами полипов не подтвердили этот вывод (Сорокин, 1979а; 1984б; Gli–Turnes, Corredor, 1981). Было найдено, что по показателям интенсивности фотосинтеза, отношения фотосинтеза к дыханию, содержания хлорофилла и зооксантелл на единицу поверхности фотосинтетическая функция и доля автотрофного питания в энергетике мало отличаются у кораллов с малыми и крупными полипами и не зависят от формы их колоний. Равным образом мало зависела от этих показателей и их способность к хищному и фильтрационному питанию, а также их способность к поимке жертв разного размера. Кораллы с мелкими полипами успешно ловят и переваривают жертвы крупнее собственного размера, а крупные полипы с равным успехом питаются бактериопланктоном. К тому же довод, что мелкие ("автотрофные") полипы свойственны лишь ветвистым формам корал-

лов, в какой-то степени (но не вполне) верен лишь в отношении рифов Атлантики. Однако и здесь значительную долю массивных форм кораллов составляют колонии Porites и Millepora с мелкими полипами. На рифах же Индо-Атлантического региона, особенно в их верхних горизонтах, среди массивных кораллов, колонии которых достигают крупных размеров, преобладают виды с мелкими и средними полипами. В их числе: Porites, Millepora, Cyphastrea, Leptastrea, Psammocora.

Таким образом, не отрицая полностью влияния фактора освещенности и связанной с ним стратегии "автотрофности" питания ветвистых форм кораллов, следует признать, что их образование в эволюционном плане было вызвано другими причинами. К ним в первую очередь следует отнести высокую их механическую прочность и зачастую лучшую, чем у массивных форм, устойчивость к гидравлическому стрессу (Shinn, 1963; Vosburgh, 1977; 1982; Bottjer, 1980) при меньшей массе скелетного материала, связанной с этим большей скорости роста и, следовательно, большей конкурентоспособности в сообществах и повышенной устойчивости к заилению (Connell, 1973). Другая причина может состоять в их способности лучше, чем массивные формы, использовать ресурсы гетеротрофного питания и особенно зоопланктон, что было подтверждено нашими прямыми определениями (см. 13.2.2.1). Действительно, кораллы питаются в основном поднимающимся со дна в вечерние и ночные часы демерсальным зоопланктоном, а также зоопланктоном, проносимым течением над рифами. Вполне очевидно, что при равной способности мелких и крупных полипов ловить зоопланктон уловистость в расчета на биомассу полипов будет у ветвистого коралла выше, чем у массивного, хотя бы ввиду того, что ловчая поверхность модулей полипов у него намного выше и облавливаемый объем благодаря движению воды сквозь колонию больше. Еще одно важное преимущество ветвистых кораллов состоит в их способности к размножению путем фрагментации (Highsmith, 1982).

Как уже отмечалось выше, большая часть видов склерактиний и многие октороко-раллы образуют адаптивные морфы. Известно, например, что массивные кораллы, такие, как Montastrea, при росте в условиях недостатка света в глубинных зонах рифа образуют листовидные или корковидные колонии (Dustan, 1975; Graus, McIntype, 1976; Преображенский, Иванов, 1982). Такая уплощенная форма колоний образуется у них за счет того, что рост новых кораллитов идет в основном по краям колонии, тогда как у массивных колоний, живущих в верхних горизонтах рифа, он идет по всей его поверхности. Рост такого коралла в виде уплощенных колоний оптимально соответствует условиям затенения. Ввиду недостатка света общая интенсивность кальцификации снижается из-за недостаточной поставки энергии. Однако, поскольку в колониях кораллов продукты фотосинтеза и энергетические ресурсы, необходимые для роста, могут передвигаться по колонии и поставляться в зоны роста, в условиях затенения колония может концентрировать их в достаточном количестве только в узкой зоне роста по краю полипа. Этот механизм обеспечивает колонии даже при скудности ресурсов достаточно высокую скорость вертикального роста, столь важную ему для преодоления заиления и для перерастания соседей-конкурентов (Dustan, 1975) . С другой стороны, уплощенная жизненная форма колоний, образуемая массивными кораллами в условиях затенения, значительно увеличивает их светособирающую поверхность. В верхних же горизонтах рифа, где высока скорость кальцификации и достаточно света, массивная форма колоний имеет значительные преимущества перед фолиозной или корковидной. Она хорошо противостоит волнобою, лучше справляется с заилением, хорошо противостоит выеданию и зарастанию макрофитами.

В слабоосвещенных биотипах на нижних горизонтах склонов рифа ветвистые кораллы также образуют уплощенные формы колоний с преобладанием роста латеральных ветвей, располагающихся перпендикулярно световому потоку (Титлянов и др., 1987). В данном случае ветвистые кораллы достигают тех же двух эффектов оптимизации использования энергии слабого света, как и массивные. За счет разрастания ветвей только в одной плоскости экономятся ресурсы энергии, необходимые для кальцификации при сохранении скорости линейного роста колоний. В то же время при этом

улучшаются светособирающие ее свойства по отношению к ее массе, поскольку в условиях ослабления интенсивности рассеянного света элиминируется самозатенение ветвей по отношению к прямому потоку падающей радиации.

Другие примеры образования экоморф у ветвистых кораллов связаны с фенотипической изменчивостью строения их колоний под воздействием гидравлического стресса – волнения и течений (Graus et al., 1977; Bottjer, 1980). В зонах действий интенсивного волнового стресса и приливно-отливных течений на флете, у края рифа, в каналах некоторые ветвистые кораллы образуют приземистые колонии с утолщенными ветвями и массивным основанием (Graus et al., 1977). В числе таких кораллов–представители поритид и поциллопорид. Акропориды в зонах стресса формируют более кустистые колонии с утолщенными ветвями, которые расположены под углом навстречу генеральному направлению доминирующего потока (Chamberlain, Graus, 1975). Такое расположение ветвей снижает давление на них водного потока и уменьшает рычаг их слома. В спокойных водах лагуны обе группы ветвистых кораллов образуют обычно высокие крупные колонии, состоящие из тонких длинных веточек (Vaughan, Welles, 1943; Краснов, Преображенский, 1972; Veron, Pichon, 1976; Jokiel, 1978). Так, по нашим наблюдениям, длина веточек коралла Seriatopora histrix в прибойной зоне едва превышает 3–5 см. В то же время в лагуне атолла Уантри мы наблюдали колонии этого коралла с длиной ветвей до 30 см.

12.2. БИОМАССА ЖИВОЙ ТКАНИ КОРАЛЛОВ И ЕЕ СТРУКТУРНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ

При изучении функциональной активности кораллов многие ее параметры выражаются, как правило, в расчете на единицу поверхности или на вес их колоний (см. 12.4). В то же время основная масса вещества колониальных и одиночных склерактиний (98%), а также большинства октокораллов и зоантарий (90%) представлена инертным в отношении метаболизма структурным и органическим материалом: склелетным кальцитом, хитиноподобным органическим веществом ценосарка и аксиальных нитей, воскоподобными защитными веществами. В связи с этим возникает задача определения реальной биомассы функционально активной ткани корралов, и прежде всего биомассы полипов и зооксантелл. В качестве эквивалента удельной биомассы живой ткани коралла некоторые авторы принимают процентное содержание общего органического углерода в его колонии (исключая аксиальный скелет у октокораллов). Для его определения предварительно взвешенную колонию фиксируют в течение суток 10%-ным раствором формалина. Затем ее декальцинируют в 5–10%-ном растворе соляной кислоты. Полученный при этом материал органического матрикса коралла сушат, взвешивают и определяют в нем содержание органического углерода (Davis, 1980; Lewis, Post, 1982). Мы определяли общее содержание органического углерода в колониях кораллов в их щелочных гидролизатах (Сорокин, 1984). Биомассу кораллов определяют также, измеряя общее содержание белка в колонии (Muscatine, Cernichari, 1969). Недостаточность этих определений состоит в том, что они не позволяют определить фактическую биомассу индивидуальных полипов, поскольку белок содержится и в ткани ценосарка. Решить эту задачу можно было, лишь найдя способ выделения отдельных полипов из колонии. Такой способ был нами найден (Сорокин, 1984). Колонию коралла фиксировали в течение недели 10%-ным раствором формалина. Затем отмывали в проточной воде от формалина и декальцинировали в 10%-ном растворе HCl, после чего вырезали под бинокуляром из ценосарка тела полипов.

Для определения числа и биомассы зооксантелл предложен целый ряд разных методов. Их биомассу обычно вычисляют исходя из общего числа в расчете на 1 полип или на 1 $см^2$ поверхности коралла и их среднего объема. Зооксантеллы имеют форму шара с размерами 9–12 мкм и со средним объемом 450–500 $мкм^3$. Численность их учитывают методом прямого микроскопирования во взвеси разрушенных полипов (Johannes, Wiebe, 1970; Lasker, 1977; Tytler, Davies, 1984; Сорокин, 1984).

Процент сухой массы колоний от их сырого веса у склератиний варьирует от 70 до 85% при среднем их удельном весе 2,5–3 г/см^3. У октокораллов процент сухой массы варьирует в очень широких пределах: от 10 до 60% в зависимости от содержания в них известкового спикульного материала. Последнее часто сильно варьирует даже у особей одного и того же вида. В составе сухого материала склератиний вещество органического матрикса (в основном ткань полипов и ценосарка) составляет 5–20% (10–70 мг С/г сухого веса; табл. 12.1). Наибольшее содержание органического углерода свойственно кораллам, которые населяют мелководную часть лагуны и подвержены воздействию сильной солнечной радиации, таким, как Montipora и Porites. У этих кораллов биомасса самих полипов составляет всего 10–17% от общего органического вещества тканей коралла, тогда как у большинства других видов гематипных кораллов эта величина значительно выше независимо от их систематического положения и от размеров их полипов.

У октокораллов содержание органического вещества варьирует в среднем в пределах от 10 до 25%. Наибольшим оно бывает у ксениид – до 70%. Остальную массу их колонии составляет известковый материал и вещество аксиальной оси (у горгонарий: табл. 12.2). Сухая декальцинированная обычными методами масса живой ткани склератиний содержат 10–20% золы, 20–25% белка, 10–30% жира (Edmunds, Davies, 1986). Индивидуальная биомасса полипов склерактиний варьирует в очень широких пределах: от 0,3–1 мг у кораллов Seriatopora и Stylophora до нескольких граммов у таких кораллов, как Symphillia или Fungia (см. табл. 12.1). Выраженная в единицах углерода средняя масса полипов составляет у акропорид от 50 до 150 мкг/экз., у поритид – 40–100 мкг/экз. У кораллов со средними размерами полипов (Leptastrea, Pavona, Merulina, Galaxea) она составляет 0,6–3 мкг/экз. и у массивных кораллов с крупными полипами (фавииды, Symphillia, Lobophyllia) – десятки и сотни миллиграммов на экземпляр (Сорокин, 1984в). Биомасса самих полипов у склератиний составляет в среднем всего 20–40% от общей массы органического вещества тканей коралла или 0,5–1% от веса колоний в расчете на ее сухой вес. Биомасса индивидуальных полипов октокораллов, как правило, невелика и варьирует в пределах 0,5–3 мг сырого весе (40–250 мг С). В расчете на 1 г сырого веса колоний биомасса полипов составляет 10–25 мг С/г, что в среднем в 2–3 раза выше, чем аналогичные величины у склератиний (табл. 12.3).

Численность зооксантелл в полипах кораллов в расчете на 1 см^2 достаточно стабильно варьирует в пределах $1–5 \cdot 10^6$ клеток на 1 см^2. Число зооксантелл в расчете на 1 полип как у склератиний, так и у октокораллов с малыми и средними размерами полипов составляет 20–60 тыс./экз. Биомасса зооксантелл у склератиний выражается величинами 30–100 мкг С/г сухого веса колоний (60–200 мкг С/см^2). У октокораллов биомасса зооксантелл составляет 0,2–0,4 мг С/г сырого веса колоний или 0,5–1,5 мг С/г их сухого веса (см. табл. 12.1, 12.3). Существенное значение для суждения о взаимоотношениях растительного и животного компонентов в симбиотических полипах Anthoza имеет соотношение биомасс зооксантелл и полипов. Первые анализы этого соотношения, выраженного как отношение массы белка зооксантелл и белка животной ткани полипов, дали очень высокие его значения – 20–40% (Muscatine, Cernichari, 1969). Эти данные были явно завышенными, по-видимому, ввиду недостаточно полной очистки взвеси зооксантелл от животной ткани. Последующие анализы показали, что в полипах коралла Pocillopora реальное соотношение биомасс зооксантелл и живой ткани полипов по белку близко к 5% (Muscatine, Porter, 1977). По углероду оно составляет считанные проценты. В соответствии с нашими определениями, у 23 видов склератиний, а также у 10 видов гематипных октокораллов и у двух видов зоантарий это соотношение составляет 1–3% (см. табл. 12.1, 12.3). По данным других авторов, у коралла Stylophora оно близко к 3–5% и у кораллов Acropora diversa и Pocillopora damicornis оно близко к 1–4% (Falkovsky et al, 1984; Титлянов и др., 1983).

Как уже отмечалось выше, концентрация зооксантел в тканях полипов (равно как и содержание в них хлорофилла) в расчете на единицу поверхности колоний кораллов

Таблица 12.1

Общее содержание $C_{орг}$ (B_t), биомасса полипов (B_p) и зооксантелл (B_z) в колониях некоторых массовых видов склератиниевых кораллов Б. барьерного рифа в расчете на сухой вес колонии

Вид коралла	B_t, мг С/г	Полипы				Зооксантеллы			
		Число полипов на 1 г веса	B_p, мгС/экз.	B_p, мгС/г	B_p/B_t, %	Число 10^3 на 1 полип	B_z, мкг С на 1 полип	B_z, мкг С/г	B_z/B_p, %
Seriatopora hystrix	6	190	0,015	2,8	46	25	0,5	95	3,4
Pocillopora damicornis	14	130	0,032	4,2	30	20	0,4	52	1,2
Stylophora pistillata	12	80	0,048	3,8	32	32	0,6	51	1,3
Acropora squamosa	25	110	0,065	7,2	29	56	1,1	117	1,6
Acropora formosa	19	35	0,073	2,6	13	42	0,8	28	1,1
Acropora palifera	13	32	0,140	4,5	34	42	0,9	27	0,6
Porites annae	32	75	0,040	3,0	9	30	0,6	47	1,6
Porites lobata	29	80	0,062	4,9	17	15	0,3	25	0,5
Montipora erythraea	70	52	0,120	6,2	9	92	1,7	90	1,4
Psammocora conigua	11	27	0,15	4,0	36	51	0,9	26	0,7
Cyphastrea seralia	26	20	0,42	8,4	32	163	3,4	68	0,8
Leptastrea transversa	13	6,6	0,60	4,0	30	320	6,7	44	1,1
Pavona cactus	22	10	0,65	6,5	30	206	4,7	47	0,7
Merulina ampliata	36	5	1,02	5,1	14	460	10,6	53	1,0
Goniopora sp.	62	11	1,15	12,6	20	260	5,2	57	0,5
Galaxea fascicularis	34	3,6	1,80	6,5	19	370	7,7	28	0,4
Echinopora lamellosa	23	2,2	4,50	9,9	43	1380	26,2	58	0,6
Favites abdita	16	0,6	6,85	4,1	26	2110	44,3	27	0,6
Symplilla sp.	44	0,25	45,2	11,3	25	14100	324,3	81	0,7
Fungia scutaria	35	0,10	145,0	14,5	41	51000	1173,0	117	0,9

Таблица 12.2

Состав колоний некоторых видов атлантических горгонарий, % от сухого веса (данные: Lewis, Post, 1982)

Виды горгонарий	Аксиальный скелет	Карбонат кальция	Органическое вещество
Plexaura flexuosa	5	86	9
Eunicea tourneforti	6	83	11
Muriceopsis flavida	11	69	20
Gorgonia ventalina	31	53	16
Briareum asbestinum	–	76	24

Таблица 12.3

Биомасса полипов (B_p) и зооксантелл (B_z) у некоторых октокораллов и зоантарий

Группа кораллов	Вид коралла	Полипы			Зооксантеллы		
		число полипов на 1 г веса	B_p, мкг С/экз. на 1 полип	B_p, мг С/г сырого веса	число на 1 полип 10^3 клеток	B_z, мг С/г сырого веса	B_z/B_p, %
Герматипные октокораллы	Litophyton sp.	520	53	26,7	36	0,48	1,8
	Alcyonium molle	96	250	24,0	66	0,19	0,8
	Lobophyton roxasi	320	43	13,8	18	0,24	1,8
	Sarcophyton glaucum	140	160	22,4	52	0,19	0,8
	Sinularia densa	180	73	13,1	23	0,13	1,0
	Rhabdopexaura princeps	305	48	14,6	25	0,24	1,6
	Rumphella agregata	315	67	21,1	59	0,47	2,3
	Tubipora musica	7	860	6,0	280	0,06	1,0
Агерматипные октокораллы	Spongotes gigantea	200	90	18,0	–	–	–
	Echinogorgia praelonga	310	80	24,8	–	–	–
	Plexauroides lenzii	410	56	23,0	–	–	–
	Bebryce indica	140	154	21,6	–	–	–
	Mopsella aurantia	680	24	16,3	–	–	–
	Acabaria nicksoni	315	42	13,2	–	–	–
Зоантарии	Zoanthus sociatus	8	9100	72,8	5100	1,05	1,4
	Palythoa sp.	6	610	3,7	520	0,08	2,2

весьма стабильна (табл. 12.4, 12.5). Причина такой стабильности численности и биомассы зооксантелл у разных видов кораллов независимо от размеров их полипов состоит в том, что они образуют в их тканях слой толщиною в одну клетку. Это подтверждают расчеты их общей площади в расчете на площадь поверхности полипов. Действительно, будучи расположены в один слой, зооксантеллы численностью 1–2 млн займут площадь около 1 $см^2$ поверхности колонии. Этот вывод был подтвержден гистологическим анализом расположения зооксантелл в тканях полипов склератиний авторами, впервые высказавшими такое предположение (Kawaguti, Nakayama, 1973). Вполне очевидно, что именно такое расположение зооксантелл обеспечивает оптимальное использование ими энергии света, исключая их самозатенение. Наблюдения показали, что число зооксантелл в расчете на квадратный сантиметр у разных видов кораллов прямо зависит от величины относительной поверхности их полипов в активном состоянии (Drew, 1972). Так, рекордная численность зооксантелл, почти на порядок величин

Таблица 12.4

Численность зооксантелл в колониях кораллов (N, 10^6 клеток на 1 см^2)

Виды коралла	N	Литературный источник
Stylophora postillata	0,97–2,3	Титлянов и др., 1985а
	4,5	Mc Closkey, 1984
Pocillopora damicornis	0,9–1,1	Титлянов и др., 1988а
Pocillopora eydoxi	6,1	Edmunds, Davis, 1986
Porites porites	3,13	Там же
Seriatopora hystrix	4,8–7,8	Burris et al., 1983
Acropora diversa	0,6–0,7	Титлянов и др., 1985а
Monastrea annularis	2,7–8,8	Dustan, 1979
Montastrea cavernosa	2,0–6,0	Lasker, 1977
Plerogyra sp.	9,0–14,0	Drew, 1972
Склерактинии из 10 их родов (глубины 0–42 м)	0,9–2,3	Там же
Альционария Sarcophyton	2,36	"
Альционария Alcyonium	1,35–2,48	"
Гидрокоралл Millepora	0,72	"

Таблица 12.5

Содержание фотосинтетических пигментов в зооксантеллах некоторых кораллов, колонии которых были взяты соответственно из хорошо освещенных (*а*) и из затененных (*с*) участков рифа (данные Звалинский и др., 1978; Titlyanov et al., 1980)

Вид коррала	Хлорофиллы		Пиридинин	β-каротин	Диноксантин	Единицы измерения
	a	*c*				
Pocillopora verrucosa	5,5–7,0	2,1–2,7	1,3–2,3	0,15–0,13	0,41–0,50	мкг/10^6 клеток
Stylophora mordax	4,8–6,8	1,8–2,3	1,4–2,3	0,14–0,18	0,48–0,78	То же
Porites nigrescens	5,4–6,7	2,2–2,5	1,1–1,8	0,10–0,15	0,47–0,51	"
Acropora hyacinthus	6,2–9,6	2,3–4,1	2,7–3,8	0,2–0,3	0,6–0,7	"
Pocillopora elegans	7,2–24,5	2,6–7,2	4,1–11,4	1,0–0,4	1,9–2,5	мкг/г
Acropora prostrata	18,9–38,4	7,9–12,3	7,1–12,3	2,0–1,5	1,9–3,2	То же

превышающая их число у других кораллов (см. табл. 12.4), найдена у кораллов Plerogyra, хорошо приспособленного к обитанию в затененных участках рифа (Drew, 1972). Оказалось, что щупальца этого коралла снабжены специальными "фотосинтетическими органами" в виде пузырей, которые увеличивают их освещаемую поверхность (Fricke, Vareshi, 1982).

12.3. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЭНДОСИМБИОЗА У КОРАЛЛОВ

12.3.1. ТАКСОНОМИЯ И СПЕЦИФИЧНОСТЬ ВОДОРОСЛЕЙ-СИМБИОНТОВ ЗООКСАНТЕЛЛ

Кишечнополостные животные хатактеризуются уникальной среди остального животного мира способностью эндосимбиоза с водорослями. Подавляющее большинство сидячих их видов, заселяющих освещенные участки дна тропического шельфа, относятся к симбионтным их представителям. В их числе около сотни родов и несколько сот ви-

дов актиний, кораллов, зоантарий, гидроидов, сидячих медуз (Muscatine, 1970). Все они имеют в своих тканях в качестве растительных эндосимбионтов зооксантеллы-динофлагелляты, которых относят к одному виду Symbiodinium microadriaticum, Freudehtahl. Сам термин "зооксантелла" происходит от названия рода Zooxanthella, к которому были отнесены симбиотические водоросли-динофлагелляты, обнаруженные в конце прошлого века Брандтом (Brandt, 1881) в клетках родиолярий Collozoum. Когда похожие водоросли-симбионты были найдены у актиний и кораллов, они также были названы зооксантеллами. При этом описавший их Брандт уже тогда высказал предположение, что водоросли, присутствующие в клетках животного-хозяина, являются их симбионтами и выполняют роль хлоропласта, снабжая клетку хозяина продуктами своего фотосинтеза, которые служат ей дополнительным источником питания. Первые исследования функционального значения зооксантелл как симбионтов кишечнополостных были выполнены в 20-х годах (Boschma, 1925a; Yinge et al., 1932). В 1944 г. Кавагути получил зооксантеллы коралла Acropora corymbosa в культуре. Он с удивлением обнаружил в ней массу подвижных форм, неотличимых от планктонных динофлагеллят из рода Gymnodinium. К этому роду он и отнес самих зооксантелл, считая их неподвижные округлые цистовидные формы, присутствующие в клетках животных-хозяев и в культуре, стадиями жизненного цикла этой динофлагелляты (Kawaguti, 1944). Позже была отработана рецептура питательных сред для культивирования зооксантелл in vitro (Mc Laughlin, Zahl, 1959). Их систематическое положение было определено Фрединталем (Freudenthal, 1962). Они были отнесены к новому виду Symbiodinium microadriaticum сем. Blastodiniidae. Позже, учтя наличие в жизненном цикле зооксантелл подвижной стадии, Тейлор (1973) вернул зооксантеллам первоначальное их родовое название – Gymnodinium. Однако ни один представитель этого рода не образует кокоидных (цистовидных) форм и не делится в такой цистовидной форме, как это делают зооксантеллы. Поэтому в настоящее время признано обоснованным восстановить его прежнее родовое название Symbiodinimum, отнеся, однако, этот род симбиотических динофлагеллят к сем. Gymnodiniidae ввиду наличия у него подвижной стадии, сходной с подвижными жгутиконосцами, относящимися к этому семейству (Kevin et al, 1969; Blank, Trench, 1985).

Зооксантеллы сравнительно легко можно получить в культуре в виде свободно живущих водорослей. Для получения их в культуре зооксантеллы отмывают от тканей коралла раствором антибиотика и культивируют на синтетической среде или на морской воде с добавкой биогентов (Zahl, McLaughlin, 1957; McLaughlin, Zahl, 1966). В качестве источника азота в эту среду добавляют мочевину и в качестве источника фосфора-глицерофосфат и нуклеотиды. Зооксантеллы усваивают также органические кислоты (Taylor, 1973). На обедненной питательной среде в культурах зооксантелл появляются подвижные формы, сходные с клетками планктонных динофлагеллят из рода Gymnodinium. В последнее время показано, что появление подвижных клеток связано с освещенностью. При нормальном фотопериоде в середине дня часть неподвижных клеток зооксантелл приобретает подвижность (Lerch, Cook, 1984). Исследования зооксантелл в культурах выявили у них достаточно сложный жизненный цикл. Зооксантеллы, живущие в клетках кораллов, являются одной из стадий их жизненного цикла (рис. 12.1), а именно одной из двух разновидностей ее, способных к делению неподвижных цист (McLaughlin, Zahl, 1966; Steele, 1975; Schoenberg, Trench, 1980). Они расположены поодиночке или группами по 2–3 экз. внутри клеток полипа (Kawaguti, 1964). В клетках хозяина они размножаются делением пополам. В культурах зооксантеллы находятся в виде следующих клеточных форм: а) в виде неподвижных цист с более прочной оболочкой, чем у симбиотических их клеток-цист, живущих в тканях полипа-хозяина, б) в виде подвижных жгутиковых динофлагеллят, сходных с планктонными гимнодиниумами, в) в виде зооспор. Неподвижные их клетки-цисты размножаются в культурах делением пополам или делением на 4 клетки – неподвижные тетраспоры. Кроме того, часть клеток превращаются в зооспорангии, которые содержат одну крупную подвижную зооспору с двумя жгутиками, сходную по строению с планктонными

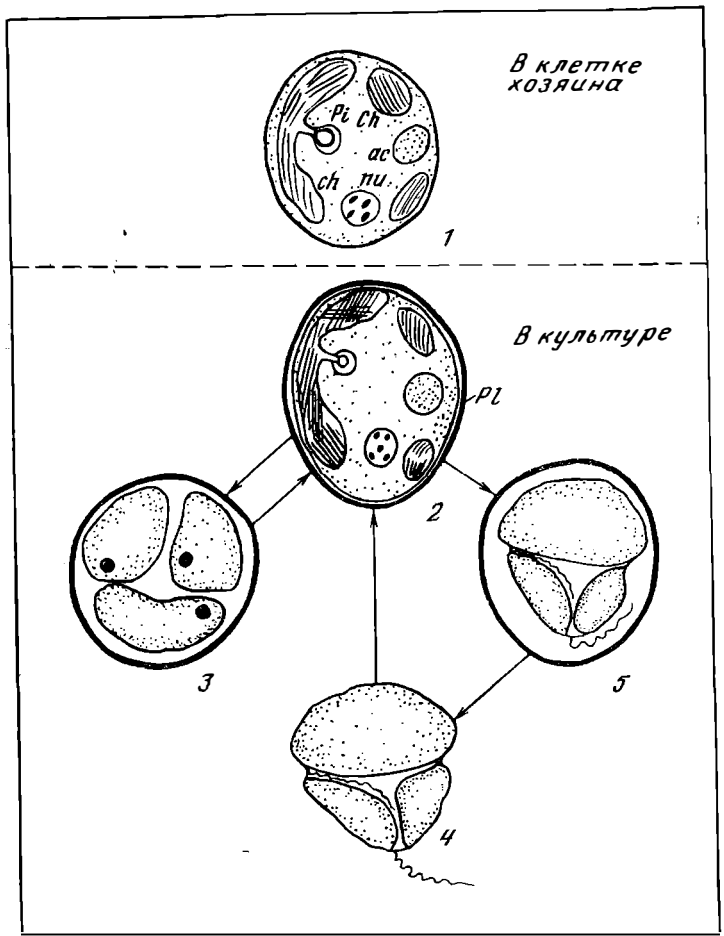


Рис. 12.1. Схема жизненного цикла зооксантелл (по.: Schoenberg, Trench, 1981)

В клетке хозяина: *1* – цистовидная клетка с тонкой оболочкой: Pi – пиреноид, Ch – хлоропласт, *ac* – аккумулятивное тело, *nu* – ядро; в культуре: *2* – циста с толстой оболочкой, *3* – зооспорангий, *4* – зооспора, *5* – неподвижная тетраспора

гимнодиниумами (см. рис. 12.1). Она активно плавает и способна внедряться в молодые полипы кораллов и в ткани других симбионтов рифа (Schoenberg, Trench, 1980; Trench, 19881).

У всех симбионтных полипоидных кишечнополостных зооксантеллы находятся внутри клеток эктодермы тела полипа, щупалец, орального диска и мезентерия (Vandermeulen et al, 1972). У тридакн зооксантеллы находятся в полостях кровеносных сосудов мантии.

Как мы видели выше, зооксантеллы живут в отношениях эндосимбиоза в клетках и тканях сотен разных видов, сильно различающихся по своим иммуно-генетическим и физиологическим свойствам беспозвоночных, таких, как медузы, актинии, гексакораллы, октокораллы, моллюски-тридакны (Taylor, 1969; Muscatine, 1974). При этом отдельные их штаммы сходны по своим основным систематическим признакам: размерам клеток, строению, набору пигментов, по стадиям жизненного цикла. Это дает основание относить их к одному и тому же виду динофлагеллят Symbiodinium microadriaticum. Столь широкий набор хозяев у одного вида эндосимбионта сам по себе является беспрецедентным биологическим феноменом (Schoenberg, 1980; Schoenberg, Trench, 1980).

Более того, последними авторами было доказано, что один какой-либо хозяин, например, актиния Aiptasia, после выброса своих зооксантелл может вновь инфицироваться их штаммами, взятыми не только из особей того же вида, но выделенных из совершенно отличных по систематическому положению животных, например из кораллов или из тридакн, хотя сама по себе скорость инфицирования этих актиний "своим" штаммом зооксантелл идет значительно быстрее, чем "чужими" штаммами. Тем не менее появились данные, которые показывают, что зооксантеллы, полученные из разных животных-хозяев и малоразличимые морфологически, все же образуют генетически особобленные штаммы, которые достаточно четко различимы по ряду биохимических показателей, таких, как скорость электрофореза белков, состав жирных кислот и стеролов, а также по некоторым физиологическим показателям, таким, как подвижность и скорость роста в культурах *in vitro*, способадаптации к недостатку света, способность инфицировать молодые особи хозяина (Kinzie et al, 1977; Schoenberg, 1980; Chang et al., 1983; Blank, Trench, 1985; Colley, Trench, 1985). Эти различия говорят в пользу того, что штаммы симбиотических зооксантелл из разных хозяев должны различаться и по своему генотипу. Последний вывод был подтвержден недавними исследованиями структуры хромосомного аппарата ядер зооксантелл, выделенных из разных по систематическому положению животных: из медузы Cassiopeia, из актиний Heteractis и Anthopleura и из коралла Montipora verrucosa. Оказалось, что морфологически малоразличимые зооксантеллы этих животных-хозяев различаются по числу хромосом и по их объему настолько, что могут быть отнесены к разным видам (Blank, Trench, 1985). В частности, зооксантеллы медузы содержали 97 хромосом, зооксантеллы актиний 74 и 50 хромосом и зооксантеллы коралла – 26 хромосом.

12.3.2. СТРОЕНИЕ ЗООКСАНТЕЛЛ, СПОСОБЫ ИНФИЦИРОВАНИЯ ХОЗЯЕВ

По своему внешнему виду зооксантеллы представляют собой круглые или слегка овальные буро-зеленые водорослевые клетки. Размеры зооксантелл варьируют от 8 до 14 мкм. При этом их штаммы, которые заселяют хозяев далеко отстоящих друг от друга таксонов могут значимо отличаться по своим размерам (Blank, Trench, 1985). Средние размеры зооксантелл большинства кораллов близки к 9–11 мкм. Согласно Смиту, зооксантеллы находятся преимущественно внутри клеток эндодермы и гастродермы полипа в полостях их вакуолей (Smith, 1979). Часть зооксантелл локализована также в межклеточниках (Воскобойников и др., 1983). Они отделены от клетки хозяина плотной оболочкой-перипластом, которая имеет сложное строение и состоит минимум из трех мембран, имеющих в своей структуре целлюлозу (McLaughlin, Zahl, 1966; Taylor, 1973; Muscatine, 1974; Mashansky et al, 1980). Функциональное значение этой внешней оболочки зооксантелл очень велико. Она надежно изолирует ее от атаки лизосом хозяина, предотвращая ее переваривание (Muscatine et al, 1975). В то же время она проницаема для обмена метаболитами с клеткой хозяина. На некоторых ее участках имеются многочисленные выпячивания и отслоения наружной мембраны. Предполагается, что таким путем происходит частичная транслокация продуктов фотосинтеза зооксантелл (в виде капелек жира) в клетки хозяина (Patton, Burris, 1983). Выросты клетки полипа образуют своего рода капсулу вокруг зооксантеллы (Воскобойников и др., 1983). Неподвижные клетки-цисты в культурах зооксантелл отличаются от симбиотических их клеток, находящихся в тканях хозяина тем, что имеют еще более прочную и толстую оболочку (Schoenberg, Trench, 1980). Она предохраняет их от переваривания при "заражении" новых хозяев через содержимое кишечников животных – их жертв (см. ниже).

Наличие перипласта снижает различие между внеклеточными межорганизменным симбиозом и эндосимбиозом (Smith, 1979). Действительно, находясь внутри клеток хозяина, зооксантеллы в значительной мере изолированы от нее перипластом. Они сохраняют способность независимого развития, о чем говорят успешное их культиви-

рование и прохождение ими стадий развития вне клеток хозяина. После внедрения зооксантеллы в клетку хозяина между ней и клеткой хозяина устанавливается обмен метаболитами. Величина его потоков контролируется последней наряду с контролем темпов размножения зооксантелл в клетках хозяина и их численности. Численность зооксантелл в клетках хозяина регулируется путем выброса избыточных их клеток из тканей полипа наружу (Steele, 1976). Другой механизм регулирования их численности состоит в ограничении поставки хозяином в зооксантеллы необходимых им биогенов (Reimer, 1971; Drew, 1972). Примечательной чертой строения клеток зооксантелл является наличие в них крупного хлоропласта, занимающего почти половину всего их объема (рис. 12.2). Хлоропласт зооксантелл расположен по периферии клетки. Он имеет дольчатое строение. Его ламеллярная система состоит из 10–12 комплексов, в каждом из которых упаковано по 3 тилакоида. Периноид хлоропласта крепится к нему с помощью ножки. В клетке зооксантеллы имеется ядро и так называемое аккумулятивное тело. Последнее имеет вид крупной вакуоли, наполненной рыхлым материалом (Singh, Merser, 1976; Schoenberg, Trench, 1980; Воскобойников и др., 1983).

Первоначальное "заражение" полипов зооксантеллами происходит по-разному у разных видов кораллов и других Anthozoa и Hydrozoa. Зооксантеллы присутствуют в яйцах или личинках (планулах) гидроидов и гидрокораллов (Agalophenia, Millepora), актиний (Anthopleura), октокораллов (Xenia, Eunicella), а также в планулах многих склерактиний, таких, как Agaricia agaricites, Siderastrea radians, Pocillopora damicornis, Stylophora pistillata, Galaxea aspera. Зооксантеллы встречаются и в яйцах нерестующих кораллов; Fungia actiniformis, Favia fragum (Marshall, 1932; Gohar, 1940; Atoda, 1951; Smith, 1980; Fitt, 1984). Находясь в клетках планул, зооксантеллы активно фотосинтезируют, снабжая их энергией. Таким образом они способствуют лучшему их выживанию в планктонной их стадии (Richmond, 1981). В то же время многие виды морских симбионтных животных продуцируют яйца или рождают личинки, в которых изначально зооксантеллы отсутствуют (Atoda, 1953; Droop, 1963; Kinzie, 1974; Trench, 1980; Fitt, 1984, Babcock et. al, 1986). В их числе сцифомедузы (Cassiopeia и Mastigias), октокораллы (Heteroxinia, Briareum, Pseudopterogorgia), преобладающая часть нерестующихся склерактиниевых кораллов, а также симбионтные моллюски-тридакны. Личинки симбионтных беспозвоночных, лишенные изначально зооксантелл, "зараждаются" ими, будучи уже в морской среде. В опытах Кинзи (1974) новорожденные планулы горгонарии Pseudopterogorgia без наличия зооксантелл осаждали на субстрат в аквариумах с водой, лишенной водорослей. Когда из осевших планул сформировались молодые полипы, в аквариум добавляли взвесь клеток разных штаммов динофлагеллят, в том числе свободно живущих типа гимнодиниумов, и зооксантеллы, выращенные в культуре, часть клеток которых находилась в подвижной стадии. Наблюдения показали, что динофлагелляты, включая свободно живущие, привлекались молодыми полипами, концентрировались вблизи них и заплывали им в рот. "Заражение" же полипов происходило только зооксантеллами Symbiodinium microadriaticum.

Локация полипов свободно живущими в планктоне подвижными зооспорами зооксантелл происходит при посредстве хеморецепции. Зооспоры двигаются в сторону повышенной концентрации солевого азота, выделяемого полипами кораллов и другими беспозвоночными. Они попадают в кишечную полость или в кровоток беспозвоночных не только в свободном состоянии, но и в составе содержимого кишечников планктонных рачков, которых заглатывают животные – их потенциальные хозяева (Fitt, 1984). Будучи окружены плотной оболочкой, зооксантеллы долго не перевариваются в кишечнике рачка. Таким путем после его заглатывания зооксантеллы попадают в кишечную полость и инфицируют клетки своего потенциального хозяина (Schoenberg, 1980). Сам процесс инфицирования тканевых клеток зооксантеллами, попавшими внутрь мезентерия полипа, происходит путем их фагоцитоза на мезентериальных нитях (Kinzie et al, 1977; Fitt, Trench, 1980). Источником зооксантелл в водах рифа при заражении ими планул в естественных условиях может быть их выброс в воду кораллами и тридакнами (Goreau, 1964), а также их поступление при выедании кораллов ежами и осо-



Рис. 12.2. Зооксантелла в гастродерме полипа коралла Acropora acuminata
GW – мембрана гастродермы клетки хозяина, *Gal* – слой кальциобласта, *m* – митохондрии, *Ch* – хлоропласт, *p* – пиреноид, *n* – ядро; электронная микрофотография д-ра М. Веска

бенно рыбами-попугаями, которые обнажают и разрушают ткани полипов, освобождая зооксантеллы (Fitt, Trench, 1980). Зооксантеллы, потребленные кораллофагами вместе с полипами и слизью, плохо ими перевариваются. В их фекалиях в большом количестве присутствуют живые зооксантеллы, способные заражать своих потенциальных хозяев, тем более что полипы кораллов актиний и гидроидов охотно заглатывают фекалии рыб (Parker, 1984). Имеются сообщения об обнаружении значительного количества динофлагеллят, неотличимых от подвижных форм зооксантелл в водах мелководий рифа (Taylor, 1980).

Находясь уже в клетке хозяина, зооксантелла может избегнуть переваривания, если она будет "узнана" клеткой хозяина как его симбионт. В противном случае зооксантелла должна иметь защиту от возможного переваривания. Это можно было бы выяснить, определив способность хозяина "узнавать" своих эндосимбионтов. Однако сведения на этот счет пока скудны. Второй механизм–защита клеток зооксантелл – более очевиден, поскольку, как отмечалось выше, они имеют защитную оболочку, которая препятствует атаке лизосом клетки хозяина (Muscatine et al., 1975). Избыточные зооксантеллы выбрасываются клеткой хозяина, не подвергаясь перевариванию, или подвер-

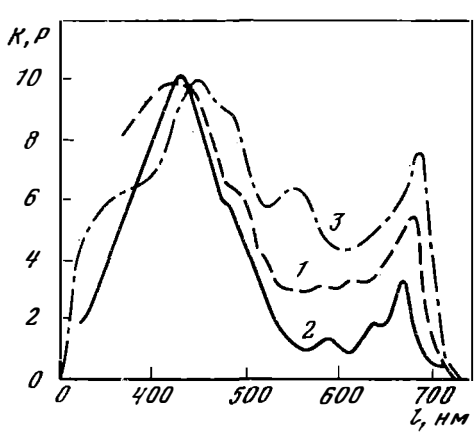
гаются автолизу (Schenberg, Trench, 1980). Выброс здоровых и отмирающих избыточных клеток идет одновременно с секрецией слизи, которая, как правило, содержит много клеток зооксантелл. Выброс зооксантелл полипами усиливается при неблагоприятных условиях температуры, освещения или солености (Yonge, Nicholls, 1931; Goreau, 1964; Taylor, 1973).

12.3.3. ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ ФУНКЦИЯ ЗООКСАНТЕЛЛ

Зооксантеллы кораллов и других симбионтных кишечнополостных содержат набор фотосинтетических пигментов, идентичный таковому у свободно живущих динофлагеллят, таких, как Amphidinium, или Peridinium (Strain et al, 1944; Jeffrey, Haxo, 1968; Titlyanov et al, 1980). Они содержат хлорофиллы "a" и "c" и набор вспомогательных каротиноидных пигментов: β-каротин и ксантофиллы перидинин и неопиридин, диноксантин и диадиноксантин. При этом пиридинин и диноксантин—пигменты, специфичные для динофлагеллят. У зооксантелл кораллов разных видов соотношения хлорофиллов "c" и "a" весьма стабильно (Gli–Turnees, Corredor 1981; Titlyanov, 1981; см. табл. 12.5). Оно выражается величинами 0,2–0,5. Существенно, что у зооксантелл, выделенных из тридакн, это соотношение значительно выше: 0,6–0,8 (Jeffrey, Haxo, 1968). Содержание хлорофилла в зооксантеллах составляет 5–12 мкг на 1 млн клеток, 15–50 мкг/г веса или 5–25 мкг/см^2 поверхности колонии. Суммарное содержание пигментов каротиноидной группы в зооксантеллах кораллов достаточно велико, составляя 2–5 мкг/10^6 клеток. Содержание каротиноидных пигментов перидинина и диноксантина, равным образом как и содержание хлорофилла, заметно увеличивается у зооксантелл кораллов, адаптированных к малой интенсивности света. Перидинин вместе с хлорофиллом и другими каротиноидами образуют в хлоропластах зооксантелл специфичные для динофлагеллят протеиново-пигментные (PSP) комплексы. Наличие этих комплексов значительно повышает эффективность использования зооксантеллами зеленого света в областях 490- и 540 нм и тем самым повышает способность зооксантелл к световой адаптации (Звалинский и др., 1978; Dustan, 1979; Zvalinski et al., 1980; Muscatine, 1980). Не случайно поэтому зооксантеллы характеризуются меньшим порогом светового насыщения, чем диатомовый фитопланктон (Scott, Jitts, 1977). Этому способствует также особое строение ламелл их хлоропластов (Машанский и др., 1979).

Спектр поглощения зооксантеллами видимого света характеризуется максимумами в области 440 и 670 нм, которые обусловлены хлорофиллом, а также заметными максимумами в районах 470–500 и 540 нм. Последние обусловлены поглощением света PSP-комплексами, о которых упоминалось выше (Leletkin, Zvalinski, 1981) (рис. 12.3). Спектры действия пигментной системы зооксантелл были определены по поглощению ими меченой CO_2 (Scott, Jitts, 1977) и выделению кислорода (Halldall, 1968; Zvalinski, et al., 1980). По форме кривая спектра действия зооксантелл несколько отлична от кривой спектра поглощения, причем указанные отличия особенно велики в области поглощения PSP (470–600 нм), что доказывает их важную функциональную роль в фотосинтезе зооксантелл, особенно при низкой освещенности в приглубых зонах рифа. В этих зонах преобладание сине-зеленый свет с длинами волн 450–600 нм, на которые и приходится максимум поглощения PSP-комплексами (рис. 12.4). В наибольшей степени максимум поглощения в области сине-зеленого света (350–500 нм) выражен у симбионтных горгонарий, которые отличаются своей способностью переносить затенение (рис. 12.5).

Зооксантеллы кораллов, которые обитают в верхних освещенных зонах рифов, адаптированы к высокому уровню освещенности. Они функционируют при слабом свете намного хуже, чем зооксантеллы кораллов того же вида, обитающих в затененных или глубинных биотопах с низкой освещенностью (Dustan, 1982). Механизм адаптации самих зооксантелл к пониженной освещенности состоит главным образом в увеличении размеров фотосинтетических единиц (PSU). Фотосинтетические единицы представляют собой белково-пигментные комплексы, которые усваивают световую энергию и пере-



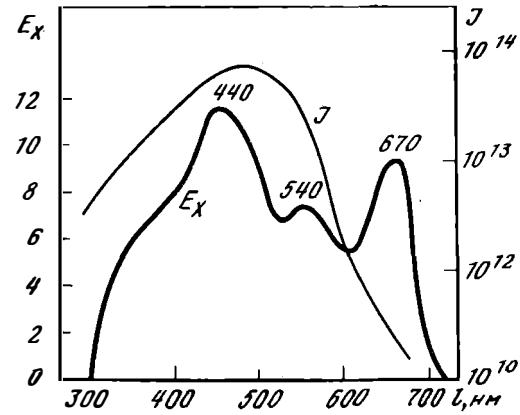


Рис. 12.3. Спектры поглощения фотосинтетических пигментов зооксантелл коралла Plerogyra sinuosa (*1*) и Pocillopora verrucosa (*2*), а также спектр действия зооксантелл коралла Favia sp. (*3*) (Vereshi, Fricke, 1986; Звалинский и др., 1978, Haldall, 1968; Dustan, 1982)

l – длина волны, нм, *K* – коэффициент поглощения света и *P* – фотосинтез (отн. единицы)

Рис. 12.4. Спектры действия зооксантелл коралла Favia (E_X) и спектральный состав света (*J*) в приглубых участках рифа с освещенностью 10–5% ФАРп (Haldall, 1968; Dustan, 1982)

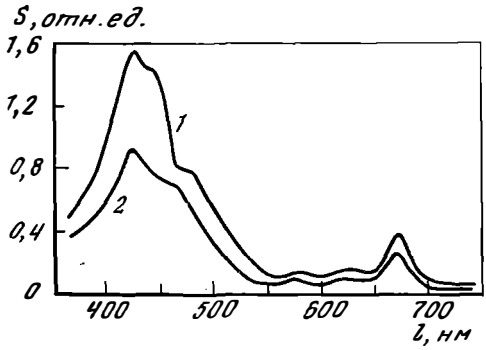
E_X – выделение O_2 зооксантеллами (отн.ед.); *J* – освещенность (кванты/см^2/сек/им), *l* – длина волны, нм

дают ее реакционным центрам фотосистем I и II. Средний размер (PSU) в зооксантеллах кораллов, адаптированных к слабому свету, почти в 1,5 раза выше, чем у кораллов из верхних освещенных биотопов (Leletkin, Zvalinski, 1981).

Световые кривые изолированных зооксантелл заметно отличаются от световых кривых целых колоний кораллов (Звалинский, 1978; Zvalinski et al., 1980). Главное их различие состоит в том, что они выходят на плато при освещенности 20–25 Вт/м^2 (0,07–0,15 Е/м^2 в час). Это в 3–5 раз ниже порога светового насыщения в опытах с целыми колониями кораллов (рис. 12.6). Другое их отличие состоит в том, что при высокой интенсивности света изолированные зооксантеллы проявляют световое угнетение. Судя по характеру их световых кривых, они имеют более низкий порог светового насыщения даже при сравнении их со свободно живущим фитопланктоном (Scott, Jitts, 1977). Зооксантеллы, выделенные из кораллов, обитающих в затененных зонах рифа, проявляют повышенную чувствительность к слабому свету. Световые кривые зооксантелл таких адаптированных кораллов выходят на плато при освещенности всего 10–15 Вт/м^2 (см. рис. 12.6).

Интенсивность фотосинтеза зооксантелл в среднем близка к таковой фитопланктона. Так, часовое ассимиляционное число у них варьирует в пределах 1–5 мг С/мг хлорофилла "а" (Wethey, Porter, 1976; Falkovsky, Duvinsky, 1981). У фитопланктона оно варьирует от 1 до 10 (Scott, Jitts, 1977).

Абсолютные величины интенсивности фотосинтеза зооксантелл варьируют в широких пределах. Они могут варьировать, по данным разных авторов, от 6 до 10 мкг $O_2/10^6$ клеток в час (Zvalinski et al., 1980; Muscatine, 1980; Титлянов и др., 1988). Такой большой диапазон этих величин связан в значительной степени с различиями в методике измерений. Наиболее реальны величины 10–20 мкг $O_2/10^6$ клеток в час. Дыхание самих зооксантелл составляет, по разным данным, от 1% (Muscatine et al., 1984) до 20% (Zvalinski et al., 1980; Davies, 1984) от фотосинтеза. При этом низкие величины дыхания зооксантелл были получены расчетным методом исходя из соотношения биомасс (по белку) зооксантелл и всего полипа (Falkovsky et al., 1984), а более высокие – путем прямых измерений дыхания изолированных зооксантелл. В последнем случае они выражались величинами 3–5 мкг $O_2/10^6$ клеток в час (Edmunds, Davies, 1986). В соответ-



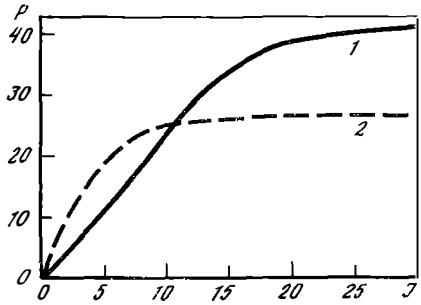


Рис. 12.5. Спектры поглощения зооксантелл двух видов горгонарий Rhigidogorgia flabellum (*1*) и Antillogorgia turgida (*2*) (Burkholder, Burkholder, 1960)
S – оптическая плотность (отн.ед.), *l* – длины волн, нм

Рис. 12.6. Световые кривые изолированных зооксантелл, которые были получены из колоний коралла Pocillopora verrucosa, выросших на хорошо освещенном (*1*) и на затененном участке рифа (*2*) (Titlyanov, 1981)
P – фотосинтез, мкл $O_2/10^6$ клеток зооксантелл в час, *J* – освещенность, Вт/м^2

ствии с результатами измерений дыхания изолированных зооксантелл кораллов полагают, что отношение валового фотосинтеза зооксантелл к их дыханию (P_t/M_z) составляет 5–11.

Суточные величины коэффициентов P/B у зооксантелл, как правило, выше, чем у свободного живущего фитопланктона. Они составляют у них в среднем 1,5–5 за сутки (Сорокин 1984б; Титлянов и др., 1988). При этом удельная скорость роста самих зооксантелл очень мала и оценивается величинами 0,003–0,01 в сутки (Muscatine, 1983; Wilkerson et al., 1983; Edmunds, Davies, 1986). Траты на собственные нужды крайне низкие – не более 10–15%. Основная часть продуцируемого ими органического вещества передается полипу-хозяину.

Что касается биогенного питания зооксантелл, то они могут использовать не только биогены, которые образуются в клетках полипа в результате минерализации (Yonge, Nicholls, 1931; Muscatine et al., 1984), но и солевые биогены, потребляемые герматипными кораллами из внешней среды (Kawaguti, 1953; Muscatine, Porter, 1977; Webb, Wiebe, 1978). Изолированные зооксантеллы в опытных условиях интенсивно потребляют солевые биогены (D'Elia et al., 1983). При этом 70–90% продуцируемых зооксантеллами органических соединений азота и фосфора транслоцируется в клетки полипа-хозяина (Muscatine et al., 1984). Именно таким путем обеспечивается синтез большей части аминокислот, необходимых полипам для их роста (Burris, 1983; Wafar et al., 1985).

Асимиляция CO_2 при фотосинтезе зооксантелл кораллов преимущественно идет через цикл "C_3" с участием рибулезодифосфат карбоксилазы (Benson et al., 1978). Не исключено частичное включение также и цикла "C_4" с участием фосфоэнолпируват-карбоксилазы (Trench, 1979; Trench, Fisher, 1983). Предполагается также, что зооксантеллы, находясь в клетках хозяина, имеют высокий уровень фотодыхания, что может существенно увеличивать их чистую продукцию (Muscatine, 1980). Спектр первичных продуктов фотосинтеза зооксантелл, определенный с помощью C^{14}, достаточно широк. Он включает углеводы, фосфоглицериновую кислоту, ряд простых аминокислот (серин, аланин, глицин, глютаминовую кислоту), а также разнообразные липиды (Von Holt, Von Holt, 1968; Trench, 1971, 1974; Schmitz, Kremer, 1977; Patton et al., 1977). Основная часть углеводов, продуцируемых зооксантеллами, представлена глюкозой и глицерином (Muscatine, Cernichari, 1969; Trench, 1974), иногда маннозой (Schmitz, Kremer, 1977). Согласно последним авторам, до 50% ассимилятов зооксантелл быстро превращаются в спирторастворимую липидную фракцию.

12.3.4. МЕТАБОЛИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ЗООКСАНТЕЛЛ С ПОЛИПОМ-ХОЗЯИНОМ

Вполне очевидно, что в основе симбиоза зооксантелл и полипов должны лежать их взаимовыгодные метаболические отношения (Lewis, 1983; Muscatine, 1974). Известны три основных пути метаболического взаимодействия полипов кораллов и их эндосимбионтов: 1) отдача зооксантеллами органических веществ – продуктов их фотосинтеза (ассимилятов) клетками полипа-хозяина, 2) потребление зооксантеллами минеральных форм биогенных элементов (азота и фосфора) из клеток полипа-хозяина, в которых они накапливаются в результате обмена, 3) интенсификация процесса кальцификации, сопряженной у герматипных кораллов с фотосинтезом их растительных симбионтов. У свободно живущих динофлагеллят органическое вещество, продуцируемое ими в процессе фотосинтеза, используется на биосинтез, на обмен и частично выделяется в воду. У эндосимбиотических зооксантелл эта схема меняется под влиянием хозяина. Эволюционный процесс выработал у них реакцию отдачи (транслокации) большей части своей автотрофной продукции. Влияние хозяина на баланс углерода у зооксантелл проявляется в ограничении их размножения, сокращая тем самым расход их продукции на рост. В то же время полип-хозяин стимулирует отдачу ими избытка продуктов фотосинтеза (ассимилятов). Последнее было доказано в опытах с изолированными зооксантеллами (Muscatine et al., 1972; Trench, 1979). Оказалось, что вскоре после окончания процедуры выделения зооксантелл из тканей полипов интенсивность отдачи ими на свету продуктов фотосинтеза быстро снижается. Добавка во взвесь зооксантелл гомогената ткани коралла-хозяина восстанавливает отдачу.

Исследования фотосинтеза зооксантелл и процессов обмена между ними и организмом хозяина были выполнены как на целостных симбионтных организмах, так и на изолированных зооксантеллах (Trench, 1979; Muscatine, 1980). Первые доказательства транслокации зооксантеллами части ассимилятов клеткам хозяина были получены в опытах с актиниями Anthopleura (Muscatine, Hand, 1958). С помощью радиоавтографии было показано, что радиоуглеродная метка, внесенная в виде $HC^{14}O_3$ в воду, где сидели актинии, при выдержке их на свету появляется сначала в зооксантеллах, а затем и в тканях самой актинии. Аналогичные данные были получены позже и в опытах с кораллами (Goreau, Goreau, 1960a).

В опытах со взвесью свежевыделенных зооксантелл кораллов и тридакн было показано, что они экскретируют в воду до 60 и более процентов усвоенного ими при фотосинтезе меченого углерода CO_2 (Muscatine, 1967; Von Holt, Von Holt, 1968). Вскоре после выделения зооксантелл из ткани полипов экскреция ими ассимилятов в этих опытах быстро падала. Однако она восстанавливалась после добавки во взвесь гомогената ткани полипов (Trench, 1971). Прогрев гомогената ликвидировал его стимулирующий эффект. Основным продуктом, который выделяли изолированные зооксантеллы, был глицерин (Trench, 1971; Goreau et al., 1973a). Наряду с глицерином изолированные зооксантеллы выделяют аланин, глюкозу и органические кислоты (Lewis, Smith, 1971). Существенно, что свободно живущие динофлагелляты выделяют во внешнюю среду в качестве продукта фотосинтеза не глицерин, а гликолевую кислоту. Если во взвесь изолированных зооксантелл вносили меченую глюкозу, они на свету ее потребляли, выделяя при последующей их экспозиции до 60% потребленного ими в составе глюкозы меченого углерода в виде аланина – C^{14} с примесью глюкозы и глицерина (Muscatine et al., 1972). В присутствии меченого C^{14}-ацетата изолированные зооксантеллы на свету в течение считанных минут переводят метку в состав липоидной фракции (Patton, Burris, 1983; Schlichter et al, 1984). То же наблюдалось и в опытах с целыми кораллами. Было установлено, что меченый ацетат на свету усваивается полипами и сразу же переводится в состав фракции фосфолипидов, а затем в состав триглицеридов (Blanguet et al, 1979) (рис. 12.7, 12.8).

Таким образом, опыты с изолированными хлоропластами доказали способность зооксантелл выделять более половины своей фотосинтетической продукции in vitro

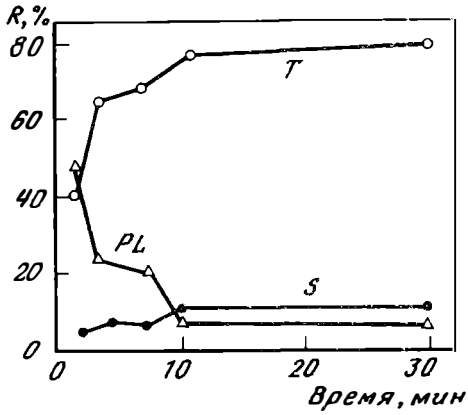
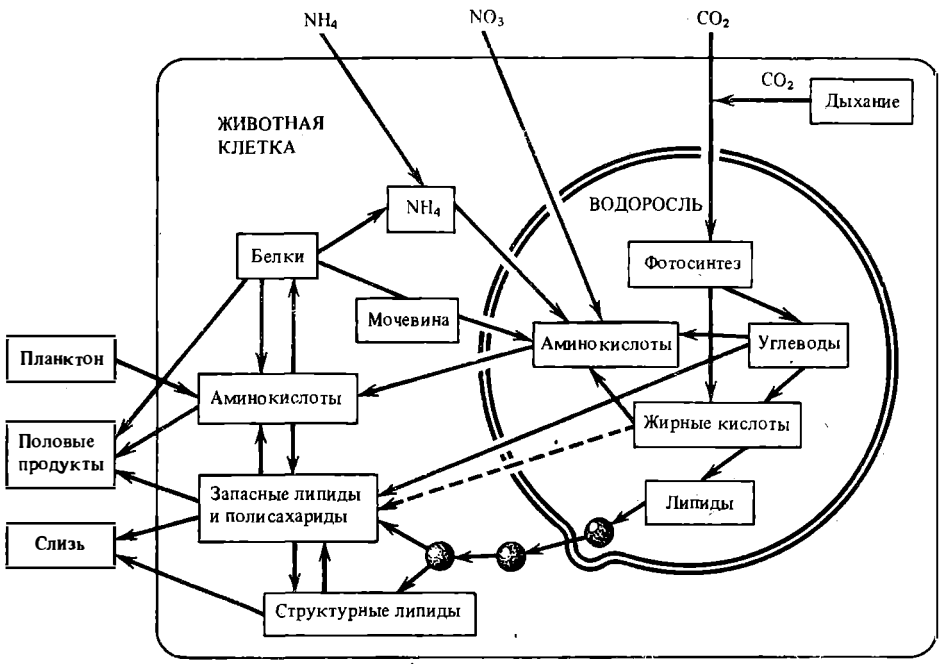


Рис. 12.7. Включение C^{14}-ацетата в липоидные фракции изолированных зооксантелл коралла Seriatopora (Patton, Burns, 1983)
R – процент радиактивности в триглицеридах (*T*), в фосфолипидах (*PL*) и в стеролах (*S*)

Рис. 12.8. Схема метаболических связей зооксантеллы с животной клеткой полипа-хозяина



под влиянием гомогената клеток хозяина. В связи с этим возникал вопрос, в какой мере механизм транслокации функционирует в условиях эндосимбиоза in vivo (Muscatine, 1974). Последующие работы показали, что в живых клетках полипов описанный выше путь транслокации ассимилятов в виде глицерина, глюкозы и аминокислот имеет подчиненное значение, а главным механизмом является транслокация зооксантеллами микроскопических капелек жира из своих клеток в клетки хозяина (Crossland et al., 1980; Patton, Burris, 1983). Присутствие таких капелек в зооксантеллах было замечено уже давно (Yonge, Nicholls, 1931). Капельки жира присутствуют в качестве включений в клетках многих свободно живущих динофлагеллят. С другой стороны, было показано, что радиоуглеродная метка карбоната, усвоенная зооксантеллами, через некоторое время обнаруживается в значительном количестве в липоидной фракции клеток полипа-хозяина (Schmitz, Kremer, 1977). Вначале считали, что эти липиды синтезируются в клетках хозяина из поставляемых зооксантеллами путем трапелокации глицерина и жирных кислот (Muscatine et al., 1972). Однако позже стало ясно, что

объектом транслокации in vivo являются сами липиды как таковые, которые в виде мелких капелек переносятся из клеток зооксантелл в клетки хозяина с помощью механизма, сходного с обратным пиноцитозом (Crossland et al., 1980; Patton, Burris, 1983). Процесс выделения зооксантеллами капелек жира из своих клеток удалось наблюдать прямо под микроскопом. Часть зооксантелл, изолированных из тканей коралла и выдерживавшихся при сильном освещении, имела на своей поверхности выступающие в виде бугорков капельки жира диаметром 1–5 мкм. Капелька жира отделяется от клетки, оттягивая наружную мембрану зооксантеллы. Отделившись, она оказывается как бы упакованная в мембране зооксантеллы в виде своеобразного пузырька (см. рис. 12.8). Такие инкапсулированные капельки жира могут, по-видимому, циркулировать по соединительным каналам между полипами, так же как они циркулируют в тканях актиний Condylactis gigantea, сходной по многим физиологическим показателям с герматипными кораллами (Kellogg, Patton, 1983). Они же формируют и липидную фракцию слизи, выделяемой полипами склерактиниевых кораллов.

Содержание жира в зооксантеллах, по визуальным определениям, близко к 70%. Жир является главным энергетическим материалом полипов кораллов. Он служит им также и основным запасным веществом и накапливается в них при благоприятных условиях питания (Szamant-Froelich, Pilson, 1980). В тканях герматипных кораллов, таких, как Pocillopora, содержится более 30% жира от сухого их веса. При этом только около 25% липоидного материала представлено структурными липоидами; фосфолипидами, галактолипидами. Остальные 75% липидов (жиров, восков), найденные в тканях коралла, были запасными (Patton et al., 1977). При этом, как показали последние авторы, липогенез идет преимущественно в клетках зооксантелл. Действительно, потребление меченого ацетата с последующим появлением метки в липидной фракции оказалось светозависимым. Однако произведенные в зооксантеллах липиды в них не накапливаются, а переходят в клетки полипа, где они формируют жировой запас коралла. Часть этих липидов клетки полипа используют для синтеза восков и воскоподобных соединений, несущих в кораллах не только функцию запасного вещества, но и защитную и структурную функции. В составе запасных липидов кораллов в среднем около половины составляют воскоподобные соединения. Другая их половина представлена триглицеридами. Наряду с липидами зооксантеллы явно транслоцируют и органические соединения азота: аминокислоты и, возможно, пептиды (Lewis, Smith, 1971; Muscatine et al., 1972; Trench, 1974; Burris, 1983; Wafar, 1985). При этом транслокация продуцируемых зооксантеллами органических соединений азота достигает 80%. Продукты фотосинтеза зооксантелл, транслоцированные в полипы, затем могут переноситься из них дальше по колонии в точки наиболее интенсивного роста и кальцификации (Pearse, Muscatine, 1971).

Величину транслокации выражают обычно в процентах от чистой или валовой продукции зооксантелл. Ее пытались измерить разными способами (Muscatine et al., 1984). В числе этих способов измерение в кратковременных опытах продолжительностью 1–2 ч распределения усвоенной за это время метки C^{14} между их клетками и веществом самого полипа в опытах с целыми колониями коралла или ее распределение между зооксантеллами и водой, в которой они экспонировались в опытах со взвесью изолированных зооксантелл (Muscatine et al., 1972; Титлянов и др., 1988). Радиоуглеродный метод использовали для измерения транслокации и в более длительных суточных опытах с целыми колониями кораллов, учитывая при этом потерю метки в процессе дыхания. Величины транслокации, полученные с помощью перечисленных методов, варьировали в пределах от 30 до 60%. Метод in vitro давал, как правило, более высокие величины, чем метод in vivo (Muscatine et al., 1984). Так, в опытах последних авторов средняя величина транслокации у зооксантелл коралла Stylophora pistillata, определенная in vitro, была 55% и определенная in vivo – 38%. В длительном суточном опыте она была наибольшей – 62%. Пример такого определения приводится в табл. 12.6.

Таблица 12.6

Суточная экскреция ассимилятов клетками зооксантелл in vitro (T) и рассчитанная доля их участия в дыхании полипов (CZAR) колоний коралла Pocillopora damicornis, взятых из мест обитания с разным уровнем освещенности
(данные: Титлянов и др., 1985а)

Условия обитания			T, %	CZAR, %
Место обитания	Глубина, м	Освещенность ФАРп, %		
Мелководье	1–2	90–80	70	56
Склон	18–20	30–20	74	71
Каньон	1,5–5	10–7	74	30

Оценивая адекватность величины транслокации, полученных радиоуглеродным методом, нетрудно видеть, что они должны быть заниженными, поскольку не только в кратковременном, но даже в суточном опыте транслокация идет в значительной степени за счет немеченых продуктов фотосинтеза, накопленных зооксантеллами до начала опыта (Kellog, Patton, 1983).

В связи с этим Мускатин и др. (1984, 1985) попытались определить величину транслокации (Q) без применения радиоуглеродной метки путем оценки расхода валовой продукции фотосинтеза зооксантелл (P) на их рост (G) и дыхание (M): $Q = P-(M + G)$. Величину G определяли, измерив скорость размножения зооксантелл путем подсчета относительного числа клеток, находящихся в стадии деления (двойных клеток). Дыхание зооксантелл вычисляли исходя из их биомассы и удельных трат водорослей на обмен. Величина суточного прироста зооксантелл, согласно этим измерениям, оказалась очень низкой – около 0,10 0,13 в сутки (время одной генерации 50–70 дней). Дыхание зооксантелл составляло всего 5–7% от их суточной автотрофной продукции. Вычисленная на основе этих определений величина транслокации составила около 99% от чистой и около 93% от валовой продукции фотосинтеза зооксантелл. Обратное движение метаболитов из клеток хозяина в клетки симбионта включает прежде всего потребление зооксантеллами биогенных элементов – солевых и некоторых органических форм азота и фосфора. Имеются также доказательства в пользу того, что зооксантеллы могут усваивать из клеток хозяина сложные органические молекулы типа нуклеотидов или полипептидов (обратная транслокация: Thorington, Margulis, 1981).

12.4. ЧЕРТЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ФИЗИОЛОГИИ ФОТОСИНТЕЗА КОРАЛЛОВ

12.4.1. СУТОЧНЫЙ ХОД ФОТОСИНТЕЗА

Суточный ход фотосинтеза кораллов характеризуется, как правило, одновершинной кривой с максимумом в середине дня (Porter, 1980; Porter et al., 1984; Сорокин, 1984) (рис. 12.9–12.12). У ветвистых кораллов, обитающих в верхних хорошо освещенных участках рифа, при максимальной интенсивности света в середине дня зооксантеллы здесь могут испытывать световое угнетение. Однако, поскольку на нижних и боковых затененных участках ветвей освещенность может быть ниже оптимума даже в середине дня, фотосинтез колонии таких кораллов в целом, как правило, не проявляет признаков светового угнетения даже при наружной освещенности 300–350 Вт/м^2, хотя кривые зависимости интенсивности их фотосинтеза от уровня ФАРп выходят на плато при освещенности в 2–3 раза ниже (Chalker, Taylor, 1978). В то же время у слабоветвистых кораллов (Porites) или у пластинчатых кораллов (Merulina), у которых колония освещается более равномерно, кривые суточного хода фотосинтеза могут

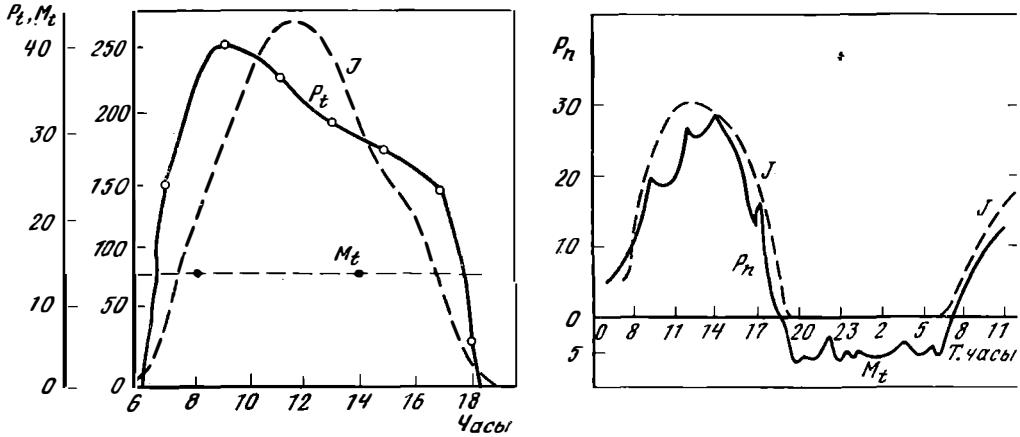


Рис. 12.9. Суточный ход валового фотосинтеза и дыхания (P_t, M_t, мкг O_2/г в час) по средним д ным для 5 массовых видов кораллов с атолла Херон

J – изменение освещенности в течение суток, (Вт/м^2)

Рис. 12.10. Суточный ход чистого (P_n) фотосинтеза и дыхания (M_t), мкл O_2/г в часу кора Acropora cervicornis по результатам измерений в проточной камере (Porter, 1980)

J – освещенность, м Е/(м^2 · мин), *T* – время суток

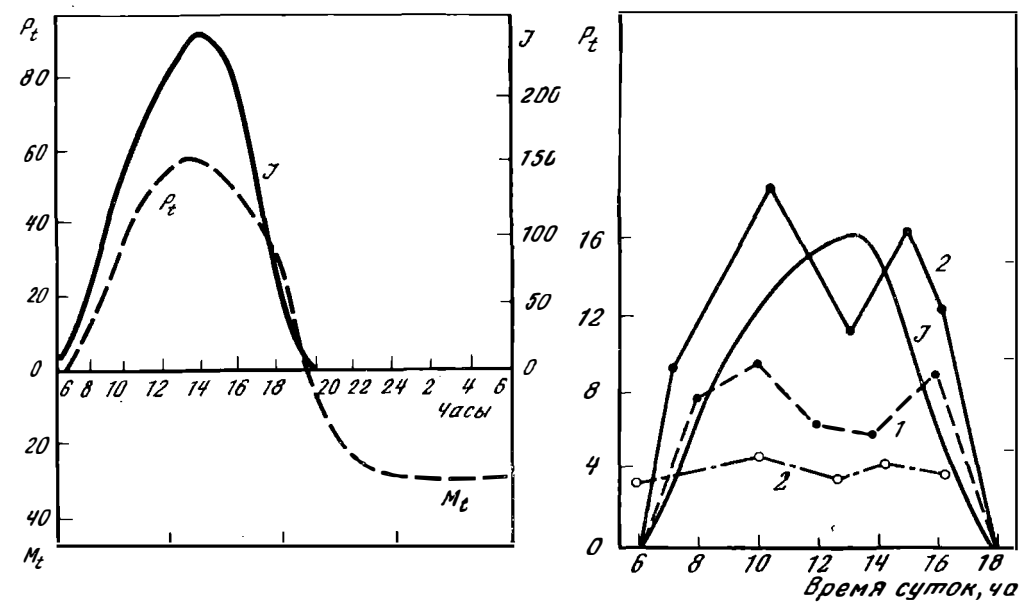


Рис. 12.11. Суточный ход валового фотосинтеза и дыхания (P_t, M_t, мкл O_2/г в час) у коралла P lopora damicornis (Чабарджи, 1985)

J – освещенность, Вт/м^2

Рис. 12.12. Суточный ход фотосинтеза (P_t, мкг $O_2/10^6$ клеток зооксантелл в час) у ветвис коралла Pocillopora (*1*), у слабо ветвящегося коралла Porites nigrescens (*2*) и у пластинчатого ко ла Merulina laxa (*3*) (Титлянов и др., 1985)

J – освещенность, Вт/м^2

Таблица 12.7

Коэффициенты K для расчета суточной продукции фотосинтеза кораллов по его часовой скорости, измеренной в кратковременных опытах в разное время светового дня

Период светового дня, ч	K	Период светового дня, ч	K	Период светового дня, ч	K
8–9	11,8	11–12	9,7	14–15	11,8
9–10	10,8	12–13	10,2	15–16	12,8
10–11	9,1	13–14	11,1	16–17	14,0

иметь двувершинную форму с депрессией в середине дня, отражающей угнетение фотосинтеза избыточной освещенностью (см. рис. 12.12).

В связи с адаптацией кораллов к пониженной освещенности (см. 12.4.2) кривые суточного хода их фотосинтеза, равно как и абсолютные его величины в середине дня, мало отличаются в диапазоне освещенности 100–20% ФАРп. При этом чем ниже уровень освещенности, тем более кривая суточного хода фотосинтеза коралла in situ повторяет суточный ход изменения ФАРп (см. рис. 12.9, 12.10). Согласно Титлянову и др. (1985а), в течение суток происходят изменения функциональных характеристик самого фотосинтетического аппарата зооксантелл. Содержание хлорофилла в них возрастает в утренние и вечерние часы и снижается в середине дня. Потенциальный фотосинтез, измеряемый при стандартном освещении, также имеет максимумы в течение суточного цикла в утренние и вечерние часы (Chalker, Taylor, 1978).

Как уже отмечалось выше, с помощью кривых суточного хода фотосинтеза можно вычислить суточную продукцию фотосинетза кораллов, а также коэффициенты соотношения между часовой и суточной его продукцией (K) для разных периодов светового дня. На рис. 12.9 представлена усредненная кривая суточного хода фотосинтеза нескольких массовых видов кораллов, обитающих в мелководных биотопах у о-ва Херон. В табл. 12.7 приводятся величины коэффициентов K, вычисленные на основании этой кривой. Эти коэффициенты были использованы для расчета суточной продукции фотосинтеза на основании результатов ее часовых величин (см. 13.1.1).

Животные, заселяющие верхние мелководные биотопы рифа, испытывают сильное ингибирующее воздействие ультрафиолета (Coles, Jokiel, 1978; Jokiel, 1980), который особенно интенсивен в тропической зоне, где ослаблен задерживающий его озоновый слой. Кораллы в этом отношении не являются исключением. Однако они вырабатывают защитные пигменты с максимумом поглощения около 320 нм, которые предохраняют их от воздействия ультрафиолета, а их хлорофилл – от фотоокисления. Их наличие в определенной степени объясняет отсутствие фотоингибирования фотосинтеза у большинства кораллов в середине светового дня, а также отсутствие угнетения фотосинтеза избыточной освещенностью на световых кривых фотосинтеза кораллов.

12.4.2. ЗАВИСИМОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА КОРАЛЛОВ ОТ ИНТЕНСИВНОСТИ СВЕТОВОГО ПОТОКА

Зависимость интенсивности фотосинетза кораллов от условий освещенности описывается световыми кривыми, которые для большинства кораллов, обитающих в хорошо освещенных зонах рифа, практически однотипны. Эти кривые достаточно хорошо характеризуют потенциальные возможности их фотосинеттического аппарата (Halldall, 1968; Barnes, Taylor, 1973; Scott, Jitts, 1977; Falkovsky, Dubinsky, 1981; Титлянов и др., 1985; Чабарджи, 1985). В пределах энергии ФАРп до 60–120 Вт/м^2 или 1,5–2,5 Е/м^2 в час фотосинтез коралла возрастает пропорционально росту интенсивности светового потока (рис. 12.13, 12.14). После достижения порога светового насыщения, уровень которого зависит от степени световой адаптации колонии, кривая выходит

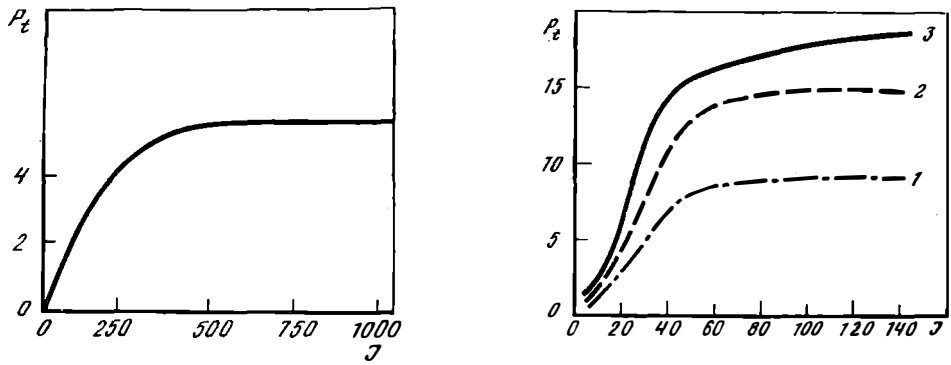


Рис. 12.13. Световая кривая коралла Acropora cervicornis; P_t – фотосинтез (отн. ед.) (Chalker, Taylor, 1978)

J – освещенность, мк Е/(м^2 · с)

Рис. 12.14. Световые кривые фотосинтеза, измеренные для колоний, выросших при разной освещенности (Титлянов и др., 1988)

1 – колония росла на освещенном участке флета при ФАРп 99–80%; *2* – на приглубом участке внешнего склона при ФАРп 30–20%; *3* – в гроте при ФАРп 7–10%; остальные обозначения – см. рис. 12.9

на плато и идет параллельно оси абцисс вплоть до максимальной интенсивности света, соответствующей интенсивности ФАРп в тропической зоне (300–350 Вт/м^2), не проявляя признаков светового угнетения. Таким образом, интенсивность насыщающего светового потока для фотосинтеза кораллов составляет 10–30% ФАРп. Поэтому в пределах освещенности 90–20% ФАРп (а у некоторых кораллов до 10% ФАРп) интенсивность фотосинетза кораллов практически не зависит от освещенности (Титлянов, 1985б). При этом у них удерживается стабильно высокий уровень фотосинтеза, причем соотношение суточных величин фотосинтеза и дыхания (P_t/M_t) бывает выше 1. Таким образом, кораллы имеют достаточный уровень фотосинтеза лишь до средних глубин их обитания, т.е. до глубин 20–30 м в прозрачных водах шельфа. При освещенности ниже 20–10% ФАРп интенсивность фотосинтеза у большинства кораллов резко снижается (Drew, 1973).

Исследования световой адаптации кораллов, обитающих в зонах рифа с разным уровнем освещенности, выявили существенные различия их световых кривых (Титлянов и др., 1985а; Чабарджи, 1985). Эти кривые заметно отличны у колоний одного и того же вида, взятых из нормально освещенных зон рифа и из зон с пониженной освещенностью: на нижних горизонтах склонов в гротах или расщелинах (см. рис. 12.14). Световые кривые колоний, адаптированных к недостатку света, имеют более крутой угол наклона в областях пониженной освещенности. Световое насыщение и выход кривой на плато достигаются у них при меньшей интенсивности света на 20–30 Вт/м^2, что соответствует 50–70 Вт/м^2 вместо 80–120. Интенсивность фотосинтеза в диапазоне насыщающей освещенности у колоний, адаптированных к слабому свету, в 1,5–3 раза выше, а нижний световой порог чистого фотосинтеза (компенсационная точка P_n) вдвое ниже, чем у колоний, взятых из освещенной зоны рифа. Сам по себе угол наклона световой кривой при измерении фотосинтеза в расчете на вес или на площадь поверхности колонии может служить показателем степени их световой адаптации (Лелеткин и др., 1985). Этот угол растет у колоний кораллов, взятых из зон затенения, до значений освещенности в местах их обитания 7–2% ФАРп. Тем не менее, если построить световые кривые исходя из значений фотосинтеза, вычисленных в расчете на единицу содержания в колониях хлорофилла "а", угол наклона таких световых кривых у адаптированных к слабому свету кораллов оказывается не только не выше, а часто даже ниже, чем у неадаптированных ввиду того, что у адаптированных колоний содержание хлорофилла в расчете на единицу их площади или веса оказывается намного выше,

чем у колоний, растущих на хорошо освещенных участках дна. Однако в целом, как уже отмечалось выше, адаптированные к слабому свету колонии в расчете на площадь их поверхности более эффективно используют энергию падающей на нее радиации.

Таким образом, по мере снижения освещенности в месте обитания кораллов увеличиваются потенциальные возможности их фотосинтетического аппарата, что проявляется в повышении уровня валового и чистого фотосинтеза в расчете на единицу площади поверхности колонии, измеряемого при постоянной умеренной освещенности (Zvalinsky et al., 1980; Titlyanov, 1981; Falkovsky, Dubinsky, 1981). Рост потенциального фотосинтеза у адаптированных колоний непосредственно не связан с увеличением концентрации фотосинтетических единиц в тилакоидах хлоропластов их зооксантелл, как у некоторых водорослей (Лелеткин и др., 1980), а обеспечивается главным образом ростом численности зооксантелл и увеличением размера их фотосинтетических единиц.

Как уже отмечалось выше (см. 11.5.6), герматипные кораллы населяют очень широкий диапазон глубин (0–145 м) с диапазоном освещенности около 4 порядков (от 300 до 0,1 Вт/м^2) и с очень широким диапазоном спектрального состава: от дневного и поверхности до сине-зеленого на большой глубине (Schuhmacher, Fricke, 1984). Исследования показали наличие у кораллов системы адаптации к изменениям освещенности и спектрального состава света. Среди них – изменение числа полипов и биомассы зооксантелл, а также рост содержания хлорофилла в клетках (Titlyanov et al., 1980; Dustan, 1982; Mc Closkey, Muscatine, 1984; Dubinsky et al., 1984; Falkovsky et al., 1984; Porter et al., 1984), снижение интенсивности дыхания (Davies, 1977), изменение морфологии колоний (Титлянов, 1987) и появление специальных органов и структур, повышающих возможность использования колониями слабого света (Vereshi, Fricke, 1986). Нижний предел освещенности, при котором могут обитать герматипные склерактинии, варьирует для разных видов кораллов в зваисимости от их способности к световой адаптации от 10% ФАРп (15–25 Вт/м^2 у акропор) до 3–1% ФАРп у поциллопор, стилофор и турбинарий (Falkovsky, Dubinsky, 1981; Falkovsky et al., 1984; Лелеткин и др., 1985; Титлянов и др., 1985). При этом у таких кораллов с выраженной способностью к световой адаптации даже при сильном затенении (7–2% ФАРп, или 15–5 Вт/м^2) валовая продукция снижается всего на 40–50%, тогда как у макрофитов и фитопланктона при таком затенении она снижается в 5–10 раз. Отношение валового фотосинтеза к дыханию в суточном цикле ($P_t : M_t$) остается выше 1 до уровня освещенности 20–10% ФАРп. Валовой фотосинтез таких кораллов при освещенности 10% ФАРп всего в 1,1–1,4 ниже такового в условиях оптимального светового потока (Taylor, 1973; Jaubert, 1977). При этом кораллы, которые обитают в затененных участках мелководий (в нишах, в гротах), способны выживать при освещенности в 2–3 раза меньшей (1,5–3% ФАРп), чем кораллы тех же видов, которые заселяют открытые участки глубинных зон рифа, где недостаток света вызван его поглощением в толще воды. На глубинных участках внешнего склона рифа кораллы Pocillopora damicornis и P. verrucosa выживают только при освещенности 7–10% ФАРп (Титлянов и др., 1985б). Выживание кораллов при меньшей освещенности в первом случае связано, несомненно, с попаданием в ниши и гроты дополнительных порций света отраженного от солнечных бликов.

Существенно также, что свойствами адаптированности к пониженной освещенности, как оказалось, обладают затененные участки колоний ветвистых кораллов, обитающих в освещенной зоне рифа (Титлянов и др., 1985б). Измеренная с помощью специального микрозонда освещенность разных участков ветвей 1, 2 и 3-го порядков у колоний коралла Pocillopora, растущих на освещенном мелководье, варьировала в пределах 100–50% ФАРп на верхних поверхностях ветвей 3-го порядка до 9–4% ФАРп на нижних участках ветвей 1-го порядка (рис. 12.15). Ветви первого порядка, которые находятся в значительном затенении даже при наружном освещении 150–200 Вт/м^2, проявляют в опытах все признаки световой адаптации, свойственные колониям, постоянно обитающим в условиях затенения. Их световые кривые имеют большой угол наклона. Они характеризуются вдвое большим потенциальным фотосинтезом при насыщающей освещенности (рис. 12.16) и почти вдвое меньшей интенсивностью дыхания (Титлянов

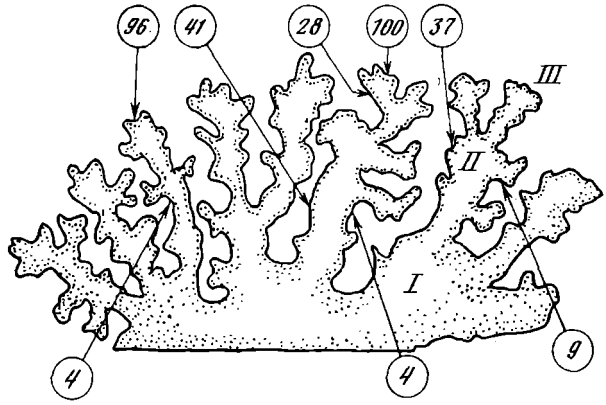


Рис. 12.15. Освещенность (в Вт/м^2) отдельных участков колонии коралла Pocillopora (Титлянов и др., 1985б)

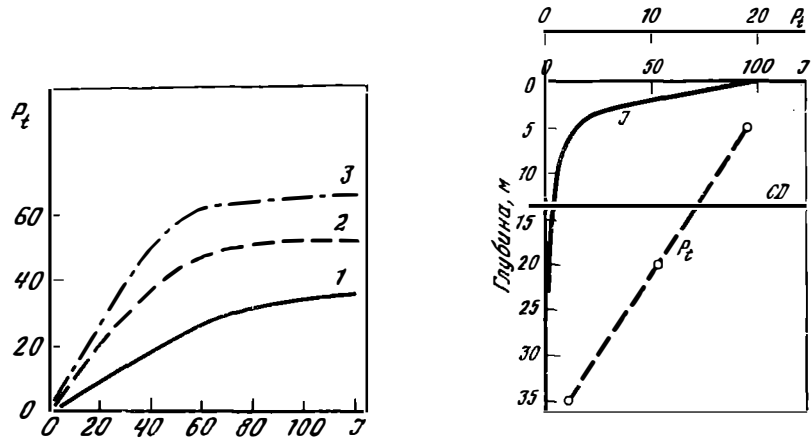


Рис. 12.16. Световые кривые фотосинтеза, измеренные для ветвей одной и той же колонии коралла Pocillopora (Титлянов и др., 1985)

1 – ветви 3-го порядка в затененном участке нижней части колонии, *2* – средне затененные ветви 2-го порядка, *3* – хорошо освещенные ветви 1 порядка из верхней части колонии; остальные обозначения см. рис. 12.9

Рис. 12.17. Снижение валового фотосинтеза (P_t, мкг С/г в час) коралла Acropora sp. с глубиной по результатам измерений in situ (по: Drew, 1973)

J – освещенность в толще воды (отн. ед.), *CD* – глубина компенсационной точки ($P_n = 0$)

и др., 1985б). Вследствие такой световой адаптации полипов затененных участков колоний коралла Pocillopora, обитающих на освещенном мелководье, интенсивность их фотосинтеза, измеренная с помощью C^{14}, была в среднем всего в 1,2 раза ниже, чем у полипов с хорошо освещенных верхних ветвей 3-го порядка. У кораллов, которые обитают на слабо освещенных участках, эта разница составляет около 3 раз. В то же время благодаря адаптивным изменениям формы колоний по мере убывания освещенности в местах обитания происходит снижение степени их самозатенения. В результате этого при одинаковой освещенности самозатенение выше у колоний из освещенных биотопов рифа (Титлянов, 1987).

В целом наибольшая валовая продукция фотосинтеза in situ в расчете на площадь поверхности колоний или на их вес отмечается у кораллов, обитающих при умеренной освещенности 20–40% ФАРп. Кривая изменения интенсивности фотосинтеза коралла с глубиной, по данным измерений in situ, представлена на рис. 12.17. Как видно из

графика, отношение $P_t : M_t$ у подопытного коралла Acropora sp. было выше 1 до глубины 14 м, на которой находилась компенсационная точка, где валовой фотосинтез был равен дыханию. Освещенность же на этой глубине составляла около 1–2% ФАРп. С применением C^{14} было показано, что у колоний этого коралла, живущих в глубинной зоне внешнего склона рифа при малой интенсивности света, фотосинтез обнаруживается до глубины 35 м, где освещенность составляет доли процента от наружной (Drew, 1973). В прозрачных же водах Красного моря компенсационная точка фотосинтеза кораллов находилась на глубинах 80–100 м (Fricke, Schuhmacher, 1983).

Как мы видели выше, многие виды кораллов способны заселять биотопы рифа в широком диапазоне освещенности при различии ее крайних значений на 2–3 порядка. Такое их свойство выявляет наличие у них компенсаторной адаптации к недостатку света, которая выражается в адекватных структурно-функциональных изменениях их колоний, полипов и зооксантелл (Dustan, 1979; Zvalinsky et al., 1980; Titlyanov, 1981). Эти изменения направлены на оптимизацию использования кораллом доступной в данном биотопе световой энергии. У разных видов склерактиний такая компенсаторная адаптация выражена в разной степени, что в конечном итоге влияет на их распределение в биотопах рифа с разным уровнем освещенности.

Адаптация кораллов к пониженной освещенности идет по многим направлениям и осуществляется разными механизмами в зависимости от степени дефицита света в местах обитания. При этом в диапазоне ФАРп до 30–10% (освещенность 60–20 Вт/м^2) основной механизм адаптации связан с увеличением содержания хлорофилла на единицу площади поверхности колонии. При снижении освещенности в местах обитания ниже 20–10% ФАРп механизм световой адаптации кораллов меняется. Он идет не за счет увеличения коцентрации хлорофилла, а главным образом за счет изменения морфологии колоний в направлении повышения удельной численности полипов на ее поверхности и оптимизации перехвата светового потока (Foster, 1979; Jaunert, 1981a; Титлянов, 1987; Лелеткин и др., 1985; Титлянов и др., 1985б).

Основная адаптивная реакция кораллов, обитающих при пониженной освещенности до указанного выше предела 20–10% ФАРп, состоит в повышении в 1,5–3 раза, а иногда и до 7 раз содержания хлорофилла в расчете на площадь поверхности или на вес колонии (Kawaguti, Nakayama, 1973; Falkovsky, Dubinsky, 1981; Titlyanov, 1981; Jaubert, 1981; Dustan, 1982). Такое увеличение плотности фотосинтезирующих пигментов достигается у адаптированных колоний несколькими путями. Прежде всего у адаптированных кораллов возрастает сама численность зооксантелл при общем росте количества живой ткани на единицу поверхности коралла (табл. 12.8) и увеличиваются их средние размеры (Titlyanov et al., 1980). Далее, возрастает концентрация хлорофилла в самих зооксантеллах (Звалинский и др., 1978; Falkovsky, Dubinsky, 1981; Falkovsky et al., 1984; Лелеткин и др., 1985). Рост концентрации хлорофилла в зооксантеллах адаптированных кораллов происходит при этом за счет возрастания плотности упаковки ламелл в их хлоропластах (Машанский и др., 1979; Dubinsky et al., 1984), а также за счет увеличения размеров фотосинтетических единиц (Лелеткин и др., 1980; Титлянов и др., 1981; Falkovsky, Dubinsky, 1981). Способность "теневых" колоний использовать слабый свет связана также с участием в процессе его поглощения дополнительных пигментов типа перидинина, диноксантина и каротина, концентрация которых заметно возрастает в клетках зооксантелл, адаптированных к недостатку света кораллов (Titlyanov et al., 1980; Лелеткин и др., 1988).

За счет увеличения размеров фотосинтетических единиц и более плотной упаковки ламелл зооксантеллы адаптированных колоний кораллов более эффективно используют поглощенную световую энергию, поскольку в этих условиях облегчается транспорт ее к реакционным центрам и возрастает сбалансированность фотосистем (Zvalinsky et al., 1980; Лелеткин и др., 1980). Эффективность использования солнечной радиации кораллами вообще очень высока. Неадаптированные ветвистые кораллы поглощают до 50% энергии падающей радиации. Кораллы же, адаптированные к недостатку света, могут поглощать до 80% падающей радиации с квантовым выходом

Таблица 12.8

Изменение структурно-функциональных характеристик кораллов и их зооксантелл у колоний, взятых из разных мест обитания
(данные: Лелеткин и др., 1985)

Вид коралла	Место обитания		s/w (отношение поверхности колонии к ее объему)	Содержание хлорофилла ($a + c$)		Биомасса зооксантелл, мг/см^2	Число зооксантелл, 10^6/см^2
	глубина, м	освещенность, % ФАРп		мкг/см^2	мкг/10^6 клеток зооксантелл		
Stylophora pistillata	1–2	90–80	2,0	4,7	4,8	0,16	0,97
	12–13	30–20	2,1	13,5	6,0	0,26	2,3
	Грот, 1,4–5	10–7	3,2	10,9	5,7	0,20	1,9
Pocillopora damicornis	1,5–3	70–30	1,2	6,4	9,8	0,09	0,7
	Грот, 2м	15–10	1,9	11,5	13,5	0,11	0,9
	Грот, 2м	4–2	1,5	13,5	12,0	0,14	1,1
Acropora diversa	1–2	90–80	4,3	6,0	9,8	0,31	0,6
	Затененный каньон, 1,5–5 м	30–10	4,8	8,0	11,5	0,36	0,7

фотосинтеза до 16% вместо 1–2% у неадаптированных колоний, что само собой говорит о совершенстве фотосинтетического аппарата их зооксантелл (Falkovsky et al., 1984). Существенно также, что кораллы, адаптированные к недостатку света, характеризуются и более высокой эффективностью использования сильного света выше порога насыщения (Titlyanov, 1981; McCloskey, Muscatine, 1984). Это видно из сравнения световых кривых адаптированных и неадаптированных колоний (см. рис. 12.14). В связи с этим у кораллов, живущих в верхних зонах рифа в условиях затенения (в гротах, в нишах) и адаптированных к недостатку света, возрастает эффективность использования проблесков сильного света, попадающего туда от бликов. Таким образом, у колоний кораллов, заселяющих слабо освещенные биотопы рифа, в результате адаптивных изменений появляется возможность с большей эффективностью использовать как слабый, так и насыщающий и сильный свет.

Другой адаптивный механизм, обусловленный жизнью кораллов при недостатке света, связан со снижением у "теневых" колоний интенсивности дыхания в 1,5–3 раза в расчете на массу живых тканей (Davis, 1977, 1980; Титлянов и др., 1985б) и на единицу площади их поверхности (табл. 12.9). Такое снижение позволяет адаптивным формам эффективно расходовать энергетические ресурсы и способствует тому, что величина P/M у кораллов превышает единицу даже при очень слабой освещенности в местах обитания 10–5 ФАРп (см. табл. 12.9, рис. 12.17).

Как показали опыты с переносом колоний кораллов из освещенных биотопов в затененные, период адаптации их к недостатку света длится около 2–3 недель (Davis, 1980; Gattuso, 1985). Реакция кораллов на недостаток света выражается также в адаптивных изменениях строения их колоний и в появлении у некоторых из видов специальных структурных приспособлений, которые оптимизируют использование ими слабого света (Barnes, 1973; Graus, Macintyre, 1976; Foster, 1979; Jaubert, 1981a; Lasker, 1981; Fricke, Schuhmacher, 1983; Титлянов, 1987; Титлянов и др., 1985; см. 11.5.5).

У коралла Plerogyra sinuosa, который живет в очень широком диапазоне освещенности, имеются специальные органы, обеспечивающие этому кораллу возможность адаптироваться к разной интенсивности света (Fricke, Vareshi, 1982). На поверхности

Таблица 12.9

Фотосинтез и дыхание кораллов, обитающих в разных световых условиях, по результатам измерений скляночным методом in situ
(данные: Титлянов и др., 1985)

Световые условия в месте обитания; ФАРп, %	Валовой мкг С/см² в час (максимально за день)	Фотосинтез мкг С/см² в сутки	Дыхание		P_t/M_t	P_t/B_z
			мкг С/см² в час (макс. за день)	мкг С/см² в сутки		
Свет, 50–30	42,5	350	20,7	390	0,9	1,6
Тень, склон 15–10	36,2	260	14,3	210	1,2	0,9
Сильная тень, грот 7–2	42,7	200	15,6	180	1,1	0,6

его крупных полипов имеются фотосинтетические органы типа пузырьков, которые могут меняться в размерах. Ткань этих пузырьков набита зооксантеллами. В случае нужды при низкой освещенности за счет раздувания пузырьков поверхность фотосинтезирующих органов полипов этого коралла может увеличиваться в 5–6 раз. Меняя размеры пузырьков, коралл может менять фотосинтезирующую поверхность адекватной освещенности. Похожие органы фотосинтеза имеют также некоторые симбионтные актинии (Pearse, 1974).

12.5. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ БИОХИМИЯ КОРАЛЛОВ

Большинство сидячих беспозвоночных располагает целым спектром средств нападения при конкуренции за субстрат и средств защиты от выедания и обрастания. Среди них важное место занимает использование биологически активных ядовитых или трудно перевариваемых химических соединений. Кораллы в этом отношении не составляют исключения. Однако разные их группы, применяя различную стратегию защиты и нападения, в разной мере используют химические средства для этой цели. В наибольшей степени химические средства применяют октокораллы и зоантарии. Их изучение было начато еще в 60-х годах (Ciereszko et al., 1960; Ciereszko, 1962). Эти исследования выявили у ряда атлантических горгонарий богатый набор разнообразных биологически активных терпеноидных и липоидных соединений (Ciereszko, Karns, 1973). Среди них наибольший интерес представляло открытие простагландинов в горгонариях из рода Plexaura (Weinheimer, Spraggins, 1969). Таким образом, важная роль биохимического арсенала кораллов становится все более очевидной.

12.5.1. АНТИБИОТИКИ, ТОКСИНЫ И ПРОСТАГЛАНДИНЫ

Тесты на наличие антибактериальной активности горгонарий путем наложения кусочков их колоний на чашки, засеянные бактериями, выявили сильную их антибиотическую активность (Burkholder, 1973). Из колоний горгонарий Pseudoplexaura crassa, Eunicea mammosa были выделены антибиотики типа лактонов – соединений, один из вариантов которых входит в состав пенициллина (Ciereszko, 1962). Эти вещества (крассин и маммозин) оказались также сильными токсинами для рыб, совмещая, таким образом, антибиотическую функцию защиты колоний от бактериального обрастания и функцию защиты их от выедания. Антибиотическая функция этих соединений тем более важна для горгонарий и альционарий, которые не вырабатывают слизи, несущей функцию антибактериальной защиты у склерактиний. Вероятной антибиотической функцией могут обладать также многочисленные токсические терпеноидные соединения, вырабатываемые горгонариями (Ciereszko, 1962).

Кораллы отличаются необычайно высоким содержанием липоидов в составе своей биомассы. Оно составляет у них от 10 до 30% от сухого веса, причем значительная их доля представлена неомыляемыми липоидами, которые несут в основном структурные и защитные функции. В их числе высокомолекулярные спирты, стеролы, глицериновые эфиры, простагландины, а также воскоподобные соединения и углеводороды (Ciereszko et al., 1968). В наибольшей степени изучены стероидные липиды октокораллов (Bergmann, 1962). В их состав входят холестериновые стеролы, а также специфичный для горгонарий горгостерол, выделенный из горгонарий Gorgonia ventalina. Стеролы несут преимущественно структурные функции, входя в состав скелетных элементов стромы. Высокоподобные соединения и воска типа цетилпальмитата присутствуют в большом количестве в липоидных фракциях всех кораллов, включая октокораллы (Kind, Bergmann, 1942), зоантрии (Bergmann, 1962) и склерактинии (Benson, Lee, 1972; Ciereszko, Karns, 1973; Benson et al., 1978). Присутствие стеролов и восков в строме и ценосарке кораллов служит эффективным средством защиты их от выедания. Они неприятны на вкус и практически не перевариваются большинством беспозвоночных, за исключением звезд Acanthaster и некоторых рыб (Benson, Lee, 1972). Эти вещества, которые наряду с терпеноидами присутствуют также и в колониях мягких кораллов, несут функцию, аналогичную защитной функции лигнина у древесных растений.

При изучении липоидов горгонарий Plexaura homomalla в их составе неожиданно были обнаружены простагландины (Weinheimer, Spraggins, 1969; Bayer, Weinheimer, 1974). Эти ценные биологически активные вещества были ранее выделены из семенников овец. Они обладают сильным поливалентным действием на кровяное давление, мышечную и нервную систему, на рост теплокровных животных при внутримышечном введении в ничтожных концентрациях порядка микрограмм на килограмм веса (Pike, 1974). Простагландины находят применение в сельском хозяйстве и медицине[1]. Интересно, что 15% всех липоидов горгонарии Plexaura homomalla представлено простагландином. Содержание простагландина 15(S)–P.G.A2 в ней достигает 5–8% от сухого веса колонии (Schneider et al., 1977). Это почти в 10^7 раз выше, чем в тканях других животных, и почти на порядок выше, чем в овечьих семенниках, откуда, как мы уже говорили, впервые был выделен простагландин (Gerhardt, 1984). Открытие простагландинов в горгонариях сделало последних ценным медицинским сырьем, источником валюты для развивающихся стран.

Причина столь высокого содержания простагландина в тканях горгонарий была загадочна до тех пор, пока было обнаружено, что скармливание животным (даже млекопитающим) небольших доз простагландина вызывает у них рвоту и расстройство пищеварения с симптомами отравления. Опыты на рыбах дали тот же результат: введение рыбам через рот 0,1 мг простагландина вызвало у них рвоту. Рыбы избегали поедать кормовые пеллеты с добавленным туда простагландином (Gerhardt, 1985). Эти опыты достаточно четко доказали, что простагландины выполняют у горгонарий функции защиты от выедания.

Аналогичную функцию выполняют у октокораллов и разнообразные терпеноидные соединения, которые вырабатываются ими в большом количестве (Coll et al., 1977). Они содержатся в веществе колоний и выделяются ими в окружающую среду как средство подавления конкурентов-склерактиний (Sammarco et al., 1983; Coll, Sammarco, 1983). Ранее терпеноиды были широко известны как продукты метаболизма высших растений. Поэтому вначале полагали, что и у октокораллов они являются продуктом синтеза их зооксантеллами. Однако дальнейшие исследования показали, что терпеноидные соединения синтезируются самими полипами (Kokke et al., 1984; Coll et al., 1985). Экстракция сухих колоний горгонарий паром позволяет выделить из них маслянистую жидкость, в составе которой преобладают терпеноидные углево-

[1] О важном значении простагландинов в биомедицине говорит факт основания специального журнала "Prostaglandins".

дороды. В наибольшем количестве их содержат герматипные горгонарии: Plexaura, Pseudoplexaura, Plexaurella, Pseudopterogorgia, Gorgonia. Такие виды горгонарий, как Euniceea palmeri, E. succinea, Pseudoplexaura porosa, P. flagellosa, содержат лактоновые дитерпеноиды типа крассин-ацетата (Tursch et al., 1978). Все эти соединения токсичны и обладают дурным запахом (Ciereszko, Karns, 1973; Bakus, 1981; Coll et al., 1982). Их содержание в колониях мягких кораллов, как горгонарий, так и альционарий, оказалось необычно высоким – до 3–5% от сухого веса колоний (Coll et al, 1985). Именно наличие терпеноидных соединений делает экстракты из их колоний токсичными для морской фауны, и в частности для рыб. Опыты показали, что около 50% видов октокораллов, обитающих на рифах Б. барьера Австралии, токсичны для рыб. В наибольшей степени токсичность была выражена у таких массовых альционарий, как Lemnalia и Sarcophyton (Coll et al., 1982). Терпеноиды, вырабатываемые мягкими кораллами, обладают также антибиотическими и фунгицидными свойствами (Bowden, Coll, 1983). Добавка экстрактов колоний и препаратов терпеноидов, выделенных из мягких кораллов, в кормовые пеллеты отпугивала рыб.

Мягкие кораллы поедаются только считанными видами моллюсков: Cyphoma gibbosum, Ovula ovum и некоторыми голожаберными гастроподами. Поедая их, эти моллюски сами становятся токсичными и избегаются рыбами. Некоторые голожаберные моллюски, как, например, Phyllodesmia, аккумулируя токсин в специальных органах-выростах пищеварительного тракта, выбрасывают его при приближении хищника, отпугивая его. Голожаберные моллюски, которые питаются мягкими кораллами и приобретают ввиду этого токсичность, имеют яркую, поражающую воображение предупредительную окраску. Будучи токсичными, они не нуждаются и в наружной раковине как средстве защиты от выедания.

Наблюдения показали, что терпеноидные токсины постоянно выделяются мягкими кораллами во внешнюю среду и подавляют рост конкурирующих склерактиний. Вокруг их колоний создается концентрация токсинов до 1–5 мг/л, причем их концентрация 1–10 мг/л оказалась в опытах токсичной для кораллов Acropora и Porites. Подавление роста склерактиний соседствующими альционариями можно часто наблюдать в биотопах рифа (Bowden, Coll, 1983; Sammarco et al., 1983; Coll et al., 1985). В зоантариях Palythoa также были обнаружены токсины. Их назвали палитоксинами (Schener, 1969; Kimura et al., 1972). Не случайно поэтому на рифах практически невозможно наблюдать какие-либо признаки прямого выедания зоантарий рыбами, хотя многие из них, такие, как Zoanthus sociatus, не имеют защитных экзоскелетных структур. В зоантариях обнаружен в значительной концентрации серотонин, который представляет собой высокоактивное биологическое соединение, действующее на репродуктивную систему животных в очень малых дозах (Ciereszko, Karns, 1973).

Представленные материалы показывают, что мягкие кораллы и зоантарии содержат богатый набор биологически активных веществ и могут являться перспективным медицинским сырьем. Некоторые из них уже добываются. Таким образом, главным хищником, угрожающим этим маловыедаемым на рифе группам кораллов, в недалеком будущем может быть сам человек.

12.5.2. СОСТАВ И ФУНКЦИЯ СЛИЗИ У КОРАЛЛОВ

Герматипные склерактиниевые кораллы постоянно и в больших количествах секрктируют слизь (мукус). Ее экскреция может достигать 20–40% суточной фотосинтетической продукции их зооксантелл. Слизь выполняет три основные функции. Она используется кораллами в процессе седиментационного и хищного питания. С помощью слизи полипы склеивают и сбрасывают оседающую на них взвесь. Наконец, слизь и образуемые ею слизевые "чехлы" на поверхности колоний кораллов предохраняют их от обрастания микроорганизмами. Слизь образуют и зоантарии (Daumas, Thomassin, 1977). Меньше известно о выделении слизи октокораллами и о ее функ-

ции у них. В литературе высказывалось мнение, что октокораллы слизи вообще не секретируют (Lewis, 1982). Наши наблюдения показали, что некоторые альционарии, такие, как Sarcophyton, секретируют тонкие слизевые тяжи и пользуются ими для поимки зоопланктона (см. 13.2.4.2). Образование слизи отмечено у альционарий Briareum (Rubles et al., 1980).

Слизь выделяется кораллами в виде прозрачной жидкости (Hubbard, Pocock, 1972; Lewis, Price, 1975). На поверхности колонии, денатурируясь, слизь образует чехлы, которые покрывают их тонким слоем (Lewis, 1973; Ducklow, Mitchell, 1979). Эти чехлы быстро покрываются оседающими частицами взвеси и обрастают микрофлорой. Спустя некоторое время они сбрасываются кораллом, очищая таким образом его поверхность. Особенно активно слизевые чехлы образуются кораллами в условиях стресса, например при повреждении поверхности колонии или под влиянием загрязняющих веществ или взвеси, при осушке или распреснении (Bak, Elgershuizen, 1976; Daumas, Thomassin, 1977; Thompson et al., 1980; Coffroth, 1985). Слизевые чехлы предохраняют поврежденные зоны колоний от бактериального заражения и снижают потерю ими влаги и перегрев при осушке.

По оценкам Ричмана и др., суточная продукция слизи кораллами варьирует в пределах от 2 до 6 мг сухого органического вещества в расчете на 1 клонию объемом 2–5 дм^3 (Richman et al., 1975). Вычисленная ими средняя продукция слизи кораллами при 50% покрытии площади дна близка к 50 мг беззольного органического вещества на 1 м^2 в сутки. Согласно Иоханнесу, на флете атолла Эниветок с рифа в толщу воды за час поступает около 20 мг слизи кораллов в сухом весе на 1 м^2 (Johannes, 1967). Очень высокие величины отдачи слизи характерны для акропорид. Отдача слизи кораллом A. acuminata, по результатам опытов с радиоуглеродной меткой, оценивалась в 370 мкг С/мг белка в сутки при суммарной величине суточного фотосинтеза около 1 мг С/мг белка ткани коралла. Таким образом, за сутки этот коралл выделяет в виде слизи почти 40% своей фотосинтетической продукции (Crassland et al., 1980).

Содержание золы в слизи кораллов достаточно велико – около 50–70% от сухого веса (Daumas, Thomassin, 1977). Более половины зольного вещества представлено карбонатом кальция (Richman et al., 1975). Калорийность слизи оценивается 3–5 кал/мг сухого беззольного вещества (Coles, Strathman, 1973; Richman et al., 1975). В слизи ввиду значительного содержания белка отношение C/N достаточно высокое – 4–7 (Coles, Strathman, 1973). Основа вещества слизи, определяющая ее гидрофильные свойства, формируется углеводными азотсодержащими полимерами мукополисахаридами, основным элементом которых служат аминосахара (Goreau, 1956). Они составляют 30–50% органического вещества слизи. Вторым по значению органическим компонентом слизи являются липоиды: воска и жиры, представленные цетилпальмитатом и триглицеридами (Benson, Muscatine, 1974; Sumner et al., 1975; Crossland et al., 1980). Их содержание в органическом веществе слизи близко к 30–40%. Значительную долю вещества слизи (до 10%) составляют белки, полипептиды и аминокислоты (Daumas, Thomassin, 1977). Среди аминокислот в составе слизи преобладают дикарбоновые кислоты, глицин и аланин. Белки, пептиды и липиды, которые входят в состав слизи, образуют гликопротеиновые и гликолипидные полимеры, составляющие ее структурную основу. В составе этих полимеров главным является протеогликан, имеющий в своем составе сульфогруппы, которые связывают в виде мостиков отдельные нити полимерных молекул. Их число контролирует вязкость слизи и процесс ее денатурации при образовании из нее упоминавшихся выше слизевых чехлов (Richards et al., 1983).

Слизь является ценным источником пищи многих беспозвоночных и рыб рифа (Benson, Muscatine, 1974; Daumas, Thomassin, 1977). Ею прежде всего питаются животные, непосредственно связанные с колониями кораллов, представители инфауны и комменсалы: крабы и креветки (Patton, 1976; Castro, 1976; Bruce, 1976), многие рыбы (Benson, Muscatine, 1974), планарии и инфузории (собственные наблюдения).

ГЛАВА 13

ПИТАНИЕ КОРАЛЛОВ

Как мы уже видели выше, подавляющее большинство видов склерактиниевых кораллов и более половины видов октокораллов, населяющих рифы, имеют в своих тканях растительные эндосимбионты – одноклеточные водоросли зооксантеллы. Эндосимбиоз позволяет таким симбиотическим (или герматипным) кораллам использовать в качестве источника энергии солнечную радиацию за счет фотосинтеза своих растительных симбионтов. В то же время полипы кораллов способны к гетеротрофному питанию. Вопросы автотрофного и гетеротрофного питания кораллов и сравнительное значение этих двух источников энергии в их энергетическом балансе давно уже признаны ключевыми вопросами биологии и экологии коралловых рифов (Odum, Odum, 1955, 1956). Поэтому ниже мы их рассматриваем с надлежащей полнотой.

13.1. АВТОТРОФНОЕ ПИТАНИЕ КОРАЛЛОВ

Автотрофное питание кораллов осуществляется за счет транслокации в клетки полипов продуктов фотосинтеза, производимых их растительными эндосимбионтами–зооксантеллами. По разным оценкам, за счет этого источника питания герматипные кораллы покрывают в зависимости от световых условий своего обитания от 30 до 90% всех своих энергетических потребностей. Соотношение между продукцией фотосинтеза и тратами на обмен в суточном цикле у кораллов, заселяющих биотопы рифа с диапазоном освещенности от 100 до 10% ФАРп, в большинстве случаев превышает единицу. Ниже представлено описание методов и приводятся основные результаты измерений интенсивности фотосинтеза и дыхания у кораллов.

13.1.1. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Величины фотосинтетической продукции колоний герматипных кораллов выражают, как правило, в единицах валовой продукции фотосинтеза P_t или чистой продукции P_n, которая соответствует разности валовой продукции и дыхания всей колонии, включая ее животный компонент – ткани самих полипов (M_t): $P_n = P_t - M_t$. Соответственно валовая продукция P_t равна сумме чистой продукции и дыхания $P_t = P_n + M_t$. Для оценки интенсивности фотосинтеза самих зооксантелл вычисляют их суточную чистую продукцию: $P_{nz} : P_{nz} = P_t - M_z$, где M_z – дыхание зооксантелл (рис. 13.1, 13.2). Оценку значения автотрофного питания кораллов за счет зооксантелл в их энергетическом балансе или в компенсации их трат на обмен до недавнего времени производили на основе соотношения $P_t : M_t$. Это соотношение, измеряемое как отношение часовых или суточных величин валового фотосинтеза к суммарному дыханию колонии коралла, принимали в качестве основного показателя степени автотрофности данного вида коралла при определенных условиях освещенности (McCloskey et al., 1978). Позже стало ясно, что для такой оценки необходимо использовать лишь ту часть продукции зооксантелл, которая может быть реально транслоцирована ими в клетки полипа-хозяина в суточном цикле. Поэтому соотношение $P : M$ приобрело вид $P : M = P_{nz} \cdot T/M_a$, где T – процент чистой продукции зооксантелл (P_{nz}), транслоцированной ими в клетки полипа, и M_a – суточная величина дыхания животных тканей полипа: $M_t - M_z$, где M_z – дыхание зооксантелл. Приведенное выше соотношение, обозначае-

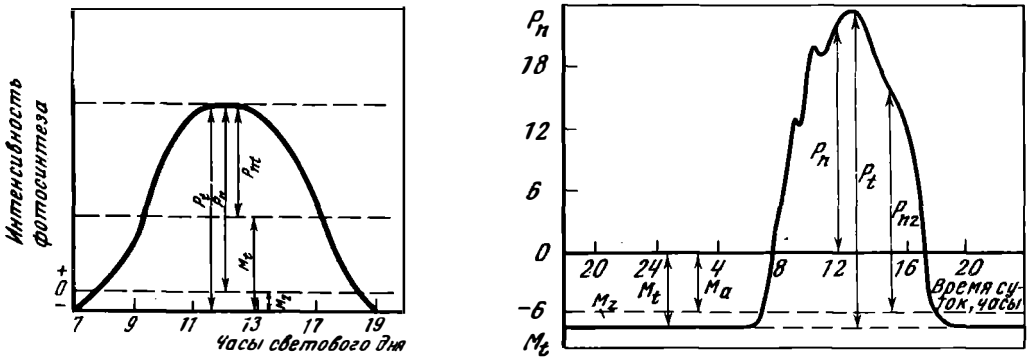


Рис. 13.1. Схема соотношения валовой (P_t) и чистой (P_n) продукции фотосинтеза коралла в течение светового дня; P_{nt} – видимый фотосинтез, M_z – дыхание зооксантелл, M_t – суммарное дыхание коралла

Рис. 13.2. Суточный ход фотосинтеза коралла Stylophora pistillata (в мкг С/г в час) (по: Muscatine et al., 1981)

P_{nz} – чистый фотосинтез зооксантелл, M_{at} – дыхание животной ткани полипа; остальные обозначения см. рис. 13.1

мое в некоторых работах как CZAR ("contribution of zooxanthellae to animal respiration"), соответствует доле участия продукции зооксантелл в компенсации суточных трат на обмен животных тканей полипа-хозяина.

Результаты непосредственных измерений интенсивности фотосинтеза и дыхания кораллов вычислялись разными авторами в расчете на разные интервалы времени (на час, на сутки). Они выражались в единицах кислорода (мг или мл) или углерода в расчете на 1 $см^2$, на 1 $м^2$ поверхности колонии (Davis, 1977; Lasker, 1977), на 1 $м^2$ ее проективной площади (Beyers, 1966), на 1 г ее сырого или сухого веса (Pillai, Nair, 1972; Derw, 1973; Falkovsky, Dubinsky, 1981; Сорокин, 1984б), на 1 мг хлорофилла "а", содержащегося в колонии (Wethey, Porter, 1976; Scott, Jitts, 1977; Croaaland, Barnes, 1977а; Титлянов и др., 1985а), в расчете на биомассу полипов (Сорокин, 1984б), в расчете на 1 мг общего органического углерода, содержащегося в колонии (Lewis, Post, 1982), и, наконец, в расчете на 1 млн клеток зооксантелл (Титлянов и др. 1985в). Нетрудно видеть, что такие данные, полученные разными авторами даже для одного и того же вида, трудно сопоставимы между собой. Это касается не только абсолютных величин фотосинтеза и дыхания, но и безразмерных величин отношения $P_t : M_t$, которые представлены у одних авторов в виде соотношения часовых величин, измеренных в кратковременных 1–6-часовых опытах в дневное время (Kawaguti, 1937; Kanwisher, Wainwright, 1967; Wells et al., 1973; Mc Closkey et al., 1978), а у других – как соотношение их суточных величин (Wethey, Porter, 1976; Mergner, Swoboda, 1977; Сорокин, 1984б; Титлянов и др., 1985в). Тем не менее, пользуясь обширностью имеющегося материала и производя ориентировочные перерасчеты оригинальных данных, можно с достаточной определенностью оценить среднюю интенсивность фотосинтеза и дыхания массовых видов герматипных склерактиний и многих октокораллов (Lewis, 1977в; 1981а; McCloskey et al., 1978; Muscatine, 1980а).

Фотосинтез изолированных зооксантелл и спектры действия их пигментной системы измеряют в их взвеси, помещенной в небольшую освещенную камеру, в которой с помощью электродов регистрируют изменения концентрации кислорода (Лелеткин и др., 1980). Фотосинтез и дыхание кораллов измеряют, помещая колонии или отдельные куски в замкнутые сосуды (метод "склянок") или в проточные камеры. Фотосинтез регистрируют по интенсивности выделения кислорода или по потреблению углекислоты путем измерения колебаний pH или с помощью радиоуглеродного метода, измеряя

потребление углерода меченой CO_2 кораллом из среды и включение его в состав вещества тканей коралла (Lewis, 1977в; 1981; Mc Closkey, 1978; Muscatine et al., 1981; Сорокин, 1984б; Sorokin, 1986; Титлянов и др., 1985в). Радиоуглеродный метод измерения фотосинтеза дает его величины, которые по оценке одних исследователей близки к валовой (Drew, 1973), а по оценке других – к чистой продукции фотосинтеза (Cooksey, Cooksey, 1972; Taylor, 1973; Scott, Jitts, 1977). Колебания содержания кислорода в опытах по измерению фотосинтеза и дыхания кораллов измеряют методом Винклера или с помощью полярографических электродов. Продолжительность скляночных опытов 1–2 ч. В проточных камерах можно вести более длительные наблюдения. Склянки, а также и проточные камеры экспонирует, как правило, in situ при естественном освещении на рифе. С этой целью рядом авторов были сконструированы автономные агрегаты, которые устанавливались на дне до глубины 50 м. В состав таких агрегатов входят обычно 2 проточные камеры, перистальтические насосы, прокачивающие воду, фотометр, датчики pH, T°C и кислорода, записывающая аппаратура и блок питания. Эта аппаратура с помощью кислородных электродов, установленных на входе и на выходе потока из камер, регистрирует изменение концентрации кислорода и при прохождении воды через камеру с образцом коралла (Mergner, Svoboda, 1977; Poter, 1980; Chalker et al., 1985). В результате получают кривую суточного хода фотосинтеза и дыхания (в темное время суток), на основании которой вычисляют часовые скорости и суточные величины фотосинтеза и дыхания подопытных кораллов. Пример такой кривой представлен на рис. 13.2. В других случаях проточные камеры устанавливают на борту судна или на берегу, регулируя освещенность нейтральными светофильтрами (Чабарджи, 1985), или камеру устанавливают in situ, а регистрирующую аппаратуру снаружи – на судне или на плоту (Пропп и др., 1983).

В отношении оценки сравнительной адекватности результатов, получаемых в склянках и в проточных камерах, мнения расходятся. Многие сторонники применения проточных камер утверждают, что в склянках, ввиду накопления в них за время опыта продуктов обмена получемые величины фотосинтеза занижаются до 1,5–2 раз (Dennison, Barnes, 1987; Чабарджи, 1985). С другой стороны, опыты по сравнению результатов измерений фотосинтеза и дыхания кораллов в автономной проточной камере и в склянках даже при суточной непрерывной экспозиции последних дали сходные результаты (Mergner, Svoboda, 1977). Действительно, в кратковременных 1–2-часовых скляночных опытах трудно ожидать каких-либо серьезных артефактов. Об этом же говорит и общее сходство величин фотосинтеза и дыхания, полученных разными авторами с применением обоих методов (проточного и скляночного) для одних и тех же видов кораллов (табл. 13.1, 13.2).

Суть кислородного метода определения фотосинтеза кораллов состоит в регистрации изменений содержания кислорода в воде в присутствии кораллов при экспозиции их на свету и в темноте. При этом прирост кислорода на свету соответствует чистой продукции фотосинтеза P_n, убыль его в темноте – дыханию M_t. Соответственно их сумма дает величину валовой продукции P_t, которая вычисляется в 1 мкг O_2 или 1 мкг C в час (см. рис. 13.2). Для перевода величин P_t, получаемых в опытах с O_2, в единицы углерода можно пользоваться фотосинтетическим коэффициентом (O_2/CO_2), равным 1,1. Величины дыхания M_t переводятся в единицы углерода с помощью дыхательного коэффициента (CO_2/O_2), равного 0,8 (Muscatine et al., 1981). Для вычисления чистой продукции зооксантелл (P_{nz}) используют соотношение между биомассой зооксантелл и общей биомассой полипов, принимая, что величины дыхания животных тканей и растительных клеток в составе полипа пропорциональны их биомассе (Muscatine, 1980).

В кратковременных опытах получают, как правило, часовые величины P_t, P_n и M_t. Однако, как мы видели выше, для оценки значения автотрофного питания кораллов в их энергетике, равно как и для оценки их роли в метаболизме донных сообществ, необходимо определить суточные их величины. Поскольку экспозиция суточной продолжительности в замкнутых сосудах практически неосуществима, а в проточных осу-

Таблица 13.1

Валовой фотосинтез (P_t) и дыхание (M_t) кораллов в расчете на 1 см^2 поверхности их колоний при оптимальной освещенности

Вид коралла	O_2 в час		мкг С за сутки		P_t/M_t за сутки	Литературный источник
	P_t	M_t	P_t	M_t		
Stylophora pistillata	40	17	137	118	1,2	Falkovsky et al., 1984
	32	13	105	94	1,1	Porter et al., 1984
	26–62	15–33	137	180	0,8	Титлянов и др., 1985в
Pocillopora damicornis	9–23	7–10	52	63	0,8	Там же
Pocillopora eydouxi	53	11	165	79	1,5	Davies, 1984
Acropora cervicornis	37	10	119	72	1,6	Wethey, Porter, 1976
Acropora palmata	40–105	21–51	231	267	0,9	Rogers, Salesky, 1981
Acropora diversa	118	15	375	115	3,3	Edmunds, Davies, 1986
Porites porites	15–35	11–18	375	103	3,6	Титлянов и др. 1985в
Turbunaria reniformis	18–52	15–29	112	163	0,7	Там же
Montastrea annularis	25–70	14–24	152	139	1,1	Davies, 1977
Montastrea cavernosa	7–29	7–13	58	73	0,8	Там же
Millepora tenera	25	16	81	119	0,7	Drew, 1973

Таблица 13.2

Валовой фотосинтез (P_t) и дыхание (M_t) разных видов кораллов в расчете на 1 г веса их колоний при оптимальных условиях освещенности

Вид коралла	P_t	M_t	P_t	M_t	P_t/M_t за сутки	Литературный источник
	мкг O_2 в час		мкг С за сутки			
Pocillopora damicornis	53	26	180	188	1,0	Pillai, Nair, 1972
	117	16	400	113	3,5	Kawaguti, 1937
	44–87*	8–36	223	160	1,4	Чарбаджи, 1985
	68	39	232	280	0,8	Quasim, et al., 1972
Stylophora pistillata	31–82*	13–26	248	115	2,2	Пропп, 1984
	24–58	16–35	138	180	0,8	Титлянов и др., 1985
	30–114*	15–48	203	226	0,9	Чарбаджи, 1985
Acropora cerviornis	40	10	136	72	1,9	Porter, 1980
Acropora prostrata	90*	35	305	254	1,2	Пропп, 1984
Acropora indica	17	6	59	38	1,6	Quasim et al., 1972
Acropora corymbosa	41	28	140	198	1,4	Pillai, Nair, 1972
Acropora erythraea	45	23	155	168	0,9	Там же
Porites nigrescens	104*	42	352	300	1,2	Пропп, 1984
Porites solida	12	5	41	34	1,2	Pillai, Nair, 1972
Montipora divaricata	60	21	173	134	1,3	Там же
Montipora tuberculosa	147*	59	500	427	1,2	Пропп, 1984
Merulina laxa	166*	46	565	322	1,8	Там же
Fungia fungites	44*	22	112	161	0,7	"
	79*	33	269	236	1,1	Чарбаджи,
Cyphastrea microphthalmus	13	8	41	59	0,7	Pillai, Nair,
Goniopora stokesi	27	16	92	113	0,8	Там же
Psammocora contigua	104	30	136	216	0,6	"
Millepora platyphylla	13*	4	41	30	1,4	Чарбаджи, 1985

* Определения выполнены в проточных камерах.

ществима с большим трудом, суточные величины P_t и M_t получают расчетным путем, измерив часовые их величины в определенный период суток и зная среднее соотношение (K) между часовой продукцией (P_t) и часовым дыханием (M_t) для данного периода суток, во время которого производились измерения (Сорокин, 1984б). Величины K, необходимые для расчета фотосинтеза отдельного вида герматипных кораллов или групп кораллов, обитающих в сходных условиях освещенности, мы находили, пользуясь измеренными для некоторых их видов кривыми суточного хода фотосинтеза (см. рис. 12.9). Коэффициенты K находили как соотношение площади, ограниченной часовыми интервалами (S_i), ко всей площади, ограниченной кривой суточного хода валового фотосинтеза (S_t). Величина суточного фотосинтеза (P_t) в этом случае будет равна: $P_t = P_{th} \cdot K_i$, где P_{th} – часовая валовая продукция фотосинтеза и K_i – средний коэффициент K, соответствующий временному интервалу его измерения (см. табл. 12.7). Что касается расчетов суточных величин дыхания M_t исходя из часовых их величин, полученных в кратковременных опытах, то большинство авторов, считая, что ночное дыхание кораллов мало отличается от дневного, вычисляют их простым умножением часовой величины на 24. Часто в качестве такой часовой величины берут среднюю между ее значениями, полученными в дневных опытах в темноте и в ночных опытах (Wethey, Porter, 1976; Porter, 1980; Сорокин, 1984б). Правда, существует мнение (см. 12.4), что ночное дыхание герматипных кораллов может быть до 1,5–2 раза ниже дневного (Porter et al., 1984; Титлянов и др., 1985в) и что при расчетах суточных величин дыхания необходимо строить кривую его суточного хода. Однако следует учитывать, что разница величин дневного и ночного дыхания может быть артефактом, связанным с тем, что при постановке опытов в условиях рифа обычно используют воду, отбираемую для этой цели в зоне рифов. В дневное время эта вода, как правило, перенасыщена кислородом. Поскольку опыты проводятся в затемненных сосудах или аквариумах, избыток кислорода может незаметно теряться в виде пузырьков газа, что может завышать измеряемую по убыли концентрации величину дыхания M_t.

В связи с этим, а также на основании своего опыта мы считаем достаточным для расчетов суточной величины брать часовую его величину, полученную путем усреднения результатов измерений дыхания одной и той же колонии коралла, выполненных в середине дня и в 9–11 ч вечера.

13.1.2. РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗМЕРЕНИЙ АВТОТРОФНОЙ ПРОДУКЦИИ И ДЫХАНИЯ КОРАЛЛОВ

Первые измерения интенсивности фотосинтеза и дыхания у кораллов были выполнены еще в 30-х годах (Yonge et al., 1932; Kawaguti, 1937). Было показано, что у кораллов, как и у зеленых растений, фотосинтез значительно превышает дыхание. Позже эти наблюдения были подтверждены другими исследователями (Odum, Odum, 1955; Burkholder, Burkholder, 1960; Beyers, 1966; Kanwisher, Wainwright, 1967; Roffman, 1968). По их данным, интенсивность фотосинтеза кораллов очень велика и может достигать 10–12 гС/м^2 в сутки, не уступая продукции сообществ донных макрофитов. К настоящему времени уже накоплен большой массив данных об интенсивности фотосинтеза и дыхания кораллов. Однако размерность величин различается у разных авторов, выполнивших эти измерения (см. 13.1.1). Большая часть результатов измерений выражена в 1 мкг O_2 или в 1 мкг С на 1 г веса колоний или на 1 см^2 их поверхности в час. Вполне очевидно, что наблюдаемые при этом значительные различия интенсивности метаболизма у разных видов склерактиниевых или мягких кораллов могут отражать прежде всего их различия в соотношении скелетной массы и биомассы, а не свойства и эффективность функционирования их фотосинтетического аппарата. С этой точки зрения более информативны измерения фотосинтеза и дыхания, выраженные в расчете на единицу биомассы тканей коралла (Lewis, Post, 1982) или на единицу органического вещества самих полипов, выделенных из стромы (Сорокин, 1984б).

Что касается соотношения фотосинтеза и дыхания, то в основном массиве данных

Таблица 13.3

Валовой фотосинтез (P_t) и дыхание (M_t) в мг С на 1 мг хлорофилла "а" и в мкг С на 1 млн клеток зооксантелл в час

Группа кораллов	Вид коралла	P_t	M_t	Литературный источник
	Измерения, мг С/мг хлорофилла в час			
Склерактинии	Stylophora pistillata	3,1	0,9	Gattuso, 1985
	Acropora prostrata	3,6	1,1	Титлянов и др., 1985в
	Pavona praetortia	4,2	0,6	Wethey, Porter, 1976
	Pocillopora damicornis	3,2	2,9	Muscatine et al., 1981
Октокораллы	Antillogorgia turgida (мягкий коралл)	0,6	–	Burkholder, Burkholder, 1960
	Plexaura flexuosa	0,3		Там же
	Rhigidogorgia flabellum (мягкий коралл)	0,4		"
	Измерения, мкг С/10^6 клеток зооксантелл в час			
Склерактинии	Stylophora pistillata	3,4	1,1	Титлянов и др., 1985в
	Acropora prostrata	3,2	1,2	Там же
	Merulina laxa	5,1	1,3	"
	Porites nigrescens	2,6	0,9	"
Октокораллы	Sinularia sp.	5,2	1,7	
	Alcyonium molle	5,8	2,6	Данные автора
	Sarcophyton glaucum	3,13	1,1	

преобладают часовые значения их интенсивности и соответственно – часовые отношения P_t/M_t, измеренные для полуденных часов при максимальной интенсивности солнечной радиации. Вполне понятно, однако, что для оценки значения автотрофного питания в энергетике коралла необходимы отношения суточных величин P_t и M_t. В то же время у многих авторов можно встретить выводы об автотрофности питания кораллов лишь на основе найденных ими высоких значений часовых отношений P_t/M_t, измеренных в середине дня.

Обобщая данные разных авторов по интенсивности фотосинтеза кораллов, мы постарались показать их в расчете на сутки, исходя из первичных определений, представленных большинством авторов в виде часовых величин. При этом мы использовали полученные нами ранее соотношения суточных и часовых величин фотосинтеза кораллов (Сорокин, 1984б). В результате такого обобщения нами приводятся таблицы, в которых опубликованные данные суммированы по их размерности: в расчете на 1 $см^2$ поверхности коралла (см. табл. 13.1), в расчете на 1 г сухого веса колоний кораллов (см. табл. 13.2), в расчете на 1 мг хлорофилла и на 1 млн клеток зооксантелл (табл. 13.3). Результаты собственных измерений продукции фотосинтеза и дыхания склерактиний, мягких кораллов и зоантарий в расчете на 1 г веса колоний и в расчете на 1 мг биомассы углерода полипов представлены в табл. 13.4 и 13.5.

Анализ материала, включая собственные данные, показывает, что в середине дня при оптимальной освещенности в пределах 100–10% ФАРп в расчете на 1 г веса колонии интенсивность валового фотосинтеза большинства склерактиний варьирует в пределах 30–100 мкг O_2 в час. Верхний предел этих величин может достигать 140–160 мкг (Пропп, 1984). Такие величины были зарегистрированы у кораллов Montipora tuberculosa и Merulina laxa в проточных камерах. Величины валового фотосинтеза ниже 20 мкг O_2/г в час приводятся для некоторых массивных кораллов, у которых удельная доля живой биомассы в общей массе колонии значительно ниже, чем у ветвистых и фолиозных видов кораллов. В числе таких массивных форм с низкими значениями валового фотосинтеза на 1 г веса колонии: Cyphastrea, Goniastrea, некоторые виды кораллов

Таблица 13.4

Валовой фотосинтез (P_t), чистый фотосинтез (P_n) и дыхание (M_t) массовых видов кораллов, заселяющих верхние освещенные биотопы рифов атолла Херон (B_p и B_z – биомасса полипов и зооксантелл, мкг С/г)

Вид коралла	Биомасса полипов, мг сырого веса на 1 экз.	P_t				P_n, мкг С/г за сутки	M_t			P_t/M_t за сутки
		мкг O_2/г за час (пределы колебаний)	мкг С/г за сутки (P_t)	P_t/B_p, %	P_t/B_z		мкг O_2/г за час (пределы колебаний)	мкг С/г за сутки (M_t)	M_t/B_p	
Acropora hyacinthus	0,6	37–74	182	2,2	1,7	98	15–22	84	1,8	2,2
Acropora squamosa	0,7	36–58	184	2,3	1,4	72	10–28	112	1,6	1,5
Pocillopora damicornis	0,4	36–93	200	4,2	3,8	72	12–32	128	3,8	1,6
Stylophora pistillata	0,5	48–55	182	4,7	3,5	54	16–22	128	4,2	1,4
Seriatipora hystrix	0,2	29–67	227	8,1	2,3	87	14–22	140	6,3	1,6
Montipora erythraea	1,2	76–101	282	4,5	3,1	82	24–30	200	4,0	1,4
Porites lobata	0,7	21–46	100	2,0	4,0	22	9–12	78	1,9	1,3
Psammocora contigua	1,5	29–44	118	2,9	4,5	30	10–15	88	1,6	1,3
Cyphastrea seralia	5,0	21–29	127	1,5	1,9	31	9–13	96	1,3	1,3
Leptastrea transversa	6,0	28–39	110	2,4	2,5	39	10–13	71	1,6	1,5
Pavona cactus	7,0	12–49	150	3,0	3,2	73	10–15	77	1,9	1,9
Merulina ampliata	11,0	29–36	105	2,0	2,0	–1	13–18	106	1,9	1,0
Goniastrea pectinata	38,4	22–28	85	1,9	1,9	9	7–10	74	1,1	1,0
Echinopora lamellosa	45,0	29–39	110	1,8	1,8	32	9–11	78	1,4	1,4
Symphillia sp.	460,0	29–37	110	1,4	1,4	10	12–15	100	1,1	1,1
Fungia scutaria	2000,0	35–41	127	1,1	1,1	39	11–13	88	1,4	1,4
Tubastrea sp.	170,0	0	0	–	–	0	5–10	50	0,3	–

Таблица 13.5

Валовой фотосинтез (P_t) и дыхание (M_t) герматипных мягких (восьмипучевых) кораллов и зоантарий рифов атолла Херон

Виды октокораллов и зоантарий	% сухого веса	P_t	M_t	P_t	M_t	P_t/M_t за сутки
		мкг O_2/г сырого веса в час (пределы колебаний)		мкг С/г сухого веса в сутки		
Lemnalia rhabdota	15	32–43	5–12	807	391	2,1
Paralemnalia digitiformis	16	40–48	7–13	891	442	2,0
Capnella n. sp	44	16–22	3–6	144	71	2,0
Cladiella humesi	18	45–58	8–10	957	360	2,65
Cladiella sp.	48	12–23	3–5	135	59	2,3
Sinularia hirta	36	41–56	7–13	455	191	2,4
Isis hippurus	38	60–83	15–24	677	312	2,2
Rumphella aggregata	31	51–68	13–19	667	456	1,5
Sarcophyton glaucum	28	41–53	12–21	600	420	1,4
Lobophytum pauciflorum	39	50–69	18–30	550	416	1,3
Alcyonium sp.	13	51–80	11–18	1700	830	2,0
Tubipora musica	48	20–36	7–12	190	150	1,3
Xenia elongata	9	10–18	5–11	600	554	1,1
Litophyton arboreum	24	102–144	18–22	1675	600	2,8
Alcyonium sp.	10	100–119	43–66	3070	1548	2,0
Lobophytum roxasi	32	45–62	18–32	570	600	1,0
Sarcophyton sp.	28	63–70	21–32	880	680	1,3
Sinularia sp.	38	51–75	19–29	600	480	1,3
Зоантарий Zoanthus sociatus	18	134–214	60–92	3230	3070	1,1
Зоантарий Polythoa sp.	45	18–29	8–12	190	160	1,2

Porites и Favites. В наших опытах, выполненных на атолле Херон в единой серии и в сходных условиях освещенности, разброс величин и интенсивности фотосинтеза у разных видов склерактиний был намного меньше, чем это можно встретить в массиве литературных данных (ср. табл. 13.4 и 13.2). Средние его величины у кораллов с очень разным строением колоний и с разными размерами полипов оказались весьма стабильными и варьировали в довольно узких пределах: 20–40 мкг O_2/г в час у кораллов с более массивными колониями и 30–50 мкг O_2/г в час у ветвистых форм с высокой удельной долей живой биомассы.

В расчете на 1 см^2 поверхности колоний (см. табл. 13.1) часовые величины валового фотосинтеза варьируют в пределах 10–50 мкг O_2, хотя в отдельных случаях были зарегистрированы величины более 100 мкг O_2/г в час (Edmunds, Davis, 1986). Чабарджи (1985) нашел коррелятивную зависимость между величинами фотосинтеза в расчете на 1 г (P_t) и в расчете на 1 см^2 поверхности с учетом удельной поверхности коралла (S): $P_t = 9{,}92 \cdot 1{,}6 \cdot S$ мкг O_2/г в час. В соответствии с этой формулой величина фотосинтеза у коралла Stylophora pistillata со средней удельной поверхностью около 3 величин P будет равна $(9{,}92 \cdot 1{,}6 \cdot 3) = 47{,}6$ мкг O_2/г в час, что вполне соответствует величинам P_t, полученным для этого коралла в эксперименте (см. табл. 13.1, 13.2). В расчете на 1 м^2 поверхности колонии средняя часовая величина валового фотосинтеза герматипных склерактиний близка к 0,2–0,5 г O_2. Интенсивность их валового фотосинтеза в расчете на 1 млн клеток зооксантелл выражается весьма стабильно величинами 10–15 мкг O_2 или 3–5 мкг С в час (см. табл. 13.3). При среднем содержании зооксантелл 2–3 млн/г эти величины и будут соответствовать интенсивности фотосинтеза 20–40 мкг O_2/г в час. Интенсивность фотосинтеза склерактиний в расчете на 1 мг хлорофилла "а" также составляет 10–12 мкг O_2 или 2–4 мкг С в час. Последняя величина соответствует часовому ассимиляционному числу. Судя по этим его величинам,

ассимиляционное число зооксантелл in vivo в целом мало отличается от такового у свободно живущего фитопланктона, у которого оно колеблется в пределах 1–10 мг с/мг хлорофилла в час.

Общий уровень часового фотосинтеза восьмилучевых (мягких) кораллов в соответствии с нашими определениями (см. табл. 13.5) в расчете на 1 г сырого веса колоний оказался удивительно сходным с таковым у склерактиний. Его интенсивность выражается у них теми же величинами 30–100 мкг O_2/г в час, что и у ветвистых склерактиний. Причина такого сходства интенсивности фотосинтеза у столь разных по своей морфологии кораллов достаточно очевидна. Она состоит, по-видимому, в том, что зооксантеллы располагаются в полипах слоем толщиною в 1–2 клетки, избегая таким способом самозатенения (Сорокин, 1984а). Плотность распределения полипов в колониях любого коралла такова, что полипы не затеняют друг друга. Поэтому фактически и у склерактиний, и у октокораллов фотосинтетический аппарат достиг в своем развитии оптимальной мощности при данной морфометрии самих колоний. Максимальная интенсивность фотосинтеза среди представителей Anthozoa была зарегистрирована нами у зоантария Zoanthus sociatus, практически лишенного минеральных компонентов скелета. Она достигала у него 214 мкг O_2/г в час или более 2 мг O_2/г сырого веса в сутки (см. табл. 13.5).

Суточная величина валового фотосинтеза в среднем в 10 раз выше часовой ее величины (см. табл. 13.1, 13.2). Ее выражают чаще всего в единицах углерода. Величины суточного фотосинтеза, представленные в обобщенных таблицах, были вычислены нами исходя из первичных данных разных авторов о часовом фотосинтезе и использования приведенного выше коэффициента K, равного 10, и величины фотосинтетического коэффициента 1,1. Анализ представленных в них данных, равным образом как и собственных (см. табл. 13.4), показывает, что в расчете на 1 г веса колоний суточная величина валового фотосинтеза ветвистых и фолиозных склерактиний, а также одиночных кораллов фунгий обычно выражается величинами 100–300 мкг С/г. У некоторых видов (Pocillopora, Merulina) она достигала в опытах 400–500 мг С/г. У массивных кораллов Goniastrea, Cyphastrea, Porites она близка к 40–80 мг С/г в сутки. В расчете на 1 $см^2$ суточные величины фотосинтеза большинства склерактиний варьируют в пределах 50–300 мг С/г (см. табл. 13.1), что составляет 0,5–3 г С/$м^2$ (Davies, 1977). Среднее отношение фотосинтезирующей поверхности колоний кораллов к их проективной поверхности близко к 5–10 (Dahl, 1976). Соответственно ожидаемые величины валового фотосинтеза при 100% проективного покрытия дна кораллами могут быть близкими к 3–30 г С/$м^2$. Практически же в сообществах кораллов, заселяющих освещенные зоны рифа, они составляют 2–10 г С/$м^2$, достигая в отдельных случаях 20–22 г С/$м^2$ в сутки. В опытах Баерса максимальные величины валового фотосинтеза двух сравнительно слабо фотосинтезирующих кораллов Porites и Millepora в расчете на проективную поверхность их колоний составили соответственно 3,4 и 10,7 г С/$м^2$ (Beyers, 1966). Средние величины суточного фотосинтеза альционарий карибских рифов в расчете на 1 $м^2$ проективной площади их колоний составляют 3,7–6,8 г С и у склерактиний тех же рифов 2,7–10,2 С (Kanwisher, Wainwright, 1967). В соответствии с расчетами Тейлора, при 100% покрытия площади дна кораллами на карибских рифах должно продуцироваться за счет фотосинтеза 15 г С/$м^2$ в сутки, если экспериментально определенная величина его составляет 260 мкг С/$см^2$ в сутки (Taylor, 1973).

Суточные величины валового фотосинтеза у октокораллов в расчете на 1 г сухого веса их колоний составляют от 0,6 до 3 мг С, что в 2–10 раз выше, чем у склерактиний, хотя в расчете на сырой вес они вполне соизмеримы (табл. 13.6, 13.7). Связано это с большой обводненностью колоний октокораллов, в которых сухой вес составляет 10–40%, а у склерактиний – 70–85%. Наибольшая величина валового фотосинтеза в расчете на сухой вес колоний (4.85 мг С/г в сутки) была зарегистрирована у зоантария Zoanthus sociatus (см. табл. 13.5). В расчете на углерод биомассы полипов (P_t/B_p; см. табл. 13.4) суточный фотосинтез у склерактиний варьировал в пределах 1,1–4,5 мг С и лишь у коралла Seriatopora hystrix с самыми малыми полипами достигал 8 мг С/г.

Таблица 13.6

Суточные величины валового фотосинтеза (P_t) и дыхания (M_t) массовых видов кораллов и зоантарий Красного моря в мг O_2/г сухого декальцинированного органического вещества (B_c) (данные: Mergner, Svoboda, 1977)

Группа кораллов	Вид кораллов	P_t	P_t/B_c^* %	M_t	M_t/B_c^* %	P_t/M_t
Склерактинии	Fungia scutaria	31	0,19	22	0,14	1,4
	Acropora variabilis	99	0,61	81	0,50	1,2
	Stylophora pistillata	88	0,75	69	0,42	1,3
	Favia pallida	30	0,54	24	0,15	1,2
	Goniastrea pectinata	60	0,37	56	0,35	1,1
Зоантарий	Palythoa mammillata	15	0,09	13	0,80	1,2
Гидрокоралл	Millepora dichotoma	81	0,50	70	0,43	1,2
Октокораллы	Lithophyton arboreum	75	0,46	72	0,45	1,0
	Heteroxenia ghardaquensis	75	0,46	62	0,38	1,2
	Xenia macrospiculata	72	0,45	60	0,37	1,2

*Величина P_t, M_t и B_t для нахождения их процентных отношений выражена в единицах органического углерода.

Таблица 13.7

Интенсивность фотосинтеза кораллов карибских рифов на разных глубинах (данные: Taylor, 1973)

Вид коралла	Валовый фотосинтез, мкг С/г в час	
	0–2 м	20 м
Porites asteroides	13,3	12,4
Montastrea annularis	9,8	12,1
Montastrea cavernosa	10,6	10,3
Siderastrea radians	1,9	3,0
Scolymia lacera	2,7	3,7

При этом наибольшие величины, как и следовало ожидать, были у кораллов с малыми полипами и соответственно с большей удельной поверхностью.

Чистая продукция фотосинтеза склерактиниевых кораллов, равная валовой продукции минус дыхание, у большинства из них достаточно велика и составляет при оптимальной освещенности 30–100 мг С/г за сутки или 20–50% от величины их валовой продукции. Чистая продукция фотосинтеза, как и валовая, выше у ветвистых и фолиозных форм кораллов с малыми и средними полипами (см. табл. 13.4). В дневное время в расчете на 1 м^2 поверхности кораллов часовые величины чистой продукции для многих их видов, обитающих в верхних горизонтах рифов, оказываются достаточно высокими, составляя 150–200 мг С, а у коралла Turbinaria reniformis – до 850 мгС/м^2 в час (Rogers, Salesky, 1981; Falkovsky et al., 1984).

Эффективность использования кораллами солнечной энергии при таком уровне интенсивности их фотосинтеза в освещенных зонах рифа составляет в среднем 0,5–2,5% (Beyers, 1966), возрастая в затененных биотопах до 5–10% (Gattuso, 1985; Muscatine et al., 1985). Как уже отмечалось выше, благодаря механизмам световой адаптации фотосинтез большинства кораллов мало меняется в достаточно широком диапазоне освещенности, не убывая существенно даже при снижении интенсивности света в местах обитания до порядка величин. В качестве примера в табл. 13.8, 13.8а представлены сравнительные величины интенсивности фотосинтеза кораллов у поверхности и на глу-

Таблица 13.8

Содержание хлорофилла "a" и валовый фотосинтез (P_t) у некоторых герматипных горгонарий рифов
(данные: Burkholder, Burkholder, 1960)

Вид горгонарий	Сухой вес колонии, %	Содержание хлорофилла "a", мг/г сухого веса	P_t	
			мкг O_2/г сырого веса в час	мг O_2/г сухого веса в сутки
Antillogorgia americana	28	1,25	330	11,78
Eunicea caliculata	26	1,06	192	7,38
Eunicella dichotoma	33	1,18	156	4,72
Plexaura flexuosa	54	0,22	156	2,88
Plexauropsis crassa	37	1,43	158	4,27
Rhigidogorgia princeps	46	1,13	136	2,95

бинах до 30 м. Они показывают, что у некоторых видов кораллов фотосинтез более интенсивен при умеренном, чем при полном солнечном освещении.

Интенсивность дыхания кораллов является одним из важнейших эколого-физиологических показателей, который характеризует их энергетические потребности (Davies, 1980; Lewis, Post, 1982). В то же время следует помнить, что величина дыхания как таковая не эквивалентна энергетическим потребностям, а является их частью, составляющей у кораллов, по разным оценкам, 60–70%. Остальная энергия расходуется кораллом на продукцию слизи и другой органики, выделяемой в среду, а также на рост и размножение (Muscatine et al., 1984; Сорокин, 1984в; Edmunds, Davies, 1986). Из табл. 13.1.–13.6 видно, что у герматипных склерактиний интенсивность дыхания кораллов стабильно выражается величинами 10–30 мкг O_2/г веса колонии или 7–40 мкг O_2/см^2 их поверхности в час. При этом кораллы с более высоким фотосинтезом имеют, как правило, и более высокий уровень дыхания (McCloskey et al., 1978; Porter et al., 1984). К таким кораллам относятся акропориды (Pocillopora, Stylophora, Seriatopora), а также некоторые фолиозные формы (Montipora, Merulina, Turbinaria). Несомненная причина такой закономерности – более высокая интенсивность транслокации ассимилятов в ткани полипа у подобных форм. Та же причина, по-видимому, обусловливает и отмеченное рядом авторов (Porter et al., 1984; Muscatine et al., 1984; Титлянов и др., 1986в) возрастание дыхания в дневные и вечерние часы, когда зооксантеллы наиболее интенсивно продуцируют и поставляют асимиляты тканям полипа (McCloskey et al., 1978). Интенсивность дыхания агерматипных склерактиний, таких, как коралл Tubastrea, вообще лишенных зооксантелл, в 2–3 раза ниже средних величин дыхания герматипных их видов (см. табл. 13.4).

Дыхание мягких кораллов альционарий и горгонарий в расчете на сырой вес колоний в целом выражается величинами, близкими к таковым у ветвистых склерактиний, составляя в среднем 10–40 мкг O_2г/ в час. В отличие от склерактиний у октокораллов агерматипные их виды по непонятным причинам характеризуются более интенсивным метаболизмом, чем герматипные, в расчете на 1 г сухого веса колоний. Часовые величины их дыхания варьируют в пределах 30–100 мкг O_2/г сырого веса колоний. В расчете на сухой вес колоний интенсивность дыхания октокораллов выражается величинами 30–500 мкг O_2/г в час или 0,1–3 мг С/г в сутки. Таким образом, диапазон величин суточного дыхания у октокораллов намного выше, чем у склерактиний, ввиду значительных колебаний процента сухого веса их колоний. В то же время в расчете на углерод биомассы полипов интенсивность дыхания октокораллов варьирует в гораздо меньших пределах. Она составляет 20–50 мг С/г в сутки, что в среднем сходно с аналогичными показателями у ветвистых склератиний. В расчете на 1 г сухого органического

Таблица 13.8а

Интенсивность фотосинтеза и дыхания (P_t, M_t, мг O_2 на 1 мг хлорофилла "а" в час) колоний коралла Stylophora pistillata, обитающих на разных глубинах (I – энергия светового потока, μ E/ (м^2 . с)
(данные: Gattuso, 1985)

Глубина, м	I	P_t	M_t	P_t/M_t
1	318	4,0	1,3	3,1
5	193	9,1	3,2	2,8
10	158	4,9	1,3	3,8
30	111	6,1	0,8	6,4

Таблица 13.9

Дыхание некоторых мягких кораллов и зоантария Palythoa

Вид коралла	Мкг O_2/г сухого вещества колонии в час	Мг O_2/г общего органического вещества в час	Автор, литературный источник
Plexaura flexuosa	28	0,31	Lewis, Post, 1982
Eunicea tourneforti	33	0,30	Там же
Muriceopsis flavida	150	0,75	"
Gorgonia ventalina	121	0,76	"
Briareum asbestinum	36	0,15	"
Heteroxenia fuscescens	160	2,8	Mergner, Svoboda, 1977
Lithophyton arboreum	480	3,0	
Palythoa mammillata (зоантарий)	108	0,54	

Таблица 13.10

Дыхание (M_t) некоторых агерматипных мягких кораллов; B_p – биомасса полипов, мг С/г сухого веса колонии

Вид коралла	Сухой вес, %	B_p	M_t, мкг O_2/г сырого веса колонии в час (пределы колебаний)	M_t мг O_2/г сухого веса колонии за сутки	M_t/B_p, %
Spongotes gigantea	19	95	41–55	2,15	2,3
Echinogorgia praelonga	22	109	34–48	1,77	1,6
Plexauroides lenzii	25	92	77–108	2,92	3,2
Bebryce indica	29	74	32–49	1,31	1,8
Mopsella aurantia	65	25	86–102	1,29	5,1
Acabaria nicksoni	57	23	61–86	1,12	4,8

вещества интенсивность дыхания октокораллов варьирует в пределах 0,3–3 мг O_2/г в час (табл. 13.9, 13.10). Интенсивность дыхания зооантарий Palythoa и Zoanthus близка к таковой у октокораллов (см. табл. 13.5, 13.6).

Анализ данных табл. 13.4 показывает, что интенсивность дыхания разных видов склерактиний в расчете на биомассу полипов варьирует в очень узких пределах: от 11 до 42 мг С/г углерода биомассы полипов в сутки (отношение M_t/B_p 0,7– 4,2%). Лишь у коралла с самыми малыми полипами (Seriatopora) отношение M_t/B_p выше 6%. При

Таблица 13.11

Интенсивность дыхания (M) колоний коралла, обитающих на разных глубинах вниз по склону рифа (данные: Davies, 1980)

Глубина, м	M	
	мг O_2/г органического вещества в час	мкг O_2/см^2 в час
2	3,93	25,8
10	1,81	17,5
20	1,73	20,2
40	1,41	14,7

этом у кораллов со средними и мелкими полипами это отношение в среднем всего в 3 раза выше, чем у кораллов с крупными полипами, масса которых выше на 3 порядка. Таким образом, в колонии коралла интенсивность дыхания фактически мало зависит от индивидуального веса отдельных особей, формирующих колонию. Указанное свойство резко отличает полипы кораллов от свободно живущих беспозвоночных, у которых скорость дыхания является обратной степенной функцией индивидуального веса особи. Это важное отличие полипов коралла от свободно живущих животных, несомненно, является следствием их обитания в составе колонии, которая функционирует в значительной степени как единый организм (см. 12.1). На основании данных об интенсивности дыхания кораллов в расчете на 1 г общего органического вещества их декальцинированной биомассы некоторые авторы попытались вычислить суточные энергетические их потребности. По усредненным данным, они оценивают их в 80–200 кал/г С в сутки для склерактиний и в 200–500 кал/г С – для октокораллов (Mergner, Svoboda, 1977; Davies, 1980; Lewis, Post, 1982).

Одна из особенностей физиологии склерактиниевых кораллов, связанная с их адаптацией к пониженной освещенности, состоит в снижении интенсивности дыхания по мере убывания величины светового потока в местах их обитания (Davies, 1980; Muscatine, Porter, 1977; Лелеткин и др., 1985) (табл. 13.11). Эта реакция наряду с ее явно адаптивным характером может являться отчасти следствием снижения поставки ассимилятов зооксантеллами при пониженной освещенности (Muscatine et al., 1984). Адаптивный ее характер подтверждается результатами опытов по трансплантации кораллов из верхних освещенных горизонтов в глубинные горизонты со слабой освещенностью (Davies, 1980). Опыты показали, что уровень интенсивности дыхания у трансплантированных колоний снижается лишь по истечении 2 недель, после того как коралл пройдет период адаптации к пониженной освещенности.

Как уже отмечалось выше, важнейшим эколого-физиологическим показателем метаболизма кораллов in situ служит отношение валового фотосинтеза к дыханию: P_t/M_t. Это соотношение вычисляют обычно в виде двух его значений: в виде отношения часовых величин максимального дневного фотосинтеза к дневному дыханию и в виде отношения суточных величин P_t и M_t. Часовые величины P_t/M_t варьируют у склерактиний в пределах 2–5. У мягких кораллов и зоантарий они несколько выше: 3–6 (Kanwisher Wainwright, 1967). Ввиду способности кораллов к световой адаптации это отношение остается выше 1 почти до предельно низких значений освещенности, при которых живет данный вид коралла. Так, у атлантического коралла Synarea convexa отношение P_t/M_t было 1 (1.09) до глубины, где освещенность составляла всего 2,5% ФАРп (Jaubert, 1977).

Суточные величины отношения продукции фотосинтеза к дыханию заметно варьируют в опытах разных авторов даже для одного и того же вида коралла (см. табл. 13.2). Однако, судя по многочисленным результатам их определения разными авторами,

для разных кораллов даже при оптимальных условиях освещения они ненамного превышают единицу, а примерно в трети измерений меньше единицы (см. табл. 13.1, 13.2). Мы выполнили определения суточных величин отношения P_t/M_t при оптимальном освещении in situ на глубине 1–1,5 м для двух десятков массовых видов кораллов Б. барьерного рифа (см. табл. 13.4). У большинства подопытных кораллов она составляла 1,1–1,4, у двух видов – 1,5, еще у двух – 1,6 и только у одного (Acropora hyacinthus) – 2,2. Весьма существенно, что в отличие от часовых величин отношения P/M, которые измеряют в середине дня, когда фотосинтез затемненных кораллов максимален, и которые поэтому мало меняются до значительных глубин, суточные величины отношения P_t/M_t, будучи едва больше, а часто и меньше единицы даже при оптимальной освещенности, быстро убывают и становятся значительно меньше в условиях затенения. Основная причина быстрого убывания суточного отношения P_t/M_t с глубиной – сокращение продолжительности светового дня. В качестве примера сравнительного убывания часового и суточного отношений P_t/M_t приведем результаты их определения, выполненного с кораллом Stylophora pistillata. Часовое отношение: на глубине 2 м – 2,6 и на глубине 45 м – 1,0. Суточное отношение: на глубине 2 м – 1,1 и на 45 м – 0,4 (Falkovsky et al., 1984). Итак, в последнем случае энергетические потребности коралла могут удовлетворяться за счет фотосинтеза менее чем на треть. Остальные две трети потребленной энергии на глубине 45 м коралл должен получать за счет гетеротрофного питания, хотя как мы видели выше, часовое отношение P_t/M_t даже на этой глубине равно у него единице. Поэтому компенсационную точку освещенности для фотосинтеза кораллов следует устанавливать на основании суточного, а не часового отношения P_t/M_t.

13. 2. ГЕТЕРОТРОФНОЕ ПИТАНИЕ КОРАЛЛОВ

Проблема гетеротрофного питания кораллов до сих пор остается одной из животрепещущих проблем биологии коралловых рифов. Она имеет ряд аспектов, в разной степени изученных к настоящему времени. Среди них вопрос о механизмах захвата пищи и о стуктуре органов пищеварения, вопрос об источниках питания кораллов и об обеспеченности их пищей. Однако главным аспетом этой проблемы является вопрос о соотношении автотрофного и гетеротрофного питания в обеспечении энергетических потреблений кораллов в конкретных условиях рифа (Odum, Odum, 1956). Эти авторы в свое время указывали, что герматипный коралл может занимать одновременно несколько трофических уровней. В последнее время становится очевидным, что герматипный коралл занимает все уровни, доступные сидячей фауне. Будучи способными к автотрофному питанию благодаря наличию у большинства из них симбиотических водорослей, герматипные кораллы обладают к тому же и всеми основными механизмами гетеротрофного питания, которые располагают сидячие донные беспозвоночные. Кораллы являются активными фильтраторами и высокоспециализированными хищниками, располагая несколькими эффективными механизмами захвата и заглатывания движущихся жертв. Они с большой эффективностью потребляют также и растворенное органическое вещество, пользуясь имеющимися у них ферментными системами активного транспорта. Характерная особенность кораллов состоит в том, что их полипы имеют наибольшее среди хищных водных беспозвоночных отношение ловчей поверхности к биомассе тела. Вполне очевидно, что именно эта способность герматипных кораллов занимать сразу несколько трофических уровней и обеспечила их эволюционный успех в сообществах тропического шельфа.

Вопрос о гетеротрофном питании кораллов, о его роли в энергетическом балансе и в бюджете биогенных элементов кораллов давно привлекал внимание исследователей (см. обзоры: Yonge, 1968; 1973; Goreau et al., 1971; Muscatine, 1973). Он вызывал острые дискуссии, в ходе которых высказывались диаметрально противоположные точки зрения: от полного отрицания нужды их в гетеротрофных источниках пищи (Franzisкett, 1970) до признания хищного питания кораллов главным и фактически

единственным источником энергии, оставляя за зооксантеллами роль вспомогательной системы для удаления продуктов обмена, удержания биогенов и кальцификации (Yonge, 1940, 1963, 1973). Уже опыты первых исследователей показали, что полипы кораллов активно реагируют на присутствие животной пищи (кусочков мяса или рыбы, рачков), хватают их и отправляют в рот (Duerden, 1906; Vaughan, 1912). В мезентерии пища дробится совместным действием пищеварительных ферментов и механическим воздействием мезентериальных нитей, мелкая взвесь и полипептиды фагоцируются и разносятся по тканям полипа блуждающими клетками. Любая растительная пища полипами кораллов отвергается (Jordan, 1907; Vaughan, 1919; Boshma, 1925; Yonge, Nickholls, 1930a). Однако и тогда было мнение, что, несмотря на способность кораллов к хищному питанию, основную энергию они получают от своих симбиотических водорослей, которыми набиты клетки их эпителия (Gardiner, 1903; Grawier, 1913). Эти вполне резонные взгляды о важной роли зооксантелл как источника питания герматипных кораллов были позже надолго оставлены под влиянием работ известного исследователя физиологии кораллов Янга, выполненных им во время работ Экспедиции Б. барьерного рифа в конце 20-х годов (Younge, 1930; 1930a). Он был решительным сторонником мнения о том, что кораллы являются преимущественно хищниками. Зооксантеллы он считал комменсалами коралловых полипов, основная функция которых состоит в поглощении продуктов обмена полипа, в запасении биогенов, а также в косвенном участии в процессе кальцификации. Его классические исследования питания кораллов не потеряли своего значения до настоящего времени, особенно в отношении способов захвата пищи полипами (Yonge, 1940). Однако его вывод о том, что их энергетика не зависит от фотосинтеза зооксантелл, который он воинственно поддерживал часто против очевидности (до 60-х годов), надолго сдержал развитие представлений о симбиотической природе герматипных кораллов. Появление в 60—70-х годах потока публикаций о транслокации фотосинтетической продукции симбиотических водорослей кораллов в ткани полипа хозяина в конце концов окончательно склонило общее мнение исследователей к тому, что все же основой энергетики герматипных кораллов является фотосинтетическая продукция зооксантелл, а гетеротрофное их питание если и имеет для них какое-либо значение, то не как важный источник энергии, а скорее как источник получения биогенных элементов и витаминов из внешней среды. Укреплению представления о подчиненном значении гетеротрофного питания кораллов способствовали также накопленные к тому времени данные о суточном балансе фотосинтеза и дыхания у кораллов. Согласно этим данным, их соотношение (P/M) у большинства видов склерактиний при достаточной освещенности выше единицы (см. 13. 1. 2.). Это как будто бы позволяло утверждать, что у кораллов автотрофный обмен преобладает и автотрофной продукции одной достаточно для их нормального существования (Johannes, 1974). Но фактически данное утверждение неверно, поскольку траты на обмен включают, особенно у кораллов, не одно только дыхание. Сюда входят также траты на рост, размножение и, главное, на экскрецию слизи, которая составляет у них 20—40% от суточной продукции их фотосинтеза (Crossland, 1980; Сорокин и др., 1983).

В начале 70-х годов появилась серия работ, показавших, что кораллы способны отфильтровывать, поедать и усваивать планктонных бактерий при их концентрации в воде, близкой к естественной (Di Salvo, 1971a, 1973, 1974; Сорокин, 1971, 1972), в связи с чем Мускатин, подводя итоги исследований по гетеротрофному исследованию кораллов (Muscatine, 1973), высказал мнение о том, что кораллы, по-видимому, наряду с хищным могут пользоваться и фильтрационным способом питания.

Одна из тенденций в изучении питания кораллов, проявившихся в середине 70-х годов, состояла в развитии представлений о том, что огромное разнообразие структур и экологических адаптаций отдельных систематических групп склерактиний отражает их специализацию в использовании доступных им источников энергии в пределах заселяемых ими биотопов рифа. При этом полагали, что такая специализация должна отражаться прежде всего в соотношении автотрофного и гетеротрофного их питания. Такую точку зрения впервые сформулировали Горо и Янг. Они высказались в пользу

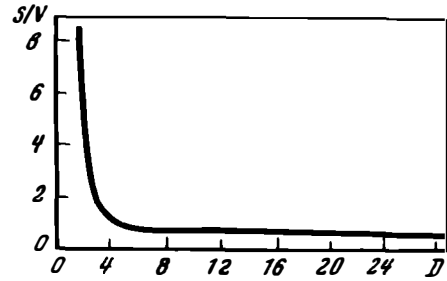


Рис. 13.3. Кривая соотношения величин *S/V* (отношение поверхности колоний разных видов кораллов к их объему) к величинам диаметра их полипов (*D*, мм) (Porter, 1976)

того, что кораллы с крупными полипами и длинными щупальцами, такие, как Favia, Fungia, Symphillia, являются преимущественно гетеротрофами, питаясь крупными зоопланктоном, будучи сходными в этом отношении с агерматипными кораллами Dendrophyllia. Их зависимость от фотосинтеза зооксантелл, по мнению упомянутых авторов, должна быть минимальной, поскольку они используют ресурсы гетеротрофного питания в большей степени, чем световую энергию. Ресурсы же световой энергии в донных биотопах рифа, занятых кораллами, используют преимущественно кораллы с мелкими полипами, имеющие ветвистые колонии: Pocillopora, Stylophora, Seriatopora, Acropora.

В дальнейшем эта идея была развита в работах Портера (Porter, 1976). Его аргументация в пользу такого деления склерактиниевых кораллов на группу автотрофов и группу гетеротрофов основана на анализе кривой соотношения поверхности колоний к их объему (рис. 13.3). Участок кривой у оси ординат соответствует группе кораллов с мелкими полипами, которые, как видно из кривой, имеют высокую относительную поверхность и соответственно, согласно идеям Горо и Портера, должны быть преимущественно автотрофными. Портер называет этот участок кривой "автотрофным". Участок кривой, соответствующий кораллам с крупными полипами, расположился у оси абсцисс. Он соответствует низкой относительной поверхности колоний, что, по Портеру, характерно для кораллов с преобладанием гетеротрофного питания. Это – "гетеротрофный" участок кривой. Внешне описанная теория Портера казалась весьма привлекательной, однако она требовала экспериментального подтверждения.

К концу 70-х годов стало вполне очевидным, что склерактиниевые кораллы способны пользоваться с одинаковой эффективностью механизмами хищного и фильтрационного питания наряду с их способностью использовать в своем метаболизме продукты фотосинтеза зооксантелл (Lewis, Price, 1975; Lewis, 1977; Sorokin, 1978; 1981; Falkovsky et al., 1984). В связи с этим остро встала задача, сформулированная 30 лет назад Одумом и Одумом (1956), состоявшая в определении значения каждого из этих источников питания у кораллов, относящихся к разным систематическим группам и имеющих разную форму колоний и разные размеры полипов. Решение этой задачи помогло бы ответить на вопрос, существует ли в действительности у склерактиний трофическая специализация. Ее решение представлялось также весьма актуальным с точки зрения анализа структуры и функционирования экосистемы рифа. Мы попытались решить эту задачу на примере массовых видов кораллов Б. барьерного рифа Австралии, выполнив исследования их питания и метаболизма на Исследовательской станции университета Квинсленда на атолле Херон в 1975–1976 гг. Результаты этой работы не подтвердили теории Портера о делении кораллов на группы "автотрофов" и "гетеротрофов". Более того, они не подтвердили и их трофической специализации в отношении использования источников гетеротрофного питания. Это говорит в пользу того, что не ресурсы пищи и световой энергии, которых в биотопах рифа, заселяемых кораллами, им достаточно, а скорее доступность субстрата, физический стресс и выедание были в числе тех факторов, влияние которых обусловило появление столь разнообразных морфологических форм склерактиний (см. 11.5.2).

13.2.1. МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ПИТАНИЯ КОРАЛЛОВ

Для выяснения способности коралла к хищному питанию в ранних работах применялись методы визуального наблюдения захвата разных видов животной пищи: кусочков мяса, науплиусов артемии, планктонных рачков (Pratt, 1906; Vaughan, 1919a; Boschma, 7925; Yonge, 1930, 1930a). Иногда использовалась пищевая взвесь (например, размельченная рыба), окрашенная красителями (Yonge, 1940). Такого рода методика применялась для изучения механизма захвата пищи, роли слизевых сетей и ресничного аппарата кораллов в захвате и в заглатывании пищи, скорости и механизма пищеварения. О времени переваривания судили, считая концом переваривания захваченной порции пищи выброс полипом через рот непереваренных остатков (Boschma, 1925; Yonge, 1930, 1930a,в). Для наблюдений хищного питания кораллов in situ на рифе использовали периодическое фотографирование полипов под водой с целью выявить визуально на фотографиях число полипов с захваченной добычей (Johannes, Tepley, 1974). Некоторые исследователи с целью повысить интенсивность питания кораллов in situ накрывали пластиковыми мешками кораллы на рифе или инкубировали in situ отдельные колонии в камерах с пластиковыми стенками (Lasker, 1981), вводя в эти емкости взвесь пищевых объектов: рачков, взвешенного органического вещества (Coffroth, 1984).

Другие авторы с целью вызвать концентрирование зоопланктона вблизи полипа освещали участок колонии (Porter, 1974, 1978). Последний автор предложил метод изучения питания кораллов in situ. В его основе – экстракция с помощью шприца содержимого кишечной полости полипов кораллов для учета проглоченных ими жертв и анализа их качественного состава (Porter, 1978a). С целью изучения работы ресничного аппарата и выявления направления вызываемых им потоков применялась тонкая взвесь тяжелых частиц корунда (Yonge, 1930). Однако, как выяснилось позже, при использовании этого метода можно впасть в ошибку (Lewis, Price, 1976). Фильтрационно-седиментационное питание кораллов изучали, измеряя убыль концентрации пищевых частиц (фитопланктона, Roushdy, Hanson, 1961) или частиц медленно оседающей нейтральной взвеси, например графита (Lewis, 1976), в присутствии подопытной колонии коралла. Скорость фильтрации в таких опытах выражается в объеме воды, очищенной от взвеси кораллом за определенное время. Такого рода опыт не дает, однако, надежных количественных данных об интенсивности питания коралла взвешенным веществом, поскольку количество вещества взвеси, съеденной кораллом, из общего ее количества, осажденного в процессе фильтрации, остается неизвестным.

Существующая количественная информация об интенсивности питания кораллов и об усвояемости ими разных видов пищи получена преимущественно с использованием радиоизотопной метки, а азотного питания – с помощью тяжелого азота N^{15} (Burris, 1983). В качестве изотопной метки разные исследователи применяли изотопы серы (S^{35}) и водорода (H^3). Эти изотопы были использованы для получения меченых планктонных бактерий (Di Salvo, 1971a) и для мечения бактерий, заселяющих слизь кораллов (Coffroth, 1984). Для мечения бактерий в воде и в слизи применяли также радиоизотоп углерода C^{14} (Coffroth, 1984); Сорокин, 1971a; Sorokin, 1973). Этот изотоп чаще других использовался для изучения питания кораллов. С его помощью пищевые объекты метили и скармливали кораллам, после чего в теле последних методами радиоавтографии или путем учета радиоактивности определяли локализацию (Goreau, Goreau, 1960a) и количество потребленного или усвоенного в состав веществ тела углерода пищи (Sorokin, 1973, 1978a). В исследованиях питания массовых видов кораллов Б. барьерного рифа, островов Индийского океана и Южно-Китайского моря мы применили разработанный нами ранее радиоуглеродный метод (Sorokin, 1968). В качестве меченой пищи в ходе этих работ использовали: растворенную органику (РОВ) – меченый с помощью C^{14} гидролизат белка водорослей, меченый естественный бактериопланктон морской воды, меченый зоопланктон (Сорокин, 1984б). В последнем случае использовали ранние стадии науплиусов арметий, велигеров голожаберных моллюсков Aplysia и инфузорий. Науплиусов и велигеров выводили из яиц и кормили

мечеными водорослями. Для получения меченых велигеров аплизиям, пойманным на рифе, делали инъекции раствора KCl для стимулирования откладки ими яиц. Из полученной икры выводили велигеров, которых кормили мечеными водорослями Isochrysis. Инфузорий получали в культуре. Их кормили мечеными бактериями. Бактериопланктон метили, добавляя в морскую воду меченый гидролизат белка. Подопытные кораллы сначала адаптировали к условиям эксперимента. Все опыты выполнялись ночью. Меченую пищу вносили в опытные аквариумы только в том случае, если кораллы находились в активном состоянии.

В ходе изучения хищного питания кораллов меченым C^{14} науплиусами и велигерами прежде всего определяли их пищевые рационы в кратковременных опытах продолжительностью 40 мин. С целью количественной оценки роли хищного питания кораллов в их энергетике необходимо было определить не только рационы, но и величину усвоения (A). Последнюю можно было найти, исходя из величин рациона (C) и коэффициента усвояемости пищи (f), равного отношению $A : C$. Коэффициент мы находили, определив в опытах элементы балансового равенства потребления и расходования животной пищи кораллами: $C = A + F$, где F — неусвоенная часть рациона (Сорокин, 1984в).

13.2.2. ПИТАНИЕ СКЛЕРАКТИНИЕВЫХ КОРАЛЛОВ

13.2.2.1. Способы захвата пищи и ее переваривание

Склерактиниевые кораллы располагают всеми основными способами ловли подвижных зоопланктеров, которые свойственны большинству кишечнополостных: ловля и захват жертв щупальцами, вооруженными книдоцилем, и последующий транспорт обездвиженных жертв ко рту с помощью ресничного аппарата или слизевых тяжей и, наконец, ловля подвижных жертв слизевыми сетями и тяжами, которые затем заглатываются полипом вместе с жертвами. Эти механизмы в разной мере используются разными кораллами в зависимости от строения и размеров их полипов и от строения их колоний (Yonge, 1930; 1940; Goreau et al., 1971). К тому же в процессе захвата пищи и ее заглатывания они могут взаимодействовать. У кораллов с относительно длинными щупальцами (Montastrea, Lobophyllia, Pocillopora) жертва, проходя вблизи щупальца, получает удар нематоцистов, выброшенных его стрекательными клетками. При этом слабая или мелкая жертва оказывается как бы привязанной к щупальцу невидимыми нитями нематоцистов и не оказывает сопротивления, будучи парализованной токсином, выделенным нематоцистами. Пойманная жертва немедленно отправляется щупальцем в широко раскрывающийся при этом рот полипа. Установлено наблюдениями in situ, что в присутствии зоопланктона под влиянием химической стимуляции выделяемыми им аминокислотами полип начинает интенсивно размахивать щупальцами, которые начинают активно "гоняться" за рачками по их химическому следу, пытаясь их схватить (Porter, 1974). Если крупная сильная жертва, будучи поражена нематоцистами, обрывает их нити, все равно чаще всего она бывает поймана полипом. Под влиянием парализующего действия у рачка нарушается координация движений и, двигаясь хаотически, он снова натыкается на цупальца или на слизевые тяжи и с легкостью ловится ими, не будучи в состоянии оказать должного сопротивления. В этом случае в поимке таких парализованных жертв большое значение имеют мощные токи воды, которые создаются вблизи поверхности полипа за счет работы его ресничного аппарата (Yonge, 1930). Они увлекают обездвиженную жертву к краю полипа, где она ловится щупальцами или слизевыми сетями и отправляется в рот. Вблизи рта на околоротовом конусе биение ресничек направлено у большинства видов кораллов от периферии ко рту, обеспечивая подтягивание ко рту слизевых тяжей с пойманной пищей. Если щупальца полипа коротки и не могут дотянуться до рта, пойманная им жертва кладется на поверхности полипа вблизи ротового конуса, где она захватывается, обволакивается слизью и вместе с нею заглатывается полипом. Весь процесс поимки и заглатывания рачка средних

размеров длится 20—40 с. У некоторых кораллов со сравнительно короткими щупальцами (Favia, Galaxea), если щупалец не может дотянуться до рта или если жертва ловится не щупальцем, а книдоцилем эпителия, покрывающего выросты септ (Leptastrea, Hydnophora), ротовой конус полипа может вытягиваться в длинную трубку и "снимать" пойманную жертву с ловчей поверхности.

В своей работе о механизме захвата и заглатывания пищи полипами склерактиний Янг (Yong, 1930) придает большое значение взаимодействию щупалец с деятельностью ресничного аппарата, который, по его мнению, обеспечивает транспорт ко рту и заглатывание пойманных и обездвиженных жертв. Последующие исследования показали явную ошибочность ряда его заключений, связанных с описанием роли ресничного аппарата в захвате пищи у склерактиний (Lewis, Price, 1975). Ошибка Янга состояла не в преуменьшении этой роли, а в неверном понимании самого механизма участия ресничного аппарата в захвате и заглатывании пищи кораллами. Дело в том, что ресничный аппарат полипа может участвовать в процессе захвата пищи одновременно с выполнением своей основной функции — очисткой полипа от взвеси. Для этого ему не надо менять направление биения ресничек, поскольку реснички как таковые фактически не играют главной роли в транспорте пищи ко рту и обращать направление их блиения не требуется, так как пища захватывается и переносится ко рту главным образом слизевыми тяжами, которые втягиваются полипом в рот и заглатываются. В этом случае перенос пищевых частиц будет происходить в направлении, противоположном биению ресничек. Обращение же биения ресничек у фунгий и лептастрий, описанное Янгом, а до него и другими авторами, равно как и заключение о постоянном биении ресничек ко рту у агирицид, можно рассматривать как артефакты. Ошибочное заключение на этот счет указанных авторов связано с тем, что они судили о направлении движения ресничных токов по направлению движения тяжелых частиц взвеси корунда (см. 13.2.1). Однако, осев на поверхность мукуса, эти частицы могут двигаться вместе с ним в сторону рта даже в том случае, если ресничные токи воды идут в противоположном направлении. Это и вызывало видимый эффект движения захваченных слизью частиц в сторону рта, который был описан как эффект обращения направления биения ресничек в присутствии пищи.

И все же в главном Янг был прав: ресничный аппарат действительно выполняет важную функцию в захвате пищи полипами большинства кораллов, хотя механизм этого участия оказался иной. Он состоит на самом деле в том, что полипы таких кораллов, будучи даже в малоактивном состоянии, а иногда и будучи вообще закрытыми, выпускают изо рта слизевые тяжи. Эти тяжи вытягиваются между щупальцами вдоль септ. Под действием достаточно сильных и постоянных ресничных токов воды они "взбиваются", образуя распушенную сеть клейких нитей. Течения, образуемые ресничными токами, взаимодействуя со слизевыми сетями, образуют эффективный фильтрационно-седиментационный аппарат (Jorgensen, 1966). Этот механизм полипы кораллов используют не только для фильтрации питательной взвеси (бактерий, псевдопланктона) их водной толщи, но и для хищного питания, а также для ловли малоподвижных жертв, таких, как представители слизистого планктона, аппендикулярии, разнообразные личинки, яйца, цисты. Оба эти механизма ловли и заглатывания животной пищи с помощью книдома и щупалец и с помощью слизи работают одновременно и взаимосвязанно. Они активизируются одним и тем же пусковым триггером, имеющим химическую природу, который приводит полипы в состояние пищевой реакции.

Состояние пищевой реакции наступает, когда добыча находится вблизи полипа или входит с ним в прямой контакт. Это явление было описано уже первыми исследователями пищевого поведения актиний и кораллов (Carpenter, 1910; Vaughan, 1912). Они отмечали, что при добавлении в аквариум с кораллом зоопланктона кусочков мяса или даже воды, в которой ранее сидел зоопланктон, полипы немедленно проявляют пищевую реакцию. Они вылезают из своих кораллитов, их щупальца вытягиваются и приходят в интенсивное движение, околоротовой конус вытягивается, образуя "губу". Полип начинает периодически раскрывать рот, втягивая внутрь выходящие из него и от-

ходящие от овального конуса тяжи слизи, и заглатывает их (Yonge, 1930; Abe, 1938; Lenhof, 1968; Reimer, 1972; Porter, 1974; Lewis, Price, 1975). Специальными исследованиями (Mariscal, 1971) показано, что триггером пищевой реакции полипа является воздействие на его хеморецепторы молекул некоторых аминокислот, прежде всего пролина и глютатиона, которые вызывают эту реакцию при очень малых концентрациях: 10^{-5}–10^{-7} М. Таким образом, для запуска пищевой реакции достаточно присутствия в воде рачков, которые выделяют во внешнюю среду аминокислоты (Johannes et al., 1969). Их экскреция усиливается, когда покровы жертвы пробиваются нематоцистами и в среду начинает выходить содержимое клеток, интенсифицируя пищевую реакцию полипа.

Характерная особенность склерактиниевых кораллов как хищников состоит в том, что размеры их жертв фактически не ограничиваются размером самого полипа. Для этого у полипа имеется ряд приспособлений. У кораллов с малой полостью кораллита и с колонной в ее середине тело полипа в активном состоянии полностью выходит из кораллита. Рот полипа, так же как и его кишечная полость, может в этом случае растягиваться в несколько раз, позволяя ему заглатывать крупные жертвы (Yonge, 1930). У тех кораллов, полипы которых в активном состоянии не поднимаются из полости кораллита, эта полость сама обычно бывает просторной и в ней редуцирована центральная колонна (Euphyllia, Asteropora). У других видов таких кораллов сильно развиты мезентериальные нити, с помощью которых коралл может переваривать крупные жертвы снаружи, не заглатывая их в кишечную полость. К последним можно отнести такие массовые склерактинии, как Pashyserias, Montipora, Galaxea, Stylophora, и некоторые меандрины (Merulina). В соответствии с наблюдениями Янга коралл Pocillopora с мелкими полипами размером 1–1,5 мм может заглатывать зоеа втрое крупнее своей собственной величины. Полипы этого коралла заглатывали даже небольших саггит длиною до 10 мм всего за 30 с, значительно увеличиваясь в размерах. У коралла Leptastrea кораллиты имеют диаметр около 2 мм. Полипы, которые выходят из этих кораллитов, в активном состоянии имеют диаметр 4–5 мм и способны заглатывать большие куски мяса.

С тем, чтобы выяснить влияние величины жертвы на эффективность хищного питания кораллов с разными полипами, мы выполнили опыты, в которых кораллам с неодинаковыми размерами полипов предлагались крупные науплиусы артемий – около 1,4 мм (рис. 13.4). Оказалось, что кораллы с малыми полипами (около 1 мм) ловят и переваривают крупные науплиусы даже более интенсивно, чем кораллы с крупными полипами.

По механизму питания кораллы делятся на несколько групп в зависимости от преобладания у них одного из упоминавшихся выше механизмов поимки жертв при хищном питании: с помощью щупалец, вооруженных нематоцистами, и с помощью ресничного аппарата и слизевых сетей (Yonge, 1930; 1940; Schmidt, 1972; Lewis, Price, 1975). К первой группе можно отнести некоторые кораллы с мелкими полипами, такие, как Pocillopora, Stylophora, Seriatopora, Madracis. У этих кораллов слизевые тяжи как таковые вообще не вырабатываются и в добыче жертв не используются. Слизь секретируется ими в виде хлопьев. Полипы этих кораллов ловят зоопланктон с помощью щупалец, вооруженных нематоцистами. Пойманные жертвы захватываются венчиком щупалец в "кулачок" и заглатываются полипом. Мелкие планктонные животные, убитые книдоцилем ценосарка или участков тела полипа, расположенных вне сферы действия щупалец, переносятся в сторону рта щупалец восходящими по колонне полипа вверх ресничными токами (Yonge, 1930).

Другая группа кораллов, имеющая мелкие полипы с очень короткими щупальцами и плоские ребристые колонии (Agaricidae), и ловит добычу вообще практически без участия щупалец с помощью слизевых сетей, обильно выбрасываемых полипами изо рта и сходящими с их оральных конусов. У некоторых видов этой группы в венчике коротких щупалец на каждом полипе имеется 1–2 удлиненных щупальца-дворника, которые совершают интенсивные движения, когда полип находится в активном сос-

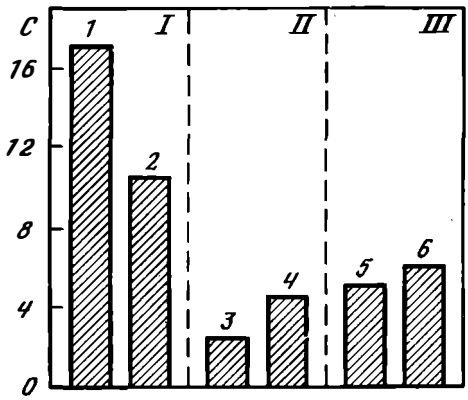


Рис. 13.4. Потребление меченых науплиусов крупных размеров (1,4 мм) кораллами с разным размером полипов

I — кораллы Stylophora (*1*) и Pocillopora (*2*) с малыми полипами (0,5—0,7 мг); *II* — кораллы Pavona (*3*) и Leptastrea (*4*) со средними полипами (10—20 мк); *III* — кораллы Goniastrea (*5*) и Symphillia (*6*) с крупными полипами (60—600 мг); *C* — рацион, мкг С/г в час

тоянии, и ловят добычу. При стимуляции полипа такого коралла добавкой пищи он проявляет ярко выраженную пищевую реакцию: широко разевает рот, втягивает в него выпущенную им слизевую сеть, после чего рот закрывается и полип некоторое время переваривает добычу (Lewis, Price, 1975). У этой группы кораллов важное значение как в поимке, так и в переваривании добычи вне их кишечной полости играют мезентериальные нити, особенно сильно развитые у коралла Pashyseris, лишенного щупалец (Yonge, 1930).

Наиболее многочисленная среди склерактиний третья группа кораллов, полипы которых используют оба описанных способа хищного питания. Она представлена преимущественно кораллами со средними и крупными полипами, имеющими слабоветвящиеся, массивные или плоские колонии. К этой группе относятся: Acropora, Favia, Syderastrea, Mussa, Isophyllia, Meandrina, Dendropyra, Galaxea, Pavona, Hydrophora и другие родственные им роды. Почти все они имеют полипы с широким оральным диском и длинными щупальцами. В активном состоянии они полностью выходят из кораллита и широко распускают свои щупальца, так что часто под густой их сетью не видно самой колонии коралла. Рот полипов при этом приоткрыт, его края отвернуты, как бы образуя губу. От орального диска в сторону септ идут сильные ресничные токи. Изо рта полипа выходят тяжи слизи, разбиваемые ближе к краям септ на бахромчатые слизистые сети интенсивными ресничными токами. В присутствии пищевого раздражителя, скажем при добавке рыбного сока или науплиусов артемий, наступает резкая пищевая реакция. Рот широко раскрывается, слизь втягивается в рот и заглатывается. Щупальца начинают активно двигаться, пытаясь схватить жертву. Если добыча поймана щупальцем, она немедленно отправляется им в открытый рот. Иногда ротовой конус вытягивается и рот сам "снимает" добычу со щупальца. Щупальце может также положить добычу на слизевый тяж, который затем втягивается в рот и заглатывается вместе с добычей. Таким путем заглатывания добычи часто пользуются акропоры и Hydnophora. У многих кораллов этой группы, например у Montastrea, также имеют удлиненные щупальца-дворники, которые находятся в интенсивном движении и весьма эффективно ловят добычу.

Одно из свойств склерактиниевых кораллов как активных хищников состоит в их способности быстро и эффективно переваривать любую проглоченную или просто захваченную ими добычу. Уже первыми исследованиями об их питании было установлено, что основными органами пищеварения у кораллов являются мезентериальные нити (Matthai, 1973; Boshma, 1925; Yonge, 1930a, b; Yonge, Nichlos, 1931). Это довольно сложно устроенные органы мезентерия, которые на своих концах имеют ресничный эпителий, книдоциль и железистые клетки. У основания мезентериальной нити имеется зона абсорбции, которая в большом числе содержит фагоцитирующие клетки. Эта зона является также и основной зоной мезентерия, где происходит экскреция неусвоенных продуктов пищеварения (Yonge, 1935, 1940; Goreau, Philpot, 1956). Про-

цесс пищеварения у кораллов включает два этапа: воздействие экзоферментов-протеаз и столь характерный для кишечнополостных фагоцитоз. Попадание проглоченной жертвы в кишечник немедленно вызывает снижение pH среды от 7,8 до 7,1. Из секторной зоны мезентерия выделяются мощные протеазы, которые в короткое время размягчают ткани жертвы и гидролизуют белки до полипептидов. Одновременно мезентериальные нити совершают активные движения в целентероне и дробят размягченные протеазами-пептидазами ткани жертвы на мелкие частички. Эти частички тотчас же захватывают фагоцитирующие клетки и переносят их в ткани полипа. Блуждающие клетки разносят пищевые частицы клеткам тканей полипов, в которых они окончательно перевариваются внутриклеточно. Неусвоенные остатки пищи транспортируются в зону экскреции, находящуюся на мезентериальных нитях, и там выделяются обратно в кишечную полость, из которой они выбрасываются наружу и сбрасываются ресничными токами за пределы полипа (Yonge, Nichalls, 1931; Yonge, 1940). Набор протеаз и их характеристики могут варьировать у разных групп кораллов. Установлено также, что у некоторых кораллов имеются ферменты, которые гидролизуют животный гликоген.

Длительность переваривания животной пищи кораллами зависит от величины проглоченной жертвы. В среднем в соответствии с результатами визуальных наблюдений время между заглатыванием рачка и выбросом его пустой шкурки полипом составляет 1,5—4 ч (Boschma, 1925; Yonge, 1930b; Yonge, Nicholls, 1931; Porter, 1974; Coffroth, 1984). Согласно данным Портера (Porter, 1974), продолжительность переваривания науплиусов артемий размером 1—2 мм кораллом Montastrea составляет 1,5—2 ч. Переваривание кусочков мяса и крупных зоопланктеров, соизмеримых с размерами своих полипов, может затягиваться до 10—12 ч. Мы попытались определить время переваривания разными кораллами с помощью радиоуглеродного метода. Результаты опытов, представленные на рис. 13.5, показывают, что для кораллов с крупными полипами время переваривания близко к 2—2,5 ч и у кораллов с мелкими полипами — 2,5—3 ч. Усвояемость рачков полипами определялась с помощью радиоуглеродного метода. В среднем она оказалась близкой к 70—80% (Сорокин, 1984в).

Склерактиниевые кораллы способны к фильтрационно-седиментационному питанию. Установлено, что они могут отфильтровывать из воды планктонных бактерий (Di Salvo, 1971a, 1973; Сорокин, 1971, 1972; Sorokin, 1973, 1978a), псевдопланктон, детрит (Lewis, Price, 1975, 1976) и нейтральную взвесь (графит, Lewis, 1977a). Механизм фильтрационного питания кораллов был подробно изучен последними авторами. Он сходен с аналогичным механизмом у многих фильтрующих беспозвоночных (Jorgensen, 1966) и состоит в следующем. С помощью ресничного эпителия животное создает токи воды, проходящие над слизевыми тяжами или сетями. Пищевые частицы, содержащиеся в воде, — бактерии, водоросли, детрит, мелкий зоопланктон, фекалии — захватываются слизью. В этом захвате частиц, особенно коллоидных, не последнюю роль, по-видимому, играют электростатические силы, поскольку слизь, будучи мукополисахаридом, содержит положительно заряженные центры в виде аминогрупп, в то время как мицеллы органических коллоидов и частицы взвеси могут нести заряд противоположного знака, имея на своей поверхности радикалы карбонатных кислот.

Полипы кораллов используют имеющийся у большинства из них фильтрационный механизм практически беспрерывно в течение суток, независимо от суточной ритмики их активности. Находятся ли полипы в активном состоянии или в неактивном, когда они зарыты и спрятаны в кораллиты, они выпускают изо рта и с поверхности своего орального конуса тяжи слизи. Расползаясь по поверхности полипа, они подхватываются ресничными токами и вытягиваются вдоль септ, взбиваются в бахрому, образуя слизевые пряди и сети (Coles, Strathman, 1973). Взаимодействуя с этими сетями, частицы взвеси, гонимые ресничными токами, вылавливаются ими и постепенно аккумулируются на их поверхности. Если частицы содержат мало питательного материала, они, накапливаясь, обрываются с хлопьями слизи и сбрасываются ресничными токами. Наоборот, если среди отловленной взвеси достаточно питательного материала, он вызывает пищевую реакцию. Полип раскрывает рот, втягивает пищевой комок вместе со слизью и

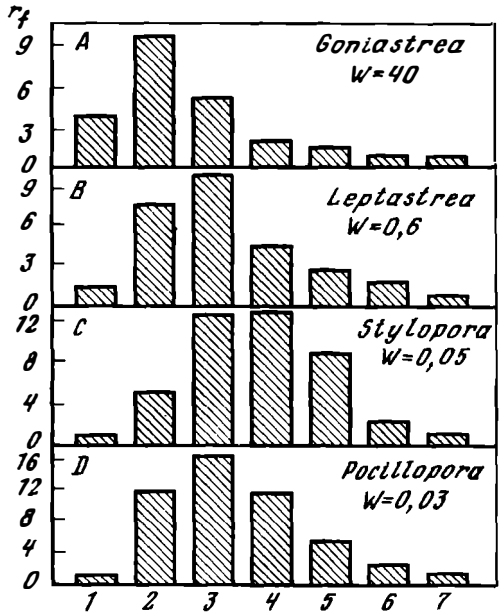


Рис. 13.5. Время переваривания меченых науплиусов, потребленных в течение 10 мин кораллами с разными размерами полипов

W — сырой вес полипа, мг/экз.; по вертикали — радиоактивность твердых выделений (r_f), 10^3 имп./мин после экспозиции в нерадиоактивной среде в течение следующих периодов времени (мин): *1* — 30, *2* — 30—50, *3* — 50—90, *4* — 90—120, *5* — 120—150, *6* — 150—200, *7* — 200—400

заглатывает его (Lewis, Price, 1975). Такую пищевую реакцию полипа можно вызвать и днем, когда полип находится в неактивном состоянии и прячется в кораллите. При добавке пищевого стимулятора он раскрывает рот, втягивает и заглатывает слизевые тяжи с осевшей на них пищей.

В числе кораллов, которые наиболее интенсивно продуцируют слизевые сети, Montastrea, Mussa, Diploria, Colpophyllia, Lobophyllia, Hydnophora, Pavona, Acropora. В то же время некоторые кораллы, в том числе и те, для которых показана в эксперименте способность питаться взвешенной пищей (бактериопланктоном), вовсе не образуют слизевых тяжей. Они секретируют очень мало слизи в виде отдельных хлопьев, используя ее для обездвижения пойманных жертв и для облегчения их заглатывания, окутывая их слизью (Abe, 1938). К таким кораллам относятся Pocillopora и Porites (Lewis, Price, 1975), кораллы, по-видимому, имеющие несколько отличный механизм седиментационного питания. Ресничные токи у этих кораллов идут не от рта к ценосарку, а, наоборот, от ценосарка вверх по колонне к щупальцам и ко рту, куда они и подносят взвешенный материал. Последний улавливается хлопьями слизи и формирует пищевой комок. Другой способ питания взвешенной пищей (например, бактериями) у таких кораллов состоит в переваривании осевших на их эпителии пищевых частиц протеазами, которые секретируются на всей его поверхности. После предварительного гидролиза белков глобулы образовавшихся из них полипептидов подвергаются фагоцитозу блуждающими клетками, переносятся ими в ткани полипа и там перевариваются внутриклеточно (Tiffon, 1975). По мнению ряда исследователей, клетки эпителия полипов способны захватывать бактерии, оседающие на их поверхность, путем пиноцитоза, поскольку по всей поверхности эктодермы полипа размещены мембранные инвагинации, которые функционально приспособлены для пиноцитоза — захвата клетками частиц путем втягивания мембраны в цитоплазму (Goreau, Phippot, 1956; Goreau et al., 1971).

Способность кораллов потреблять из воды находящиеся в ней в очень малых кон-

центрациях меченые C^{14} сахара была показана ранее Стефенсом (Stephens, 1962). Этот автор сделал вывод о том, что кораллы могут потреблять из морской воды растворенные в ней низкомолекулярные органические соединения. В связи с этим Томас и Нора Горо (Goreau, Goreau, 1960a; Goreau et al., 1971) предприняли исследование судьбы поглощенного полипом меченного тритием лейцина. Оказалось, что уже спустя час после окончания процедуры мечения радиоактивный лейцин обнаруживался на радиоавтографах срезов во всех клетках ткани его эпителия. Спустя сутки метка распределяется равномерно во всех тканях полипа, что доказывает истинное усвоение полипом потребленного из морской воды растворенного органического вещества. Эктодерма полипов имеет необычайно сложное строение. Она покрыта микроворсинками, мембранными образованиями, инвагинациями плазмалеммы (Goreau, Philpot, 1956). Это в огромной степени увеличивает контакт поверхности эпителиальных клеток с внешней средой, облегчая потребление молекул РОВ из воды. При этом потребление крупных коллоидных частиц пищи происходит путем пиноцитоза, а потребление мелких молекул РОВ осуществляется путем активного ферментного транспорта (Goreau et al., 1971). Это было доказано нами экспериментально в опытах с кораллом Pocillopora. Опыты показали, что потребление индивидуальных РОВ весьма специфично, что указывает на участие ферментов-переносчиков в этом процессе (Сорокин, 1977).

13.2.2.2. Спектр, интенсивность и эффективность питания

Для решения многих вопросов экологии, трофодинамики и продуктивности рифа необходимы количественные оценки интенсивности питания кораллов различными видами пищи непосредственно в условиях рифа. Некоторые исследователи, определявшие запасы доступного кораллам зоопланктона в водах, проходящих над рифом, сделали вывод о том, что зоопланктон рифа ввиду его бедности не может быть существенным источником пищи для кораллов (Tranter, George, 1969; Johannes et al., 1970; Johannes et al., 1972; Muscatine, Porter, 1977). Как мы знаем сейчас, этот вывод неверен ввиду неадекватности применявшихся методов учета биомассы зоопланктона в водах рифов. Мы в нашем исследовании питания кораллов Б. барьерного рифа Австралии измеряли в экспериментальных условиях зависимости интенсивности питания кораллов от концентрации пищи (науплиусов, артемий, бактерий, РОВ). Найдя затем на соответствующих кривых, описывающих эту зависимость, участки, которые соответствовали концентрации зоопланктона, бактериопланктона и усвояемой фракции РОВ, в биотопах рифов мы получили возможность оценить реальное их значение в формировании рациона массовых видов кораллов в естественных условиях.

В условиях рифа подход к количественной оценке интенсивности и эффективности питания кораллов состоит в наблюдениях за питанием кораллов in situ визуально или с помощью фотографии.

Состав животной пищи кораллов в естественных условиях был изучен на примере

Таблица 13.12

Состав зоопланктона, извлеченного из кишечников 100 полипов коралла Montastrea cavernosa (данные: Porter, 1974)

Таксономические группы зоопланктона	Число экземпляров зоопланктона	Таксономические группы зоопланктона	Число экземпляров зоопланктона
Копеподы	110	Сальпы	1
Амфиподы и изоподы	6	Аппендикулярии	2
Немертины и турбеллярии	7	Личинки крабов (зоеа)	69
Полихеты, нематоды, нереиды	20	Личинки декапод	104
		Прочие личинки	9

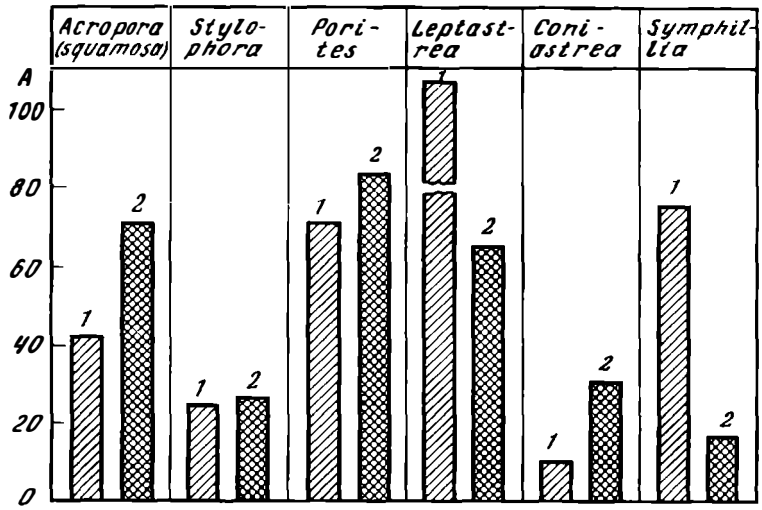


Рис. 13.6. Спектр питания кораллов

А — относительная интенсивность усвоения кораллами бактериопланктона (*1*) и растворенного органического вещества (*2*) в % от интенсивности усвоения ими животной пищи (науплиусов артемий), принятой за 100%

коралла Montastrea annularis со средними размерами полипов путем анализа содержимого их кишечников, извлеченного при помощи шприца (Porter, 1974). В составе пищевого комка этого коралла содержались практически все виды планктонных организмов, находившихся в окружающих водах рифа (табл. 13.12). В состав взвеси, потребляемой кораллами за счет седиментационно-фильтрационного питания, входят прежде всего бактерии, простейшие, детрит, отмерший зоопланктон (Lewis, Price, 1975; Lewis, 1976). Важным источником взвешенной пищи для кораллов являются фекалии рыб (Mc Closkey, Chester, 1971). Что касается водорослей и растительного материала, то они если и заглатываются кораллами, то фактически не перевариваются и вскоре выбрасываются полипом из гастральной полости (Yonge, 1930; 1973; Sorokin, 1973в).

Иной подход к определению спектра питания кораллов состоит в экспериментальном определении сравнительной интенсивности потребления и усвоения ими разных возможных видов корма при сходной их концентрации в среде (Sorokin, 1968; Сорокин, 1984в). Результаты этих определений представлены на рис. 13.6. Как видно из этого рисунка, при оптимальной концентрации пищи (3–5 г/м^3 зоопланктона, 1–3 г/м^3 бактерий, 0,5–2 мг С/л РОВ) большая часть изученных видов склерактиний наиболее интенсивно питается животной пищей, которая составляет обычно преобладающую часть их рациона. Исключением был лишь коралл Leptastrea transversa; у которого интенсивность питания бактериями была выше интенсивности хищного питания. Доля хищного питания в общем рационе изученных нами массовых видов кораллов неожиданно оказалась наибольшей у ветвистых кораллов-поциллопорид с малыми полипами, что противоречило мнению об их преимущественно автотрофном питании (Porter, 1974). Однако даже у этих ярко выраженных хищников доля бактериопланктона и РОВ может составлять до трети их рациона (Сорокин, 1973а, 1984б).

У кораллов, использующих реснично-слизевой фильтрационный аппарат, таких, как Acropora, Pavona, Goniopora, Favites, Symphillia, суммарная доля бактериопланктона и РОВ в рационе достигала в наших опытах 50% и выше, а у коралла Leptastrea она составляла более 70% (см. рис. 13.6). Эти величины отражают потенциальные способности массовых видов кораллов использовать ресурсы гетеротрофного питания. В реальных условиях рифа в зависимости от соотношения концентрации зоопланктона, бакте-

рий, псевдопланктона и РОВ оно может меняться (см. 13.2.2.5). Так, у агерматипного коралла Balanophyllia elegans, живущего как комменсал макрофита Macrocystis, основным источником питания является РОВ, выделяемое макрофитом. Если посадить этот коралл вместе с этой водорослью, предварительно помеченной C^{14}, ткани коралла начинают интенсивно приобретать метку, (Fankboner, 1976).

13.2.2.3. Суточная ритмика активности и питания

Смену периодов активности и периодов покоя в течение суток у кораллов отмечали многие авторы (Yonge, 1930; Porter, 1974; Lewis, Price, 1975). В активном состоянии полипы коралла выходят из кораллита и щупальца его находятся в развернутом состоянии. В состоянии покоя полипы прячутся в кораллитах с плотно сжатыми щупальцами. Биологический смысл суточного ритма активности можно видеть в экономии кораллами ресурсов в те периоды суток, когда охота на зоопланктон неэффективна, поскольку в состоянии покоя их траты на обмен ниже, чем в активном состоянии (Sebens De Reimer, 1977). В то же время в состоянии покоя фотосинтез практически не снижается, а также не прекращается, хотя и несколько ослабевает их седиментационное питание с помощью мукуса (Lewis, Price, 1975).

Большинство исследователей вслед за Янгом (1930) соглашаются с тем, что суточная ритмика активности у кораллов связана с суточной периодичностью миграций демерсального зоопланктона рифа в толщу воды из донных биотопов в сумерках и его ухода в донные биотопы в предутренние часы. Наблюдения за интенсивностью питания кораллов in situ показали, что максимум интенсивности питания кораллов в течение суток приходятся именно на это время (Glynn, 1973; Porter, 1974). Согласно последнему автору, на утренние и вечерние сумерки приходится около 75% всего выедания зоопланктона кораллами на рифах Пуэрто-Рико. Характер суточного ритма активности варьирует у разных групп склерактиний (Abel, 1963). Согласно Янгу, большинство видов кораллов активны ночью, а днем находятся в стадии покоя (Yonge, 1930). В их числе преобладают виды с крупными и средними полипами, которые активно питаются зоопланктоном с использованием для его добычи как щупалец и книдоциля, так и слизевых сетей (Lewis, Price, 1975, 1976). Таким образом, ночной образ жизни этих кораллов прямо связан с большим обилием зоопланктона в ночные часы. К этой же группе относятся агарициды-кораллы, которые в соответствии с мнением некоторых авторов (Lewis, Price, 1975; Mariscal, Bigger, 1977) вообще слабо питаются зоопланктоном. Однако это их свойство ночной активности как раз говорит об обратном.

В числе кораллов, которые активны круглые сутки, ветвистые формы с мелкими полипами, такие, как Pocilіopora, Stylophora, некоторые виды кораллов Porites и Acropora. Часто в дневное время бывают активны кораллы Goniopora, Pavona, Hydnophora, Cyphastrea. Кораллы с крупными полипами, такие, как Montastrea, Mussa, Lobophyllia, Favia, активны только ночью (табл. 13.13). Суточная активность кораллов в значительной степени регулируется наружной освещенностью (Sweeney, 1976). Последний автор показал экспериментально, что у фунгий, имеющих четкий циркадный ритм и активных только ночью, можно нарушить его, экспонируя кораллы при непрерывной умеренной освещенности.

С тем, чтобы выяснить сравнительную активность массовых видов кораллов в разное время суток, мы с помощью радиоуглеродного метода определяли интенсивность их хищного питания науплиусами артемий в дневное и в ночное время. Результаты определений показали, что даже те кораллы, которые активны в дневное время (Pocillopora, Stylophora, Acropora sguamosa), охотятся днем с гораздо меньшей эффективностью, чем ночью (табл. 13.14). У видов же кораллов, которые активны в основном ночью, отношение интенсивности ночного питания к дневному составляло 10—15.

Можно думать в связи с этим, что стратегия суточной активности кораллов, активных днем, связана с тем, что такое поведение помогает им интенсифицировать днем свой фотосинтез и свою фильтрационную активность.

Таблица 13.13

Характеристики суточной активности некоторых массовых видов кораллов (данные наши, а также Porter, 1974; Lasker, 1976)

Вид коралла	Размер полипов	Суточная активность
Stephanocoenia	Средние	Все полипы колонии активны круглосуточно
Acropora	Малые	
Pocillopora	То же	
Madracis	”	
Porites	”	
Millepora	”	
Stylophora	”	
Montastrea annularis (дневная морфа)	Средние	
Cyphastrea	Малые	Полипы активны ночью, но значительная часть полипов бывает активна и днем
Goniopora	Средние	
Pavona	То же	
Hydnophora	”	
Diploria	”	
Eusmilia	Крупные	
Fungia	То же	
Agaricia	Мелкие	Более 90% полипов активны только ночью
Siderastrea	Средние	
Montastrea cavernosa	То же	
Montastrea annularis (ночная морфа)	Крупные	
Manicina	Средние	
Meandrina	Крупные	
Mussa	То же	
Isophyllia	”	
Lobophyllia	”	
Mycetophillia	”	
Goniastrea	”	
Favia	”	

Таблица 13.14

Сравнительная интенсивность хищного питания кораллов в дневное и ночное время

Размерная группа полипов; B – биомасса полипов, мгС/экз.	Вид коралла в опыте	Интенсивность питания, мкг С/г в час		C_2/C_1
		Время опыта от 3 до 4 ч дня (C_1)	Время опыта от 1 до 2 ч ночи (C_2)	
Малые полипы; B = 0,015÷0,15	Stylophora	3,80	15,74	4,1
	Pocillopora	3,23	17,18	5,3
	Seriatopora	1,77	10,68	6,0
	Acropora sguamosa	2,21	15,60	7,1
	Porites annae	0,38	3,50	10,1
	Montipora	0,42	3,66	8,7
Средние полипы; B = 0,6÷1,5	Hydnophora	0,47	4,33	9,2
	Leptastrea	0,21	3,06	14,5
	Tubipora	0,88	9,37	10,6
	Galaxea	0,71	8,75	12,3
Крупные полипы; B = 3÷40	Merulina	0,39	4,91	12,6
	Goniastrea	0,29	4,08	14,1
	Echinopora	0,31	4,26	13,7
	Favites	0,27	3,80	14,1
	Symphilla	0,23	3,51	15,3

13.2.2.4. Количественные показатели интенсивности питания

Выше (см. 13.2.1) было отмечено, что основными показателями интенсивности и эффективности гетеротрофного питания водных животных являются элементы балансового равенства потребления и расходования ими пищи: суточный (или часовой) рацион (C), количество усвоенной за тот же срок пищи (A) и ее усвояемость (A/C). Авторы, которые пытались дать количественную оценку интенсивности хищного питания кораллов (Johannes et al., 1970; Johannes, Tepley, 1974; Porter, 1974; Coffroth, 1984), вычисляли отношение найденной величины вероятного рациона к суточным тратам на обмен (M). Так, Портер (Porter, 1974) попытался определить этот вероятный рацион для коралла Montastrea cavernosa, произведя экстракцию содержимого кишечников полипов in situ после первой фазы их интенсивного питания во время вечернего подъема со дна демерсального зоопланктона между 18 и 20 ч. Расчет вероятных величин отношения $A:M$ по приводимым величинам рационов (табл. 13.15) показал, что этот коралл с крупными полипами и длинными щупальцами, являющийся эффективным хищником, в условиях рифа может компенсировать до 25–40% своих трат на обмен за счет хищного питания.

Сильная вариабильность интенсивности питания кораллов in situ была отмечена также у другого вида этого коралла – Montastrea annularis (Lasker, 1976). С помощью того же метода экстракции кишечников полипов in situ было установлено, что две морфы этого коралла, обитающие на карибских рифах и имеющие разную величину полипов, имеют разную стратегию охоты и разную способность ловить зоопланктон. Ночная морфа имеет более крупные полипы, чем дневная, и живет на глубинах более 10 м. Полипы этой морфы активны только ночью (см. табл. 13.13). Основное время ее интенсивной охоты приходится на время вечерней и предутренней миграции демерсального зоопланктона. Дневная морфа обитает на мелководье, и ее полипы активны круглосуточно. Судя по единовременному наполнению кишечников, они менее эффективные хищники, чем полипы ночной морфы. Однако, поскольку полипы дневной морфы активны круглосуточно, их суммарный суточный рацион оказался близким к таковому полипов ночной морфы, активных только в ночное время.

Расчеты ориентировочных величин отношения суточных рационов к тратам на обмен были выполнены также для коралла Porites по результатам наблюдений за относительным количеством полипов, поймавших жертвы, путем периодического фотографирования его поверхности (Johannes, Tepley, 1974). У этого коралла с мелкими полипами и короткими щупальцами, являющегося слабым хищником, указанное отношение оказалось близким к 20%. Сходную величину компенсации трат на обмен сообществом кораллов рифов Пуэрто-Рико за счет его хищного питания приводит Глинн (Glynn, 1973). Сравнительное значение автотрофного и гетеротрофного питания кораллов исследовалось в опытах с кораллом Astrangia danae (Szmant-Froelich, Pilson, 1980; Szmant-Froelich, 1981). Этот коралл обитает в умеренных водах. Часть его колоний в популяциях бывает лишена зооксантелл. Но даже независимо от наличия у них зооксантелл основное их питание – хищное. Автотрофное питание симбионтных колоний этого коралла помогает им переживать периоды, бедные зоопланктоном.

В наших исследованиях хищного питания массовых видов склерактиний Б. барьерного рифа Австралии в качестве основного источника меченой пищи использовались науплиусы артемий размером 0,7–0,9 мм, что близко к средним размерам зоопланктона рифа. Однако, как мы уже говорили, кораллы хорошо потребляют и более крупных науплиусов – до 1,4 мм. В то же время науплиусы артемий сильнее большинства планктонных рачков того же размера и легче вырываются на свободу, будучи загарпуненными нематоцистами. Рационы при хищном питании кораллов были определены в опытах продолжительностью 40 мин в ночное время. Ввиду значительной вариабельности величин рационов, получавшихся в разных опытах ввиду индивидуальных различий отдельных колоний, для каждого вида испытуемых кораллов было выполнено 8–10 параллельных определений. С использованием полученных величин

Таблица 13.15

Количество зоопланктона, потребленного за срок от 18 до 20 часов, полипами коралла Montastrea cavernosa, по данным анализа содержимого их кишечников (Porter, 1974), и расчет, исходя из этих данных, величины суточного рациона (C) и вероятного процента покрытия ими суточных трат на обмен за счет усвоения съеденного зоопланктона (A/M) (при наших расчетах принято, что суточное потребление должно составлять вчетверо большую величину зарегистрированного содержимого кишечника (Porter, 1974), что дыхание самого полипа, исключая дыхание зооксантелл, составляет 70% от суммарного, а усвояемость зоопланктона кораллом составляет 60%

Сроки наблюдений	Общее число обследованных полипов	Суммарные энергетические потребности полипов, кал (M)	Количество зоопланктона в кишечниках		C, кал	A, кал	A/M, %
			мг сухого веса	кал			
26 июля	93	228	0,53	2,9	11,6	7,0	3,0
30 июля	97	238	4,53	24,9	99,6	59,8	25,1
31 июля	92	225	6,78	37,3	149,2	89,5	39,8
26 августа	49	120	0,16	0,9	3,6	2,2	1,8

Таблица 13.16

Элементы пищевого баланса кораллов (мкг С/г в сутки) при хищном питании меченными C^{14} науплиусами артемий размером 0,8 мм (C – рацион, A – усвоенная пища, I – усвояемость, %, B_p – биомасса полипов, M – интенсивность дыхания)

Вид коралла	Элементы пищевого баланса, мкг С/г в сутки		Величины, %		
	C	A	I	A/B_p	A/M
Acropora pulchra	299,3	164,2	72	2,1	106
Picillopora	241,6	169,1	70	5,7	105
Seriatopora	155,9	107,1	69	1,7	61
Stylophora	327,8	949,6	76	8,6	156
Porites annae	55,7	40,5	73	1,85	49
Porites lobata	10,8	7,7	71	2,2	8
Montipora	68,6	47,4	69	1,1	19
Cyphastrea	35,2	25,3	72	0,4	21
Leptastrea	41,9	31,2	74	1,0	35
Pavona	55,8	45,9	82	0,9	44
Hydnophora	63,2	51,6	82	0,9	100
Galaxea	59,3	49,3	83	0,9	54
Merulina	53,8	45,8	85	1,0	34
Coscinarea	44,8	35,9	80	1,4	29
Goniastrea	69,4	58,8	85	2,0	63
Favites	26,6	22,9	86	0,6	44
Symphillia	59,1	47,0	79	0,5	38
Fungia scutaria	114,0	90,8	80	0,8	83
Tubastrea	81,5	58,1	71	0,3	92

ночных часов рационов, величин усвояемости животной пищи кораллами (табл. 13.16), а также сведений о суточной ритмике хищного питания кораллов (см. табл. 13.14) были вычислены величины суточного усвоения пищи разными видами кораллов и найдены отношения этих величин к величинам суточного дыхания (табл. 13.17). Результаты опытов доказали способность склерактиний к интенсивному хищному питанию.

Таблица 13.17

Обобщенные результаты измерения интенсивности гетеротрофного питания склерактиниевых кораллов с помощью радиоуглеродного метода (концентрация пищи: РОВ – 0,3 мг С/л, бактериопланктона – 0,2 мг С/л, науплиусов артемии – 0,35 мг С/л; обозначения см. табл. 13.6)

Вид коралла	Хищное питание		Питание бактериями		Питание РОВ	
	A	*A/M*, %	*A*	*A/M*, %	*A*	*A/M*, %
Acropora pulchra	161,3	105	33,8	22	44,7	52
Acropora squamosa	87,5	83	36,5	35	62,5	60
Acropora palifera	38,7	35	10,8	10	33,5	30
Pocillopora damicornis	176,4	110	31,8	20	44,7	28
Stylophora pistillata	170,3	106	39,7	25	45,2	28
Seriatopora hystrix	163,6	93	37,9	22	50,9	29
Montipora erythraea	52,4	21	28,9	12	52,6	21
Porites annae	37,8	46	23,1	27	32,9	40
Psammocora contigua	32,2	29	7,5	7	23,3	21
Cyphastrea seralia	36,6	30	12,8	11	10,0	8
Leptastrea transversa	43,0	46	74,5	84	28,0	31
Achrelia horrescens	48,6	54	19,2	15	46,5	52
Merulina ampliata	32,6	24	14,0	11	23,1	17
Goniopora sp.	33,1	30	11,8	13	21,1	23
Galaxea fascicularis	54,6	59	17,4	19	42,9	47
Goniastrea pectinata	51,0	55	4,6	5	16,2	17
Echinopora lamellosa	56,6	56	7,0	7	24,1	25
Turbinaria danae	53,9	64	11,3	13	17,6	21
Favites abdita	37,3	72	26,0	50	16,0	31
Symphillia sp.	38,3	31	9,2	15	28,0	22
Fungia scutaria	70,5	64	21,5	19	26,0	24
Tubastrea sp.	176,3	280	84,3	133	44,4	70

За счет хищного питания при концентрациях пищи (науплиусов), близких к верхней границе концентрации зоопланктона в водах над рифами в ночное время, кораллы могли компенсировать от трети до 100% суточных трат на обмен. При этом наибольшие величины суточного усвоения животной пищи в расчете на 1 г веса колонии, а также в процентах от трат на обмен оказались свойственными кораллам с малыми полипами, такими, как Acropora, Pocillopora, Stylophora. У этих кораллов часовой рацион составлял от 6 до 21 мкг С/г и суточное усвоение 134–183 мкг С/г. Будучи рассчитана на биомассу полипов, величина суточного усвоения у этих кораллов составляла 3–5%. Отношение суточного усвоения к суточным тратам на обмен (*A/M*) часто превышало у них 100%. Это означает, что при концентрации зоопланктона в воде 1–3 г/м^3 эти кораллы могут получать за счет хищного питания большую часть необходимой им энергии. Среди кораллов с малыми полипами наименее активными хищниками оказались Montipora и Porites. Слабая активность кораллов из рода Porites, как хищников, отмечалась и другими авторами (Johannes, Tepley, 1974).

Часовые рационы кораллов со средними размерами полипов выражались величинами 2–5 мкг С/г. За счет хищного питания при оптимальной концентрации науплиусов эти кораллы компенсируют 25–50% их трат на обмен (см. табл. 13.16, 13.17). Среди кораллов с крупными полипами наиболее активными хищниками оказались кораллы, полипы которых имеют длинные щупальца, такие, как Goniastrea, Turbinaria Echinopora, Favites, Fungia. Их часовые рационы варьировали от 3 до 7 мкг С/г и отношение *A/M* составляло 55–72%. И все же самым активным хищником среди склерактиний оказался агерматипный коралл Tubastrea sp. Отношение *A/M* у этого коралла достигало 200–280% при средних величинах часовых ночных рационов 13–18 мкг С/г (см. табл. 13.17).

Таблица 13.18

Интенсивность питания кораллов мечеными инфузориями (исходная биомасса инфузорий в опытном аквариуме – 0,4 мг/л, обратная удельная радиоактивность норма (C_r), тел инфузорий $0{,}26 \cdot 10^{-3}$ мкг С/имп.; K = 1,15, продолжительность опыта – 2 ч r_a – радиоактивность рачков в конце опыта за вычетом контроля)

Вид коралла	r_a, 10^3 имп./г	A, мкг С/г/ч	A/M, %	Вид коралла	r_a, 10^3 имп./г	A, мкг С/г/ч	A/M, %
Acropora squamosa	4,35	0,65	9	Psammocora	4,20	0,63	9
Pocillopora	15,90	2,38	22	Tubipora	30,15	4,50	26
Seriatopora	7,12	1,06	8	Leptastrea	4,96	0,74	11
Porites annae	23,60	3,52	31	Goniopora	3,22	0,48	7
P. lobata	7,40	0,70	10	Tubastrea	13,87	2,07	55

В планктоне вод коралловых рифов иногда в значительном количестве встречаются инфузории, в связи с чем возник вопрос о том, могут ли они потребляться кораллами. Опыты, в которых в качестве пищи использовались меченные радиоуглеродом инфузории, показали, что инфузории, как правило, мало потребляются кораллами. Наиболее активным в этом отношении оказался коралл Tubastrea (табл. 13.18).

Чтобы решить вопрос о роли хищного питания кораллов в реальных условиях рифа, необходимо было получить данные о зависимости интенсивности их хищного питания от концентрации зоопланктона и измерить реальную ночную биомассу последнего в водах рифа. Результаты этих определений приводятся на рис. 13.7, 13.8. Форма кривых зависимости интенсивности хищного питания кораллов от концентрации зоопланктона мало варьировала у разных их видов. Она также оказалась сходной с аналогичными кривыми при питании кораллов другими видами корма: РОВ и бактериопланктоном (рис. 13.9). Точка насыщения, соответствующая перегибу кривой, достигалась при его концентрации около 1,5 мг/л сырой биомассы. Такая концентрация зоопланктона обычна в воде над рифами в ночное время. На рис. 13.8 представлена усредненная кривая зависимости интенсивности питания кораллов от концентрации зоопланктона. В качестве основной точки отсчета на оси ординат для построения этой кривой была взята средняя интенсивность усвоения кораллами науплиусов артемий при их концентрации 4 мг/л, близкой к верхней границе биомассы ночного зоопланктона в водах рифов. Она была выражена в процентах от суммарных энергетических потребностей кораллов. Последние не равны тратам на обмен, поскольку они включают также траты энергии на рост и на выделение слизи. Величину суммарных энергетических потребностей вычисляли, принимая, что расходная часть баланса энергии у кораллов включает траты 60% энергии на дыхание, 10% на рост и 30% на экскрецию слизи (Sorokin, 1981a; Сорокин и др., 1983). Средняя величина ассимиляции зоопланктона (науплиусов), измеренная нами с помощью радиоуглеродного метода у 27 видов кораллов при оптимальной концентрации корма 3–5 мг/л, составляла около 60% от суточных их трат на дыхание. Выше было принято, что дыхание должно составлять 60% от суммарных энергетических потребностей кораллов. Тогда средняя суточная величина усвоения ими зоопланктона при его оптимальной концентрации (3–5 г/м^3) должна составлять 36% от их суточных энергетических трат, принятых за 100%.

На построенную таким путем обобщенную кривую зависимости интенсивности питания от концентрации зоопланктона были нанесены значения реальных концентраций ночного зоопланктона, зарегистрированные в водах разных рифов (см. рис. 13.9). Эти реальные концентрации варьируют на разных рифах в среднем от 0,2 до 2 мг/л. При таких величинах концентрации зоопланктона в водах рифов реальная доля хищного питания в энергетическом балансе кораллов должна выражаться величинами от 10 до 30%. На рифах атолла Херон, где проводились описанные исследования питания кораллов, биомасса зоопланктона была близка к 0,5–1 г/м^3. В соответствии с кри-

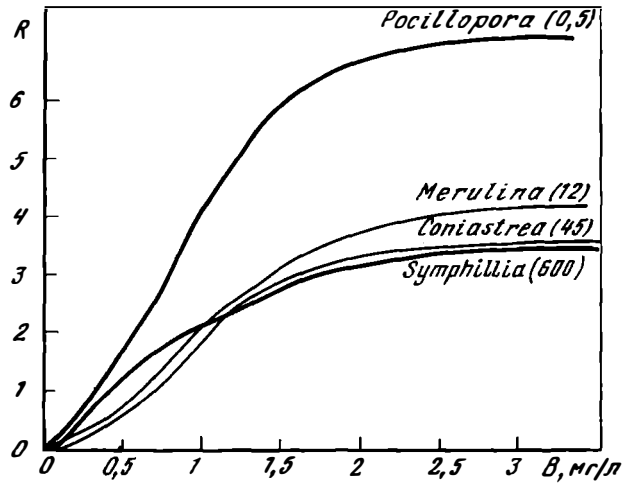


Рис. 13.7. Зависимость интенсивности хищного питания кораллов с разными размерами полипов от концентрации пищи (науплиусов артемий)

R – рацион, мкг С/г за 40 мин, *B* – концентрация пищи, мг/л; цифры в скобках – сырой вес одного полипа коралла, мг

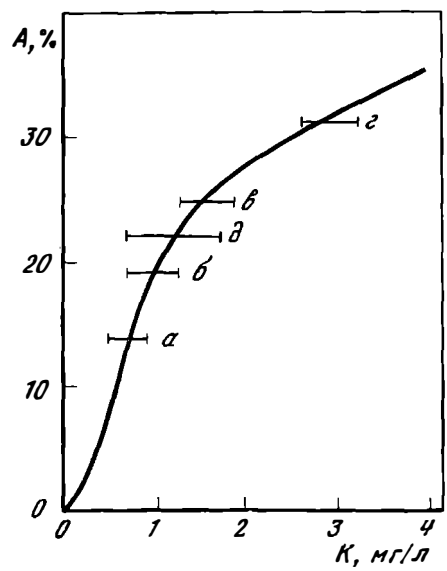


Рис. 13.8. Усредненная кривая зависимости интенсивности хищного питания массовых видов кораллов от концентрации пищи – науплиусов артемий

A – усвоенная пища (% от трат на обмен), *K* – концентрация пищи (мг/л); поперечные линии показывают пределы колебаний биомассы зоопланктона над коралловыми рифами в разных регионах: *а* – Бермуды, *б*, *в* – карибские рифы, *г* – Филиппинские рифы, *д* – рифы у о-ва Херон

вой (см. рис. 13.8) массовые виды кораллов могли здесь формировать за счет хищного питания 10–20% приходной части своего энергетического баланса.

Способность кораллов к фильтрационно-седиментационному питанию бактериопланктоном была выявлена Ди Сальво в опытах, выполненных с применением изотопов S^{35} (Di Salvo, 1971a, 1973), и нами с помощью C^{14} (Сорокин, 1972, 1973) на биологической станции Гавайского университета в заливе Канеохе на о-ве Оаху. Ди Сальво выдерживал колонии кораллов во взвеси меченых S^{35} бактерий в течение 8–12 ч.

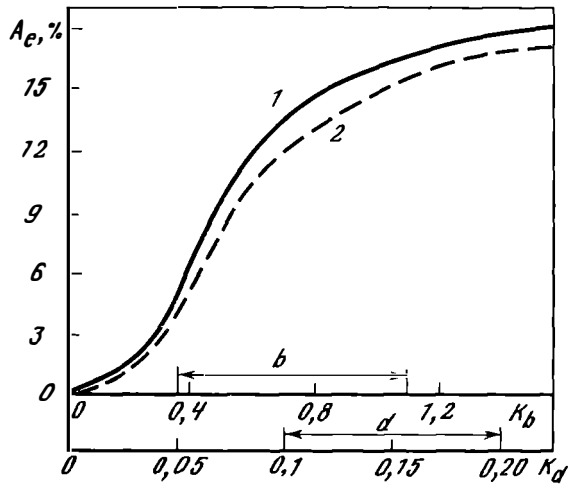


Рис. 13.9. Зависимость интенсивности питания кораллов (A_1, % от трат на обмен) от концентрации пищи: растворенного органического вещества, РОВ (*1*) и бактериопланктона (*2*)

K_d и K_b – концентрации РОВ, мг С/л и концентрация бактериопланктона, мг/л сырой биомассы; *d* и *b* – пределы колебаний концентрации РОВ и бактериопланктона в воде над рифами

Он установил, что при этом кораллы включают в свои ткани до 30–40% внесенной радиоактивности.

Позже нами были выполнены количественные определения интенсивности потребления и усвоения кораллами бактериопланктона (Сорокин, 1984в). Опыты выполнялись при концентрациях бактериопланктона, близких к верхней границе его концентрации в водах рифа: 1,5–3 10^6 кл/мл. Результаты некоторых из них представлены в табл. 13.19, а также в табл. 17. В табл. 13.17 приводятся обобщенные результаты опытов по определению интенсивности усвоения кораллами меченого бактериопланктона. Они представлены в ней как в виде абсолютных величин (A), так и в отношении к тратам на обмен (A/M). Оказалось, что большинство исследованных нами кораллов могут компенсировать за счет питания бактериопланктона 10–20% суточных трат на обмен. У некоторых же видов кораллов интенсивность потребления бактериопланктона была в 2–3 раза выше. К таким видам кораллов относились, Leptastrea, Hydnophora, Favites.

Для проверки реального усвоения бактерий кораллами мы анализировали также выделение ими меченой углекислоты после кормления их меченным C^{14} бактериопланктоном. Судя по выделению кораллами меченой CO_2, органическое вещество потребленного ими бактериопланктона усваивалось полипами, поскольку оно активно включалось в их обмен (Сорокин, 1984в). Измеренная в ходе тех же опытов зависимость интенсивности питания кораллов бактериями от их концентрации показана на рис. 13.9. Интенсивность питания возрастала почти экспоненциально при росте концентрации бактерий до 0,6–0,8 мг/м^3, после чего наблюдался перегиб кривой. Такая концентрация бактериопланктона близка к верхнему ее пределу в водах рифов (см. 6.2.2) Сравнение усредненной кривой зависимости интенсивности питания кораллов от концентрации бактерий (K_b: см. рис. 13.9) с реальными концентрациями бактериопланктона в водах разных рифов позволяет, как и в случае с хищным питанием, оценить относительную долю его в формировании энергетического баланса кораллов. Она оказывается близкой по этим оценкам к 10–15%.

Первые исследователи, установившие факт потребления меченых C^{14} растворенных органических веществ (РОВ) типа глюкозы или глицина кораллами (Stephens, 1962; Goreau et al., 1971), ограничились лишь регистрацией самого факта включения его в состав вещества клеток полипа, не определяя его удельную активность и тем

Таблица 13.19

Питание кораллов меченым бактериопланктоном (обозначения см. табл. 13.19)

Вид коралла	r_a, 10^3 имп./г	A, мкг С/г/ч	A/M, %
Acropora pulchra	5,37	1,17	18
Porites lobata	2,43	0,53	13
Pavona cactus	10,21	2,21	56
Psammocora contigua	1,64	0,36	8
Hydnophora exaesa	8,70	1,90	91
Cyphastrea seralia	1,38	0,30	6
Merulina ampliata	2,71	0; 57	10
Leptastrea transversa	14,02	3,05	82
Favites abdita	5,90	1,28	59
Fungia scutaria	5,79	0,67	15

Таблица 13.20

Усвоение кораллами растворенного органического вещества, измеренное радиоуглеродным методом (r_a – радиоактивность рачков в конце опыта за вычетом контроля, 10^3 имп./г, A – усвоенная пища и M – дыхание кораллов, мкг С/г (по Сорокину 1984б)

Вид коралла	r_a	A	A/M, %	Вид коралла	r_a	A	A/M, %
Actopora pulchra	68,4	1,64	26	Pavona	37,2	0,89	22
Porites lobata	56,4	1,35	33	Hydnophora	33,1	0,79	38
Montipora	72,3	1,73	17	Fungia	41,5	1,0	21
Psammocora	36,0	0,86	18	Tubastrea	79,9	1,91	73
Merulina	35,3	0,85	15				

самым не имея возможности оценить скорость его потребления и усвоения. Это делало неясным вопрос о том, может ли усвоение РОВ полипами иметь какое-либо значение в энергетическом бюджете кораллов в естественных условиях. Выполненные нами с помощью радиоуглеродного метода определения интенсивности питания кораллов РОВ выявили достаточно высокую скорость его потребления полипами всех изученных видов (табл. 13.20). При концентрации усвояемого РОВ в воде 1 мг С/л она составляла 20–60 мкг С/г в сутки, что близко к 20–40% от трат на дыхание (см. табл. 13.17). Последние величины получены с использованием обобщенной кривой зависимости интенсивности питания кораллов РОВ от его концентрации в воде (см. рис. 13.9). Концентрация усвояемого РОВ в водах рифа, по данным метода БПК-полного (см. 4.2.2), составляет в среднем 0,2–0,5 мг С/л. В пределах этих концентраций в условиях опыта кораллы за счет усвоения РОВ могли компенсировать до 12–18% своих суммарных энергетических потребностей.

Как мы видели выше, благодаря большому вниманию к вопросам питания и энергетического баланса склерактиний к настоящему времени мы имеем достаточно четкие представления о составе их пищи, интенсивности питания разными видами доступных им кормов, об их усвояемости кораллами. Выяснена зависимость интенсивности питания кораллов от концентрации пищи и на этой основе найдены подходы к решению вопроса о доле разных источников энергии у герматипных склерактиний в их энергетическом балансе. Так, в условиях станции Херон, где были выполнены анализы зависимости интенсивности питания массовых видов кораллов от концентрации пищи, а также определены естественные концентрации основных ресурсов питания кораллов – зоопланктона, бактериопланктона, РОВ (см. рис. 13.8, 13.9), можно уже

сейчас вычислить долю разных источников энергии в их энергетическом балансе (Сорокин, 1984в). Соответствующие расчеты показывают, что в формировании приходной части энергетического баланса склерактиний, заселяющих мелководные участки рифов этого атолла до глубин порядка 10 м, около 60% энергии дает фотосинтез зооксантелл, 20% – хищное питание и 20% – питание РОВ и бактериопланктоном.

13.2.3. ПИТАНИЕ ЗОАНТАРИЙ, АНТИПАТАРИЙ И ЦЕРИАНТАРИЙ

Сведения о питании зоантарий весьма скудны. Судя по морфологии полипов, а также по наличию в них растительных эндосимбионтов, можно полагать, что по типу питания зоантарии должны быть сходны со склерактиниями. Действительно, имеющиеся данные показывают, что значительную долю энергии зоантарий получают за счет своих автотрофных симбионтов, используя в то же время доступные им ресурсы гетеротрофного питания: зоопланктон, бактерии и РОВ (Reimer, 1970; 1971a; Trench, 1974; Koehl 1977; Sebens, 1977). При этом разные виды зоантарий, по-видимому, в разной степени зависят от источников автотрофного питания. Такие массовые их виды, как Zoanthus sociatus, согласно Тренчу, существуют преимущественно за счет своих растительных симбионтов. В то же время имеются достаточно надежные данные, указывающие на то, что для зоантарий Palythoe хищное питание является необходимым источником энергии и биогенов (Sebens, 1977). В кишечной полости полипов этих зоантарий содержались остатки зоопланктона.

В соответствии с полученными нами данными (табл. 13.21), зоантарии в меньшей степени могут компенсировать траты на обмен за счет фотосинтеза, чем склерактинии. Отношение фотосинтез: дыхание в суточном их балансе у них меньше, чем у последних: 0,9–1 против 1,2–1,5. Следовательно, они должны нуждаться в источниках гетеротрофного питания больше, чем склерактинии. Оба изученных нами вида зоантарий – Palythoe tuberculosa и Zoanthus sociatus способны к хищному питанию. Они усваивают также растительный материал (водоросль хлореллу) и способны потреблять, хотя и менее активно, чем склерактинии, бактериопланктон и растворенное органическое вещество. Триггером пищевой реакции зоантарий, как и у склерактиний, могут быть аминокислоты глицин или пролин (Reimer, 1979a). Антипатарии и цериантарии по своей экологии, включая питание, по-видимому, близки к агерматипным склерактиниям. Основным источником их питания является зоопланктон. Его остатки обнаруживаются в кишечной полости полипов. В условиях эксперимента полипы черных

Таблица 13.21

Биомасса зооксантелл (B_z), интенсивность фотосинтеза (P) и дыхания (M) в мкг С/г сухого веса в сутки и интенсивность питания разными видами корма при их оптимальной концентрации (усвоение A, мкг С/г в час) у некоторых массовых видов зоантарий в сравнении со склерактиниевым кораллом Pocillopora damicornis

Объект	B_z, % от биомассы полипа	M	Фотосинтез		Интенсивность питания (виды корма)							
			P	P/M	хищное (науплиусы)		водоросли (хлорелла)		бактериопланктон		РОВ (гидролизат белка)	
					A	A/M	A	A/M	A	A/M	A	A/M
Zoanthus sociatus	1,5	5750	5330	0,9	3750	65	372	6,4	370	6,4	176	3,0
Palythoe tuberculosa	2,2	200	204	1,0	176	86	14,4	7,2	36	19,4	23	11,5
Pocillopora damicornis	1,8	138	190	1,4	155	113	1,3	1,0	35	25,0	22	16,0

кораллов-антипатарий Antipathes grandis, обитающие на гавайском рифе, ловили, и заглатывали амфипод, копепод, хетогнат (Grigg 1965). Аналогичные наблюдения были выполнены с черными кораллами Cirripathes lutkeni, Antipathes pennacea и A. pedata, взятыми с карибских рифов (Lewis, 1978). Их полипы покрыты ресничным эпителием. Частички пищи они ловят слизевыми сетями, которые затем втягиваются в рот и заглатываются при участии ресничного аппарата орального диска и глотки. Иногда полип использует щупальца для заталкивания пищи в глотку. Полипы этих антипатарий были способны заглатывать очень крупные жертвы. В случае невозможности заглатывания жертвы она опутывается и переваривается вне полипа мезентериальными нитями, выходящими из его рта, как это описано для склерактиний (Lewis, Price, 1976). Ввиду эффективного использования антипатариями механизмов седиментационно-фильтрационного питания, каковыми являются слизевые сети и ресничный аппарат, следует полагать, что они способны питаться бактериопланктоном и РОВ наряду с зоопланктоном (Lewis, 1978), как это свойственно агерматипным склерактиниями.

Цернантарии по строению полипов сходны с антипатариями и, по-видимому, имеют сходный с ними спектр питания. Судя по наличию в их кишечной полости мощных внеклеточных протеаз, они способны легко переваривать крупные жертвы (Tiffon, Boullion, 1975). Установлено, что они выделяют протеазы и через поверхность эктодермы, обладая, таким образом, возможностью переваривать крупные жертвы, пойманные полипом с помощью нематоцистов, вне его тела (Tiffon, 1975).

13.2.4. ПИТАНИЕ МЯГКИХ (ВОСЬМИЛУЧЕВЫХ) КОРАЛЛОВ

Характерной особенностью октокораллов является видимая редукция у них основных органов, которые обслуживают функцию гетеротрофного питания у гексакораллов и у других представителей классов Anthozoa и Hydrozoa (Kawaguti, 1964, 1964a; Mariscal, Bigger, 1977). Полипы Octocorallia имеют редуцированный стрекальный аппарат (книдоцель), редуцированные ресничный эпителий и мезентериальные нити. Книдоциль, столь развитый у гексакораллов, у октокораллов представлен мелкими однотипными разреженными нематоцистами, которые присутствуют у большинства из них фактически в виде рудиментов (Pratt, 1906). Даже само обнаружение нематоцистов на гистологических срезах их полипов требует значительных усилий (Gohar, 1940; Goreau et al., 1971; Mariscal, Bigger, 1977). Мезентериальные нити у полипов Octocorallia развиты слабо. Ресничный эпителий, который густо покрывает полипы склерактиний, у октокораллов практически отсутствует. Он сохраняется у них лишь в глотке и на околоротовом диске. Поверхность щупалец у полипов октокораллов покрыта лишь микроворсинками (Mariscal, Bigger, 1976, 1977).

Щупальца октокораллов имеют перистое строение. По краям их бахромой расположены ряды выростов-пиннул, отсутствующих у полипов склерактиний (Lewis, 1983). Описанные отличия в строении полипов и книдоциля Octocorallia сформировались уже на ранних стадиях эволюции этой группы Anthozoa (Schmidt, 1972). Они давали основания считать, что октокораллы должны иметь отличный от склерактиний тип питания и иные механизмы захвата взвешенной пищи (Pratt, 1906).

Многие представители октокораллов являются герматипными, имея в своих тканях симбиотические зооксантеллы. Именно эти герматипные роды семейств Alcyonacea (Lobophytum, Sarcophyton, Alcyonium, Lithophyton, Sinularia, Xenia) Gorgonaceae (Rhaboloplexaura, Plexaura, Pseudopterogorgia) Stolonifera (Tubipora), как правило, преобладают среди октокораллов, заселяющих освещенные биотипы рифа. Вопрос же о гетеротрофных источниках их питания до сих пор не ясен и является предметом дискуссии (Lewis, 1982; Coffroth, 1984). И дело здесь не только в недостаточной изученности этого вопроса, но и в том, что в отличие от склерактиний отдельные группы октокораллов различаются по стратегии и механизмам питания.

13.2.4.1. Состав пищи

Первые исследования состава пищи мягких кораллов были выполнены с использованием в качестве объекта обитающей в умеренных водах асимбионтной альционарии Alcyonium digitatum (Hickson, 1985; Pratt, 1906). Согласно этим наблюдениям, A. digitatum является хищником и питается мелкими рачками. В то же время данные о слабом развитии у октокораллов книдоцилия и мезентериальных нитей говорили в пользу того, что они не могут быть столь же активными хищниками, как склерактинии. Действительно, анализ содержимого кишечника многих других альционарий показал, что они большей частью были пустыми и лишь изредка содержали остатки мелких рачков (Pratt, 1906). Последующие наблюдения за питанием разных представителей октокораллов как будто подтверждали последний вывод (Chester, 1913, Gohar, 1940, 1948; Kinzie, 1970). Так, при вскрытии полипов ряда альционарий и горгонарий в их кишечной полости не обнаруживали никаких остатков зоопланктона, и Гохар (Gohar, 1940) не смог выявить никаких признаков хищного питания у широко распространенных на рифах альционарий ксений. Мезентеральные нити были у них редуцированы. В присутствии животной пищи они не проявляли никакой пищевой реакции, резко отличались в этом отношении от склерактиний. Кишечники их полипов были, как правило, пусты. Согласно Гохару (1948), герматипная альционария Clavularia также не способна к хищному питанию. По его мнению, основным источником ее питания служат зооксантеллы, избыток которых выбрасывается полипами в его гастральную полость и там переваривается.

В соответствии с результатами наблюдений Гохара, подтвержденных позже Горо (Goreau, 1961; Goreau et al., 1971), сформировалось представление о том, что ксениид, клавулярии и, возможно, многие другие герматипные альционарии вообще утратили способность к гетеротрофному питанию и обеспечивают себя энергией за счет своих растительных эндосимбионтов. И все же логически принять такое заключение было бы трудно даже в отношении ксений. В самом деле, почему эта группа мягких кораллов оказалась неспособной использовать гетеротрофные источники питания, которые дают кораллам огромное преимущество, обеспечивая их биогенами и энергией взвешенной и растворенной органики? Ответ могли дать только новые исследования. Такие исследования, выполненные в последнее время, снова дали противоречивые результаты. Анализы содержимого кишечников Alcyonium digitatum мягкого коралла умеренных вод подтвердили прежние данные о его способности ловить мелкий малоподвижный зоопланктон, несмотря на редукцию нематоцистов на его щупальцах (Sebens, Koehl, 1984). В них можно было обнаружить личинок асцидий и фораминифер. В кишечниках полипов некоторых горгонарий отмечено присутствие велигеров моллюсков (Bayer, 1956; Grigg, 1972). Согласно Кинзи (Kinzie, 1970), горгонария Eunicella clavigera ловит планктонных рачков, хотя большинство других изученных им горгонарий с более мелкими полипами ловили только мелкие частицы детрита, но не могли эффективно питаться зоопланктоном. Было отмечено выедание науплиусов артемий горгонарией Leptogorgia (Leversee, 1976). Полипы горгонарии Pseudoplexaura porosa поедали кусочки меченой C^{14} крысиной печени (Murdock, 1978). Согласно наблюдениям Престона (Preston, 1974), суточная активность горгонарий характеризуется двумя максимумами – дневными и вечерними. Дневной ее максимум, как предполагалось ранее (Wainwriget, 1967), связан с их питанием за счет фотосинтеза зооксантелл, а вечерний – с тем, что горгонарии имеют возможность в это время питаться зоопланктоном в период его вечернего максимума. Многие авторы считают, что сама веерообразная форма большинства агерматипных горгонарий и расположение плоскости вееров перпендикулярно направлению доминирующего течения указывают на их приспособленность к ловле мелких планктонных организмов (Theodor, 1963; Grigg, 1972; Leversee, 1972;, 1976; Kinzie, 1973).

И все же многие авторы, изучавшие питание горгонарий в опытных условиях, склонялись к мнению, что они слабые хищники и способны питаться только пассивно плаваю-

щими пищевыми частицами. В экспериментах полипы горгонарий хватали и заглатывали такие взвешенные частицы, как шарики сефадекса, пропитанные бульоном, или цисты артемий, но плохо ловили зоопланктоны. Схваченные и даже проглоченные полипами науплии обычно выпускались ими целыми и невредимыми (Mariscal, Bigger, 1977; Lasker, 1981; Lasker et al., 1983). В то же время имеются данные, указывающие способность альционарий отфильтровывать и переваривать фитопланктон (Roushdy, Hansen, 1961). Установлена способность альционарий переварить растительный материал – собственные зооксантеллы, избыток которых полипы выбрасывают в свою кишечную полость. В переваривании зооксантелл у ксении Heteroxenia tuscescens участвуют ее редуцированные мезентериальные нити (Schlichter, 1982) В соответствии с данными того же автора (Schlichter, 1982) ксении способны весьма активно усваивать растворенное органическое вещество из морской воды. Он полагает, что этому способствуют постоянные пульсирующие движения полипов, столь характерные для этих альционарий.

Наряду с РОВ важным источником питания для альционарий, по-видимому, является слизь, выделяемая герматипными кораллами. Судя по результатам опытов, выполненных с массовым видом карибских герматипных горгонарий Pseudoplexaura porosa (Coffroth, 1984), горгонарии интенсивно поедают хлопья слизи, выделяемой герматипными кораллами. Интенсивность потребления слизи составляла около 0,9 мг сухого веса на 1 г сухого веса колонии за 10 мин, причем почти 15–30% его усваивалось полипами. Оценивая эти результаты, следует учесть, что калорийность слизи довольно высока: 4–5 кал/мг беззольного сухого веса, причем вещество слизи обогащено азотом (Rublee et al., 1980). Часовое потребление слизи горгонариями было близким к 3 мг сухого веса вещества на 1 г органического вещества их колоний или около 100 ккал/г в сутки, что соответствует компенсации 120–290% суточных трат на обмен. Продолжительность переваривания съеденных горгонарий Plexaura хлопьев слизи в опытах этого автора была близка к трем часам (см. рис. 13.6).

В относительно недавнее время Люис предпринял попытку решить спорный вопрос о способности мягких кораллов к гетеротрофному питанию и попытался выяснить механизмы захвата пищи их полипами (Lewis, 1982). Исследования были выполнены с 24 видами альционарий, горгонарий, а также с представителями порядка Stolonifera (Tubipora) и Telestacea (Telesto). Некоторые из этих видов (Sinularia capillosa, Eunicea tourneforti, Paralemnalia digitoformis, Plexaura flexnosa, Gorgonia ventalina) оказались неспособными ловить и заглатывать жертвы. Остальные, изученные Люисом октокораллы, включая как герматипные их роды и виды (Lobophytum, Sarcophyton, Sinularia, densa, Capnella, Limnalia, Isis, Juncella, Pseudopterogorgia, Plexaura, Telesto, Tubipora), так и агерматипы (Dendronephthea, Rumphella, Briareum, Muriceopsis, Gorgonia), ловили и заглатывали планктонных рачков. Только ксенииды отвергали в лабораторных опытах все виды взвешенной пищи, как это было ранее показано Гохаром (Gohar, 1940). Однако, анализируя содержимое желудков ксений, взятых из природы, Люис выявил у части из них проглоченных полипами планктонных организмов с размерами до 1,5 мм: рачков, полихет, велигеров, яиц беспозвоночных. Неспособность ксений ловить взвешенную пищу в опытных условиях в стаканчиках, помещенных на столик микроскопа, возможно, объясняется тем, что для успешной их ловли длинными щупальцами со слабой мускулатурой последние должны делать пассивные возвратно-поступательные движения под воздействием движений воды на мелководьях рифа, где они обычно обитают. Именно этим, по-видимому, и объясняется отсутствие ксений в приглубых участках склона и лагуны.

Противоречивость существующих представлений о способности октокораллов к гетеротрофному питанию связана также и с тем, что они гораздо хуже, чем склерактинии, переносят условия эксперимента (Lewis, 1982). К тому же стратегия питания и его механизмы сильно варьируют в пределах этой группы. Мы попытались подойти к решению данного вопроса путем определения спектра питания представителей разных таксонов октокораллов с помощью радиоуглеродного метода (см. 13.2.1),

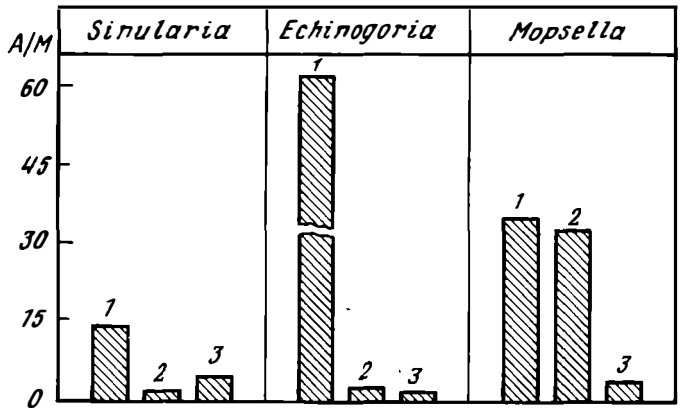


Рис. 13.10. Спектр питания некоторых октокораллов

A/M – процент покрытия трат на обмен за счет хищного питания науплиусами артемий (*1*), планктонными водорослями (*2*) и бактериопланктоном (*3*)

создавая акклимированным к условиям эксперимента колониям весь спектр потенциальных источников питания в одной серии опытов, исключив тем самым влияние на результаты их физиологического состояния. Параллельно в тех же сериях опытов определяли спектр питания склерактиний в целях сравнения их с октокораллами. Типичные результаты опытов, выясняющих спектр питания октокораллов, приводятся на рис. 13.10. В целом они подтвердили выводы Люиса (Lewis, 1982) о способности октокораллов к гетеротрофному питанию. Однако спектры питания у представителей разных их групп оказались весьма различными. У большинства подопытных видов при оптимальной концентрации пищи (2–4 мг/л сырой биомассы) преобладало хищное питание. На втором месте по интенсивности усвоения было питание их бактериопланктоном. В меньшей степени большинством из них потребляются и усваиваются бактериопланктон и РОВ. Наиболее активными хищниками среди изученных видов октокораллов оказались агерматипные октокораллы: альционарии (Dendrophephtea, Spongotes) и горгонарии Bebryce, Acabaria. В питании горгонарий с мелкими полипами (Mopsella) значительную роль играли водоросли, которые переваривались и усваивались полипами. Способность мягких кораллов в отличие от склерактиний переваривать растительные клетки была ранее показана Гохаром (Gohar, 1940). Все изученные октокораллы потребляли и усваивали бактериопланктон и растворенное органическое вещество. Установлено, что в процессе потребления РОВ мягкими кораллами (Xenia) участвует ферментная система активного транспорта (Schlichter, 1982).

13.2.4.2. Механизмы захвата пищи и ее переваривание

Упоминавшиеся выше существенные отличия морфологии полипов октокораллов от полипов шестилучевых кораллов основываются на принципиальном различии в механизмах захвата ими пищи. Восьмилучевые кораллы как более древняя и более примитивная по своему строению группа Anthozoa используют более примитивный способ охоты, который состоит в механическом захвате жертв очень подвижными щупальцами, которые мгновенно реагируют на контакт с добычей. Их ловчая поверхность увеличена за счет окаймляющей их края бахромы – длинных выростов-пиннул. Таким способом полипы октокораллов захватывают как движущиеся жертвы, так и пассивно плавающий планктон и пищевые частицы (детрит, фекалии, комочки слизи). Добыча захватывается быстрым движением перистых щупалец и сразу же отправляется в рот (Lewis, 1982). К такому способу захвата пищи другие Anthozoa, имеющие голые щупальца без пиннул, не способны. При этом октокораллы с мелкими полипами и относительно короткими щупальцами схватывают добычу всем их венчиком в кула-

чок, заталкивают щупальцами в глотку и заглатывают. Таким способом ловят активных планктеров, а также крупные пассивно плавающие пищевые частицы, многие агерматипные горгонарии и альционарии со средними и мелкими полипами (Akabaria, Mopsella, Gorgonia, Leptogorgia, Rumphella), а также герматипные альционарии (Alcyonium, Isis, Echinogorgia, Lemalia, Capnella, Plexaura). Октокораллы со средними и крупными полипами и с длинными щупальцами чаще всего схватывают добычу путем быстрого изгибания самого щупальца, вошедшего в контакт с потенциальной добычей. Изогнувшееся щупальце вместе с пиннулами в этом случае образует "ловушку", в которой оказывается добыча. Пойманная таким способом добыча подносится ко рту, где она захватывается ресничками и уносится ими в глотку. Если добыча крупна, щупальце заталкивает ее в глотку, в которую иногда входит при этом конец самого щупальца. Часто добыча заталкивается в глотку при участии щупальца, расположенного напротив того, которое поймало добычу. В случае поимки крупной и сильной добычи некоторые кораллы из этой группы используют способ, описанный выше для октокораллов с мелкими полипами, т.е. добыча ловится всем венчиком щупалец. Такой способ поимки добычи характерен для многих герматипных октокораллов, таких, как Lobophytum, Sinularia, Sarcophyton, Dendronephthea, Plexaura, Telesto, Tubipora. У некоторых агерматипных горгонарий и у октокоралла Corallum rubrum пиннулы на их удлиненных щупальцах в период охоты вытягиваются в длинные ловчие нити, которые обвиваются вокруг добычи – мелких зоопланктеров или пассивно плавающих пищевых частиц (Abel, 1970). Сильно редуцированный книдоциль октокораллов не участвует в поимке крупной добычи (1–2 мм), но, возможно, участвует в поимке микрозоопланктона. В усвоении РОВ и в захвате мелкой пищевой взвеси такой, как бактериопланктон, могут участвовать покрывающие поверхность щупалец и пиннул микроворсинки (Meriscal, Bigger, 1977).

Герматипные альционарии Xenia, Heteroxenia и Briareum, которые имеют длинные щупальца и удлиненные пиннулы и полипы которых сидят на длинных столонах, используют, согласно Люису, несколько отличный механизм захвата добычи. Их длинные щупальца с удлиненными пиннулами постоянно движутся вместе с водой, а у ксений имеют еще собственные ритмические движения. При этом они часто касаются рта. Люис считает, что именно в этот момент они оставляют на околоротовом диске захваченные пиннулами пищевые частицы, которые затем транспортируются околоротовым ресничным аппаратом в глотку и заглатываются. При этом он отрицает участие слизи в поимке пищи ксениями и другими октокораллами, утверждая, что единственным механизмом питания является прямой механический захват пищевых частиц. С таким выводом согласиться трудно, тем более что именно ксения, а также и некоторые другие альционарии выделяют слизь. Согласно нашим наблюдениям, поимка ими жертв, особенно таких, как сильные науплиусы артемий, происходит с использованием слизевых сетей следующим образом. Коралл при пищевой реакции расправляет полипы и выделяет слизевые тяжи. Запущенные в аквариум науплиусы запутываются в слизевых сетях. Двигаясь и пытаясь от них освободиться, она наматывают тяжи на себя, как шпулька нитку, и неизбежно притягиваются при этом к полипу, который захватывает стреноженного рачка. Если же рачок обрывает слизевой тяж, то он все равно оказывается стреноженным слизью. Его движения становятся хаотическими, и он неизменно натыкается на щупальца полипа. Часто такие стреноженные рачки, натыкаясь друг на друга, спутываются в один клубок обрывками слизевой сети. Такие "клубки" по 3–4 рачка при своем хаотическом движении снова попадают в слизевую сеть или натыкаются на схватывающий их полип. При наблюдениях за питанием склерактиний мы не обнаружили такого способа использования ими слизевых сетей. Можно полагать, что у альционарий слизевые сети намного прочнее, чем у склерактиний.

Описанный выше способ хищного питания с использованием слизевых тяжей мы наблюдали у альционарий Sarcophyton, Lobophytom, Alcyonium. Что же касается использования слизи для поимки добычи горгонариями, то в соответствии с нашими наблюдениями оно имеет место у герматипных их видов, которые вырабатывают слизь

при участии своих растительных симбионтов. У агерматипных горгонарий, равно как и у агерматипных альционарий, таких, как Dendronephtea или Spongotes, этот механизм действительно отсутствует по причине отсутствия у них источника органического вещества для образования слизи, каковым у всех герматипных кораллов, гидрокораллов и зоантарий является фотосинтез их зооксантелл.

Для многих октокораллов свойственна реакция мгновенного "схватывания", проявляемая сразу большой группой полипов. Такая реакция отсутствует у склерактиний. Она выражается в том, что при контакте щупальца одного из полипов с активно движущейся или пассивно плывущей крупной добычей, например с икринкой, одновременно с ним все соседние полипы молниеносным движением сжимают свои щупальца в кулачок, как бы схватывая невидимую добычу (Lewis, 1982). Биологический смысл такой пищевой реакции вполне очевиден. Контакт одного из полипов с добычей сигнализирует о появлении пищи в воде, окружающей полипы. В этом случае возрастает вероятность случайной поимки пищи соседними полипами ввиду известной агрегированности пищевых объектов в толще воды над рифом, вызванной роением зоопланктона, наличием в воде слизистых макроагрегатов и т.п. Процесс пищеварения у мягких кораллов сходен с таковым у других Anthozoa. Полное переваривание проглоченного кусочка печени полипами происходило только за срок около суток (Murdock, 1978a). Согласно наблюдениям Люиса (Lewis, 1982), науплиусы артемий перевариваются полипами альционарий Sarcophyton за срок от 8 до 12 ч. Таким образом, полипы октокораллов способны переваривать животную пищу. Однако процесс пищеварения у них длится в 2–3 раза дольше, чем у склерактиний, что, по-видимому, связано у них с частичной редукцией мезентериальных нитей.

13.2.4.3. Интенсивность гетеротрофного питания октокораллов

Какие-либо серьезные определения интенсивности хищного питания до последнего времени фактически отсутствовали. Имевшиеся попытки ее определения не были строго количественными. В их числе: анализы содержимого кишечников полипов (Lewis, 1982), определения количества проглоченных ими цист артемий или шариков сефадекса в условиях эксперимента (Lasker, 1981; Lasker et al., 1983) и анализы убыли численности науплиусов в проточных аквариумах в присутствии колоний горгонарий (Leversee, 1976). Все эти данные, а также сведения о малой эффективности октокораллов как хищников (Lasker, 1981) указывали на то, что за счет хищного питания октокораллы вряд ли могут получать достаточное количество необходимой им энергии. Поскольку же по крайней мере агерматипные октокораллы всю энергию должны получать только за счет гетеротрофного питания, такая ситуация неизбежно наталкивала на предположение о том, что основой его является не хищное, а седиментационно-фильтрационное питание взвесью, псевдопланктоном, микропланктоном, а также питание растворенной органикой (Mariscal, Bigger, 1977; Lasker, 1981). Когда мы приступали к решению вопроса об интенсивности питания октокораллов, нам тоже такое представление о спектре их питания казалось наиболее вероятным. Мы применили для его решения радиоуглеродный метод (см. 13.2.1). Для изучения хищного питания мягких кораллов использовали науплиусы артемий, велигеры аплизий и инфузорий Strombidium. Культура инфузорий была получена нами путем отлавливания отдельных экземпляров из аквариумов с икрой аплизий. В качестве растительной пищи использовали взвесь меченых водорослей Isochrysis и морской хлореллы. Для исследований были выбраны представители наиболее массовых видов мягких кораллов: альционарии Lobophytum, Litophyton, Sacrophyton, Sinularia, Alcyonium, Capnella, Cladiella, Nephtea, Xenia; горгонарий Rumphella, Plexaurella, Echinogorgia, Isis, Bebryce, Acabaria, Mopsella, Rhabdoplexaura; столонифера Tubipora musica. Для сравнения питания герматипных и агерматипных октокораллов со склерактиниями в опытах в качестве объектов использовались также герматипная склерактиния Stylophora pistillata и агерматипная склерактиния Dendrophyllia sp. Сбор колоний мягких кораллов для опытов производили, погружаясь с аква-

лангом. При этом выбирали молодые колонии небольших размеров. Их осторожно отделяли от субстрата вместе с подошвой, чтобы не травмировать колонию. Такие отдельные колонии весом от 5 до 30 г использовали в опытах с альционариями. В опытах с горгонариями от их колоний отрезали веточки весом 5–20 г и акклиматизировали их к условиям опыта, выдерживая в проточных аквариумах на нейлоновой сетке в течение нескольких дней. Для опытов выбирали наиболее активные экземпляры колоний с открытыми полипами. Опыты выполняли в ночное время. Продолжительность их экспозиции в опытах с меченым кормом составляла от 2 до 4 ч. Далее колонии отмывали от меченого корма и пересаживали в аквариумы с немеченой пищей на срок 2–3 ч, после чего определяли радиоактивность их тканей и вычисляли количество усвоенного ими в состав их тканей вещества меченого корма. Для получения средних часовых величин интенсивности усвоения ими меченого корма мы выполнили 3–6 определений для каждого их вида. Затем, исходя из этих средних часовых величин, вычисляли суточные величины, полагая (в соответствии с натурными наблюдениями), что колонии октокораллов активны в суточном цикле в течение полусуток. Суточные величины усвоения сравнивали затем с рассчитанными для каждого их вида энергетическими потребностями (см. 13.1.2). При этом принимали, что траты на дыхание у них составляют 80% от общих энергетических потребностей.

Результаты определений показывают, что все изученные нами массовые представители герматипных октокораллов , как альционарий, так и горгонарий. способны в той или иной мере к гетеротрофному питанию, хотя степень использования ими тех или иных потенциальных источников питания сильно варьирует у разных их представителей. В разной степени отдельные их виды могут использовать практически все основные источники пищи. Они потребляли в опытах мезозоопланктон (науплиусы артемий), микрозоопланктон (инфузорий, велигеров и коловраток; табл. 13.22, 13.23), планктонные водоросли, бактериопланктон и растворенное органическое вещество. За счет хищного питания мезозоопланктоном герматипные альционарии и горгонарии, судя по результатам опытов, могут компенсировать до трети (10–30%) трат на дыхание. Предположение о том, что они преимущественно питаются микрозоопланктоном не подтвердилось в наших опытах (см. табл. 13.23). Интенсивность питания их коловратками, велигерами и инфузориями в целом была невысокой. За счет их потребления они компенсировали в среднем от 1 до 5% суточных трат на обмен. Среди герматипных октокораллов лучше других потребляли микрозоопланктон Rumphella и Tubipora. Слабее других потребляли его Capnella и Cladiella.

На втором месте в качестве источника гетеротрофного питания у них стоят бактерии. За счет питания бактериопланктоном большинство из них могут компенсировать от 3 до 11% энергетических потребностей. Наибольшей способностью к потреблению бактериопланктона среди октокораллов обладает столонифера Tubipora, компенсирующая за счет его усвоения до трети своих энергетических потребностей. Герматипные октокораллы хорошо потребляют также и растворенную органику, компенсируя при этом 2–14% энергетических потребностей при ее концентрации в воде 0,5–1 мг С/л. Водоросли даже при их достаточно высокой концентрации усваиваются ими в минимальных количествах. Суммарное гетеротрофное питание (см. табл. 13.22) при оптимальной концентрации пищи в воде позволяет разным видам герматипных октокораллов обеспечивать от 6 до 40% приходной части своего энергетического баланса. Остальную энергию они получают, как это видно из таблицы, за счет фотосинтеза своих зооксантелл. Значение гетеротрофного питания как источника энергии особенно существенно у тех их видов, у которых фотосинтетическая продукция ниже их энергетических потребностей ($P_t/M < 1$). Таковы, например, альционарии Alcyonium, Lobophyton и столонифера Tubipora.

Агерматипные мягкие кораллы оказались более активны, чем герматипные. За счет питания науплиусами артемий или велигерами большинство из них могут компенсировать свои энергетические потребности (табл. 13.24). Самыми активными хищниками оказались альционарии и горгонарии с относительно крупными полипами, такие, как

Таблица 13.22

Интенсивность автотрофного (фотосинтез, P_t) и гетеротрофного питания (A, мкг/г сухого веса колонии в сутки) герматипных октокораллов и доля отдельных источников питания в компенсации трат на дыхание (M, мкг С/г в сутки), выраженная в процентах (A/M) (другие обозначения: A_n – суммарная интенсивность гетеротрофного питания и A_t – общая интенсивность питания ($A_n + P_t$), мкг С/г в сутки)

Таксоны	Вид коралла	M	Автотрофное питание	
			P_t	P_t/M
Сем. Alcyonaceae	Litophyton sp.	1890	3470	180
	Lobophytum roxasi	940	620	66
	Alcyonium molle	6410	3730	58
	Sinularia densa	239	500	210
	Sarcophyton glaucum	1060	970	92
	Cladiella humesi	451	1052	223
	Lemnalia rhabdota	489	887	181
	Rumphella aggregata	571	734	128
	Paralemnalia clavata	553	979	177
	Xenia elongata	693	666	96
Сем. Gorgoneceae	Isis hippurus	390	744	190
	Rhabdoplexaura princeps	1170	1520	130
Сем. Stolonifera	Tubipora musica	214	120	56
Пор Scleractinia	Stylophora pistillata	195	190	97

Примечание: a – пища – науплиусы артемий; b – коловратки.

Таблица 13.23

Питание мягких кораллов микрозоопланктоном (обозначения см. табл. 13.22)

Вид коралла	Пища–инфузории Strombidium		Пища–велигеры		Вид коралла	Пища–инфузории Strombidium		Пища–велигеры	
	A	A/M	A	A/M		A	A/M	A	A/M
Alcyonium	7,4	0,7	4,1	0,4	Xenia	12,2	1,7	2,4	0,3
Cladiella	16,4	3,6	0,3	0,1	Isis	6,6	1,7	2,2	0,6
Lobophytum	2,1	0,4	26,7	5,1	Rumphella	14,4	3,6	35,0	8,9
Sarcophyton	2,7	0,5	19,6	3,4	Acabaria	62,2	9,1	98,6	14,5
Sinularia	8,7	3,6	8,8	3,6	Tubipora	2,5	1,3	19,6	10,3
Lemnalia	2,7	0,6	27,4	5,7	Pocillopora	42,0	27,0	59,7	38,5
Paralemnalia	5,1	0,9	20,4	3,7	(склерактиния)				

Spongotes Bebryce, Acabaria. В то же время горгонария Mopsella с мелкими полипами практически не потребляла науплиусов, зато с поразительной интенсивностью питались водорослями, а также и бактериями, компенсируя за счет их усвоения до половины трат на обмен. Этим своим свойством она резко выделялась среди других родственных ей и сходных с ней по структуре горгонарий, таких, как Acabaria. Сравнительно слабым хищником оказалась также горгонария Plexauroides. Агерматипные горгонарии способны достаточно интенсивно питаться микрозоопланктоном. Это было установлено опытами с кораллами Acabaria, которая, питаясь велигерами, компенсиро-

Гетеротрофное питание								A_n/M	A_t/M
хищное питание		питание водорослями		питание бактериями		питание РОВ			
A	A/M	A	A/M	A	A/M	A	A/M		
210[a]	11	10	0,5	125	7	105	6	25	205
230[a]	25	28	3	63	7	24	3	38	104
840[a]	14	47	1	216	3	78	1	19	77
9b	4	1	0,4	1	0,4	43	18	23	233
287[a]	27	8	1	85	8	45	4	40	132
4b	1	2	0,5	5	1	18	4	6	239
9b	2	10	2	19	4	19	4	12	193
40b	7	1	0,2	12	2	14	2	11	139
24b	4	35	1	59	11	25	5	26	202
14b	2	0,6	0,1	29	4	6	10	16	112
4b	1	1	0,3	28	7	8	2	10	200
360[a]	30	32	3	60	5	23	2	40	170
60[a]	28	0.6	0,3	57	27	20	9	64	120
375[a]	192	1,0	0,5	21	11	13	7	210	307

вала около 15% трат на обмен (см. табл. 13.23). Агерматипная альционария Nephtea питалась микрозоопланктоном (коловратками) намного слабее (3% от трат на обмен, см. табл. 13.24).

Представленные выше данные указывают, на существование тонкой трофической специализации отдельных видов агерматипных горгонарий. По-видимому, некоторые их виды с мелкими полипами ориентированы на потребление разных форм растительного и животного микропланктона, детрита или псевдопланктона. В целом же агерматипные октокораллы в большинстве своем являются хищниками и сравнительно мало используют другие источники взвешенной пищи, а также РОВ, получая за счет использования последних всего 3–6% потребленной им энергии. При сравнении агерматипных видов октокораллов и склерактиний (Tubastrea) в отношении интенсивности и спектра их питания (см. табл. 13.22) выясняется, что последние способны намного полнее и с большей эффективностью использовать доступные источники пищи: зоопланктон, бактериопланктон, РОВ. Так, Tubastrea способна компенсировать энергетические траты, питаясь одним только бактериопланктоном. При оптимальной концентрации основных источников пищи интенсивность усвоения ею пищи почти в 5 раз выше ее энергетических трат.

Представленные выше материалы показывают, что у герматипных октокораллов, так же как и у герматипных склерактиний, основным источником энергии служит фотосинтез их растительных эндосимбионтов. Вместе с тем эти октокораллы намного слабее, чем склерактинии, пользуются гетеротрофными источниками питания, особенно зоопланктоном. В равных условиях опыта склерактинии намного эффективнее, чем большинство мягких кораллов, использовали зоопланктон, взвешенную пищу и РОВ. Это вполне соответствует данным о более совершенной функциональной морфологии

Таблица 13.24

Интенсивность питания агерматипных октокораллов (A, мкг/г сухого веса в сутки) и доля отдельных источников гетеротрофного питания в компенсации трат на дыхание (M, мкг С/г в сутки), выраженная в процентах (A/M); A_n – общая интенсивность питания

Таксоны	Вид коралла	M	Гетеротрофное питание								A_n/M
			хищное питание		питание водорослями		питание бактериями		питание РОВ		
Сем. Alcyonaceae	Nephthea sp.	1080	34[b]	3	8	7	17	2	43	4	16
	Spongotes sp.	2160	3120[a]	144	26	1	145	7	70	3	155
Сем. Gorgonaceae	Echinogorgia lenzii	1770	1540[a]	87	28	2	42	2	24	1	92
		1460	757[a]	52	50	4	70	4	17	2	62
	Bebryce indica	1310	1320[a]	100	23	2	117	9	50	4	115
	Acabaria nicksoni	1120	1280[a]	115	36	3	82	7	27	2	127
	Mopsella aurantia	645	45[a]	6	220	34	110	16	26	4	60
Пор. Scleractinia	Tubastrea	63	176[a]	280	–	–	84	133	44	70	483

Примечание: *a* – пища – науплиусы артемий, *b* – коловратки.

их полипов. Имеющиеся данные позволяют сделать предварительный вывод о том, что высокая конкурентоспособность октокораллов в борьбе за субстрат с гексакораллами, по-видимому, связана не с их трофической активностью и не с оппортунистичностью в отношении источников питания, а скорее с выработанными в процессе их длительной эволюции средствами химического антагонизма (Coll et al., 1982), а также с их большей толерантностью в отношении к неблагоприятным факторам среды, таким, как осушка, загрязнение, затенение (Nishihara, Yamarato, 1974).

13.3. БАЛАНС ПИТАНИЯ КОРАЛЛОВ И УДЕЛЬНАЯ СКОРОСТЬ РОСТА ПОЛИПОВ И ЗООКСАНТЕЛЛ

Вопрос о соотношении автотрофного и гетеротрофного питания как реальных источников энергии и роста кораллов всегда был в числе ключевых вопросов их физиологии (Odum, Odum, 1956; Muscatine, 1980). Многие наблюдения говорили в пользу того, что кораллы могут полностью обеспечивать себя энергией за счет автотрофного питания. Показано, например, что кораллы могут жить внутри губок в воде, полностью освобожденной этими фильтраторами от взвешенной пищи (Porter, 1974). В лаборатории кораллы долго выживали на свету в воде, освобожденной от планктона (Franziskett, 1970). Затенение кораллов на участке рифа путем натягивания над его поверхностью черного пластика через 5 недель вызвало отмирание многих кораллов и обесцвечивание других выбросом зооксантелл (Rogers, 1979). В суточном балансе фотосинтез у большинства кораллов превышает дыхание ($P_t : M_t > 1$). И все же эти данные вряд ли могут быть однозначным доказательством чисто автотрофного питания герматипных кораллов. Действительно, с одной стороны нельзя считать всю автотрофную продукцию, произведенную зооксантеллами, приходной частью энергетического баланса самого полипа. Таковой может быть только та ее часть, которая транслоцирована зооксантеллами в его ткани. С другой стороны, дыхание как таковое – явление лишь одной из многих расходных статей энергетического баланса, поскольку полип использует значительную часть энергии на рост, размножение, отдачу слизи и РОВ. К тому же в зонах рифа с пониженной освещенностью, заселенных кораллами, интенсивностью их фотосинтеза заметно падает, несмотря на их способность к световой адаптации (Drew, 1973). Соответствен-

Таблица 13.25

Баланс расхода фотосинтетической продукции (мкг С/см² поверхности колонии в сутки) кораллом Stylophora pistillata, обитающим на неодинаковых глубинах в разных условиях освещенности (данные: Muscatine et al., 1984, 1985; Falkovsky et al., 1984)

Статьи баланса, показатели экологической эффективности	Глубина, м		Статьи баланса, показатели экологической эффективности	Глубина, м	
	15	45		15	45
Валовая продукция фотосинтеза зооксантелл (P_t)	140,1	32,2	Выделение РОВ	8,2	14,0
			Усвоено полипом и запасено	33,3	
Дыхание зооксантелл (R_z)	2,6	1,0	Процент поглощения энергии	53	86
Чистая продукция зооксантелл ($P_t - R_z$)	137,5	31,2	падающей радиации		
			Квантовый выход поглощенной	1,94	16,8
Рост зооксантелл (G)	1,2	0,7	энергии	96	93
Транслокация (T_i)	136,3	30,5	Процент транслокации чистой		
Дыхание животных тканей полипа	94,8	52,5	продукции зооксантелл (T)		

Таблица 13.26

Элементы суточного баланса энергии коралла Porites porites в калориях на 300 мг сухого веса живой ткани его колоний, обитающих на глубине 10 м, при средней освещенности 830 μE/(м²·с) (P_t – валовая продукция фотосинтеза зооксантелл)
(данные: Edmunds, Davies, 1986)

Элемент баланса	Зооксантеллы		Животные ткани полипа	
	Калории	% от P_t	Калории	% от P_t
Вход энергии	47,6	100,0	37,2	78,0
Дыхание	11,1	21,2	12,5	26,3
Рост	0,4	0,8	3,0	6,3
Транслокация	37,2	78,0	–	–
Размножение	–	–	0,2	0,4
Отдача во внешнюю среду	–	–	21,4	45,0

но в этих зонах неизбежно должна возрастать доля гетеротрофного питания в их энергетическом балансе.

Для решения вопроса об энергетическом балансе у кораллов были применены разные подходы. Мы попытались решить его, определив долю разных источников гетеротрофного питания в суточном балансе энергии, приняв, что траты на обмен (M_t) составляют 60% от общих энергетических потребностей. Схема расчетов доли гетеротрофного питания в общем балансе энергии коралла дана выше. В соответствии с расчетами, основанными на результатах экспериментальных определений интенсивности гетеротрофного питания кораллов в конкретных условиях освещенной зоны рифа у о-ва Херон, сообщество герматипных кораллов формирует свой энергетический баланс следующим образом: 70% энергии дает фотосинтез зооксантелл, 20% – хищное питание и 20% – питание бактериопланктоном и РОВ. Согласно аналогичным расчетам Люиса (Lewis, 1981), зооксантеллы обеспечивают в среднем 65% общих энергетических потребностей герматипных кораллов.

Другой подход к решению этого вопроса состоит в определении величин чистой продукции зооксантелл (P_{nz}), процента транслокации продукции зооксантелл в клетки полипа-хозяина (T), дыхание самого полипа за вычетом дыхания зооксантелл (M_a). Тогда доля автотрофного питания полипа в компенсации своих трат на обмен (CZAR) будет выглядеть следующим образом: $CZAR = P_{nz}T/M_a\%$ (Muscatine et al., 1984, 1985).

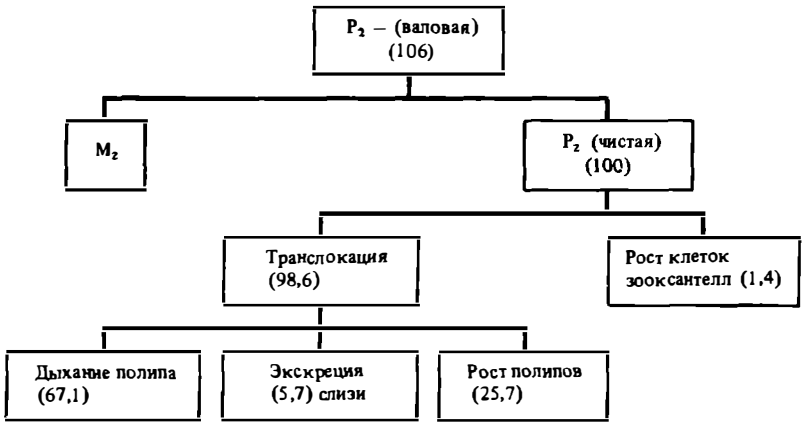


Рис. 13.11. Схема баланса расхода продукции фотосинтеза зооксантелл (P_z, отн. величины) коралла Stylophora; M_z – дыхание зооксантелл (по: Muscatine et al., 1983)

Абсолютная величина транслокации (T_t) для этих расчетов была получена как разность между чистой продукцией зооксантелл и их тратами на их собственный рост (G). Тогда $T = (P_{nz} - G) \cdot 100\%/P_{nz}$. Удельная скорость роста зооксантелл определялась путем измерения времени их генерации по частоте встречаемости во взвеси свежевыделенных зооксантелл и клеток, ядро которых находилось в стадии метоза (Wilkerson et al., 1983). В результате упомянутыми авторами был вычислен баланс расхода энергии фотосинтетической продукции колониями коралла (Stylophora pistillata, обитавшими на глубинах 15 и 45 м при разных условиях освещенности (табл. 13.25, рис. 13.11). Как видно из этой таблицы, колонии коралла Stylophora в освещенной зоне способны полностью компенсировать все свои энергетические траты только за счет фотосинтеза зооксантелл, тогда как колонии, живущие при недостатке света, могут компенсировать за счет фотосинтеза менее половины своих энергетических потребностей, хотя отношение $P{:}M$ у них в дневное время выше 1. Эти колонии получают недостающую энергию за счет гетеротрофного питания. Величина транслокации продукции фотосинтеза зооксантеллами, согласно балансовым расчетам, должна составлять у этого коралла около 98%.

Аналогичные определения баланса энергии были выполнены для колоний кораллов Pocillopora eydouxi (Dawis, 1984) и Porites porites (Edmund, Davis, 1986). Однако в этих случаях авторы определяли дыхание самих зооксантелл во взвеси in vitro и получили их величины от 9 до 21% от валовой продукции фотосинтеза вместо 2–3%, полученных расчетным методом. Соответственно последние авторы определили для перечисленных выше кораллов меньшие величины транслокации: 90% для колоний коралла Pocillopora и 78% для коралла Porites (табл. 13.26). Сами полипы расходуют на дыхание около трети транслоцированной продукции фотосинтеза. Остальную энергию они тратят на выделение слизи и создание запасных веществ.

Описанные попытки анализа баланса энергии кораллов, безусловно, являются первым приближением к решению проблемы и не лишены серьезных недостатков. В частности, в балансе коралла Stylophora, представленном в табл. 13.25, явно занижены расчетные траты зооксантелл на обмен: у свободно живущих водорослей они близки к 15–20% от продукции фотосинтеза. Явно занижена и измеренная в кратковременных опытах с помощью C^{14} отдача кораллами органического вещества. В этом случае отдача его происходит в основном за счет немеченого вещества, которое с помощью C^{14} не учитывается. По нашим прямым измерениям эта отдача близка к 20% от валового фотосинтеза коралла в освещенном биотопе рифа, а не 5%, как это следует из табл. 13.25. Поэтому и процент транслокации (95%) несомненно этими авторами завы-

шен. Его реальную величину можно оценить в 70–80% от P_t. В соответствии с измерениями Титлянова и др. (1988в) процент транслокации (точнее: CZAR – процент транслоцированной продукции в дыхании животной ткани полипа) близок к 70–75%. С этой точки зрения более реален баланс энергии коралла Porites porites, представленный в табл. 13.26.

Удельная скорость роста зооксантелл кораллов (суточный P/B-коэффициент) оценивается величинами 0,009–0,013 за сутки (время одной генерации 40–70 дней (Wilkerson et al., 1983; Muscatine et al., 1984, 1985). Те же авторы оценивают удельную скорость роста полипа коралла Stylophora по данным прямых измерений близкой к 0,002–0,004 в сутки или 0,7–1,5 генераций в год. Близкие величины удельной скорости роста живых тканей полипов (около 0,003 в сутки) были получены для коралла Porites (Edmunds, Davies, 1986). При такой же величине время удвоения массы живой ткани полипов будет близким к 9 мес. Согласно же Вилкерсону и др. (Wilkerson et al., 1983), удельная скорость роста зооксантелл у коралла Montastrea значительна (0,01–0,4 в сутки), что намного выше скорости роста тканей самого полипа. Тем не менее полипы могут регулировать численность зооксантелл в тканях путем частичного переваривания их избытка (Reimer, 1971; Fitt, Trench, 1980; Colley, Trench, 1985). Мы выполнили расчеты удельного прироста (G) биомассы полипов массовых видов кораллов, заселяющих верхние освещенные горизонты рифов, пользуясь физиологическим методом расчета трат энергии на рост:

$$G = M_t K_2 / 1 - K_2,$$

где K_2 – коэффициент использования усвоенной пищи на прирост и M_t – траты на дыхание. Для разных видов кораллов величина суточных коэффициентов P/B (в данном случае – G/B) варьировала в пределах 0,006–0,02 (Сорокин, 1984в). Согласно сходным расчетам Люиса (Lewis, 1981), в среднем для сообщества герматипных кораллов величина суточного коэффициента P/B близка к 0,005 (годовой коэффициент P/B – 1,8–2,0). Несомненно, что такие относительно небольшие траты энергии на рост полипов с избытком обеспечиваются энергией за счет транслокации и гетеротрофного питания. Поэтому скорость роста кораллов лимитируется не ею, а интенсивностью кальцификации и ограниченной скоростью роста известкового скелета, а также (в меньшей степени) недостатком связанного азота, поскольку в транслоцируемых зооксантеллами продуктах фотосинтеза преобладают безазотистые соединения (отношение C/N в них ~ 30, Muscatine et al., 1984).

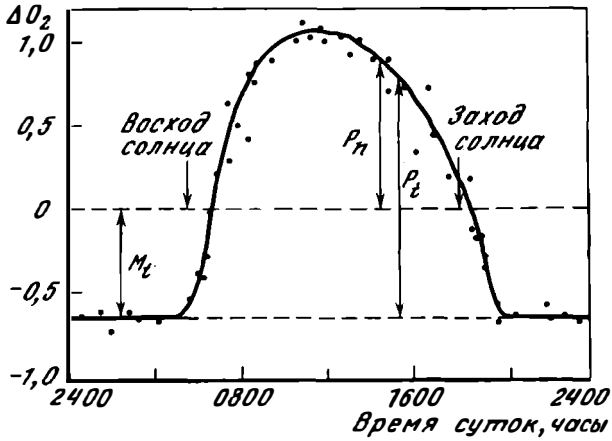
ГЛАВА 14

БИОГЕОХИМИЧЕСКИЙ МЕТАБОЛИЗМ И ЭНЕРГЕТИКА КОРАЛЛОВОГО РИФА

Понятие "метаболизм сообществ рифа" было впервые предложено Х. и Т. Одумами в их большой работе (Odum, Odum, 1955). Используя данные о суточных колебаниях концентрации кислорода в воде над рифом атолла Эниветок, они вычислили суточные величины валового фотосинтеза заселяющего риф донного сообщества (P_t) и его дыхание (M_t). Позже для определения интенсивности метаболизма сообщества были использованы другие аналогичные методы учета колебания концентрации O_2, CO_2, PO_4, pH в открытой части над рифом в суточном цикле или вниз по течению в пробах воды, заходящей на риф и уходящей с него. Такой подход к изучению динамики элементов в водах над рифом скорее является биогеохимическим (Smith, Jokiel, 1975; Smith et al., 1975). Поэтому определяемый метаболизм рифа можно назвать биогеохимическим метаболизмом в отличие от метаболизма отдельных сообществ рифа, таких, как сообщество перифитона, сообщества кораллов и макрофитов.

В биогеохимическом метаболизме рифа доминируют процессы фотосинтеза, дыхания и кальцификации. Их интенсивность выражают обычно в граммах углерода на квадратный метр поверхности дна. В рыхлых донных осадках лагуны, каналов, подножия рифа существенное значение имеют также и анаэробные процессы, среди которых преобладают сульфатредукция и денитрификация. Уже первые исследования биогеохимического метаболизма на тихоокеанских атоллах показали, что коралловые рифы – это автотрофные по балансу экосистемы, которые функционируют при высоком уровне продуктивности и при высоких скоростях обмена в обедненной солевыми биогенами среде (Odum, Odum, 1955). Однако на рифах, расположенных вблизи больших островов и получающих значительный приток органического вещества с суши, в балансе они часто бывают гетеротрофными (Gordon, Kelley, 1962; Coreau et al., 1971; Kinsey, 1985). Сама сбалансированность автотрофных и гетеротрофных процессов в экосистеме рифа на биогеохимическом уровне выражается в соизмеримости валовой продукции органического вещества всеми растениями и симбиотическими водорослями (P_t) и гетеротрофной его деструкции в процессах дыхания всех гетеротрофов рифа (M_t), где $P_t : M_t \sim 1$ (Kinsey, 1983, 1983a)). В отдельных биотопах, в зонах или фациях рифа это соотношение может быть больше или меньше единицы (Сорокин, 1980а; Жариков, 1987), но в целом в пределах экосистемы рифа как единого целого оно обычно близко к единице или (в условиях значительного терригенного стока) несколько меньше. Сбалансированность автотрофных и гетеротрофных процессов на рифе указывает на то, что чистая продукция сообщества рифа (P_n) очень мала, поскольку она равна разности $P_t - M_t$. Тем не менее ее определение имеет существенное значение для оценки возможных масштабов в эксплуатации ресурсов рифа. Действительно, изъятие вторичной продукции без разрушения системы возможно лишь за счет ресурсов чистой продукции.

Определение размеров чистой продукции осложняется тем, что при рассмотрении энергетического баланса экосистемы рифа обычно учитывают как приходную часть только первичную продукцию донных биотопов рифа, игнорируя первичную продукцию фитопланктона и другие вероятные ее источники, роль которых на многих рифах может быть соизмеримой со значением фотосинтеза донных автотрофов. В их числе поступление органического вещества с терригенным стоком, нагоны синезеленых водорослей (см. 4.2), постоянное поступление в зону рифа с проходящими над ним водами океана зоопланктона, выедаемого рифовыми рыбами и кораллами (см. 10.5), поступление



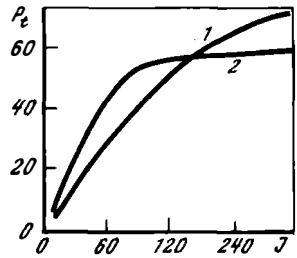


Рис. 14.1. Типичная кривая суточного хода интенсивности часовых изменений концентрации кислорода в воде над рифом (ΔO_2, мг/ч), используемая для расчетов суточных величин валовой (P_t) и чистой продукции фотосинтеза (P_n), а также дыхания (M_t) его сообществ (по: Smith, Kinsey, 1978)

Рис. 14.2. Зависимость интенсивности валового фотосинтеза (P_t, м.моль $O_2/м^2$ в час) сообществ флета Риф-рифа (Б. барьерный риф) от интенсивности света (J, $Вт/м^2$) (Barnes, Deveraux, 1984)
1 – участок с преобладанием кораллин, *2* – участок с преобладанием кораллов

с водами океана растворенного органического вещества и детрита, которые используются в качестве пищи донными фильтраторами рифа и включаются в пищевую сеть (см. 6.2). Что касается расходной части баланса, то наряду с тратами на обмен сообщества рифа теряют значительное количество энергии в виде органического вещества и планктона, которые выносятся с рифа в океан с уходящими с него водами. Эти источники должны, безусловно, учитываться при анализе энергетического баланса экосистемы рифа. Как отмечалось выше, в пределах отдельных биотопов рифа (лагуна, флет, внешний склон) отношение P_t/M_t может сильно варьировать. В одних биотопах рифа (флет, внешний склон) обычно преобладают автотрофные процессы фотосинтеза, в других, таких, как лагуна, зона рва ("moat") у внешнего края рифа, преобладают процессы гетеротрофной деструкции, питаемые за счет поступления в эти биотопы органического вещества из зон, где преобладают автотрофные процессы. Вполне очевидно также, что преобладание гетеротрофных деструкционных процессов над автотрофными неизбежно в зонах рифа, куда в большом количестве поступает органическое вещество с терригенным стоком.

Сам уровень автотрофной продукции большей части донных биотопов коралловых рифов, да и экосистем коралловых рифов в целом, оцениваемый по величинам их суточного валового фотосинтеза, оказался близок к рекордному его уровню (8–15 г $С/м^2$ в сутки), который характерен лишь для экосистем тропических лесов, зарослей макрофитов на шельфе умеренных морей (келп) или зон интенсивного апвеллинга в океане. Столь высокие величины первичной продукции возможны лишь при многоярусном или объемном (ветвистом), но не однослойном распределении фотосинтезирующих элементов (листьев, клеток фитопланктона или зооксантелл) в пределах освещенной зоны (Odum et al., 1958; Dahl, 1976; Jokiel, Morrissey, 1986). Основные фотосинтезирующие агенты рифа – кораллы, макрофиты и морские травы создают ветвистую многоярусную структуру, благодаря которой суммарная фотосинтезирующая поверхность биотопов рифа в несколько раз (от 5 до 25 раз) превосходит проективную площадь дна (табл. 14.1). Такое возрастание фотосинтезирующей поверхности в сочетании со способностью фотосинтетического аппарата кораллов и макрофитов, обитающих в условиях недостатка света к световой адаптации, обеспечивает

Таблица 14.1

Индекс (*Si*) площади фотосинтезирующей поверхности (отношение ее к проективной поверхности дна) в донном биотопе зоны опор внешнего склона карибского барьерного рифа Белиз (данные: Dahl, 1976)

Компонент	(*Si*)	Процент от суммарной фотосинтезирующей поверхности
Живые кораллы, включая полипы	13,8	53
Водоросли	6,0	23
Перифитон	6,25	24

высокий квантовый выход фотосинтезирующих донных сообществ и в конечном итоге высокую первичную продукцию (Beyers, 1966). Существенно, что порог светового насыщения в сообществах флета, как правило, бывает ниже максимальной интенсивности солнечной радиации в середине дня в 1,5–2 раза и составляет от 100 до 200 Вт/м^2, несмотря на частичную затененность поверхности фотосинтезирующих организмов (рис. 14.2). Это позволяет им функционировать с высокой эффективностью в течение большей части светового дня. Как видно на рис. 14.1, в период с 8 ч утра до 16 ч фотосинтез превышает в них дыхание.

Формирование представлений о биогеохимическом метаболизме рифа и его механизмах идет как путем его изучения в целостных сообществах, так и путем накопления и обобщения данных о функциональной активности отдельных ее компонентов. При этом большинство исследователей в числе компонентов рифа не учитывают планктон как таковой, считая, что его вклад в общий метаболизм рифа очень мал. Наши определения показали некорректность такого подхода. Вклад планктонного сообщества рифа в его суммарный метаболизм и особенно в процессы гетеротрофной деструкции (дыхания) весьма существен и составляет 10–30% от его суммарной величины (см. 6.3.3). В числе основных компонентов донных биотопов рифа, создающих автотрофную продукцию; зооксантеллы симбионтных животных (кораллов, зоантарий, фораминифер), донные водоросли (талломные макрофиты, нитчатки, микроводоросли перифитона и песка, кораллины, эндолитические синезеленые водоросли, а также морские травы) (Lewis, 1977).

Вопросы методологии изучения биогеохимического метаболизма в экосистеме рифа и основные результаты исследований по данной проблеме обсуждены и обобщены в ряде обзоров (Lewis, 1977, 1981; Sournia, 1977; Kinsey, 1983, 1983a, 1985).

14.1 МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ

В ходе изучения метаболизма рифа наметились два основных методических подхода, один из которых состоит в измерении необходимых параметров в открытой воде над рифом и второй – в их измерении во временно изолированных сообществах: в склянках, аквариумах под колпаками или на участках рифа, изолированных от окружающих вод пленкой. Первый подход применяется в двух вариантах. В первом случае регистрируется разность концентрации кислорода, которая возникает в потоке воды при его прохождении над сообществами рифа. Этот метод применим лишь на относительно мелководных участках флета с постоянным сильным течением, занятых интенсивно функционирующими сообществами с высоким уровнем метаболизма. На участках с малыми течениями и значительной глубиной (биотопы лагун или внешнего склона) параметры метаболизма определяют, измеряя изменения концентрации кислорода в толще воды на одной станции в течение суток.

Большинство авторов, следовавших такому биогеохимическому подходу, пользовались преимущественно первым из перечисленных вариантов (Odum, et al., 1959; Nair, Pillai, 1972; Smith, 1973; Smith, Marsh, 1973; Pichon, 1985), а иногда и обоими сразу (Quasim et al., 1972). Выполнение серии одномоментных измерений разности концентрации кислорода на фиксированном участке рифа по ходу течения в дневное время дает возможность вычислить чистую продукцию кислорода сообществом за счет

фотосинтеза (P_n), а ночью – его потребление за счет дыхания (M_t). Если принять, что дневное дыхание равно ночному, тогда сумма $P_n + M_t$ дает величину валового фотосинтеза (P_t).

Проведя измерения величины P_n (и соответственно P_t) в разное время суток, получают кривую суточного хода фотосинтеза и с ее помощью вычисляют суточные величины P_t и M_t так же, как это делается для кораллов (см. рис. 14.1). Иногда для нахождения суточной величины P измеряют ее часовую величину в середине дня и, считая ее постоянной в течение светового дня, умножают на его продолжительность в часах (Kinsey, Domm, 1974; Kinsey, 1978).

При слабых скоростях течения на участках лагуны или в зоне патч-рифов, на участках рифа, отгороженных пленкой, или микроатоллах измерения прироста или убыли кислорода в течение суток производят на одной станции (Kinsey, Domm, 1974; Kinsey, 1978). Мы измеряли метаболизм рифа, анализируя прирост или убыль кислорода на одной станции за короткие промежутки времени (2–3 ч), в периоды полного прилива или полного отлива, когда течение над рифом практически отсутствует и над исследуемым участком (судя по движению поплавков) стоит одна и та же водная масса.

Первые определения с применением методов измерения концентрации кислорода в открытой воде были выполнены без учета обмена кислорода с атмосферой (Sargent, Austin, 1949; Odum, Odum, 1955). В последующих работах авторы вносили поправки на этот обмен, определяя и вводя в расчеты коэффициент диффузии в соответствии с рекомендациями (Odum, 1956; Odum, Hoskin, 1958; Marsh, Smith, 1974; Kinsey, Domm, 1978). Коэффициент диффузии кислорода в зависимости от скорости ветра при 20–30 °С в условиях рифа варьирует в пределах от 0,5 до 2,0 г O_2/м^2 в час при 100%-ном дефиците кислорода (Kinsey, Domm, 1974). Для экспериментального определения величины коэффициента диффузии в воде над рифами был предложен метод его измерения с помощью плавающей полусферы, наполовину заполненной воздухом (Murphey, Kremer, 1983). Одно из слабых мест метода измерения метаболизма рифа по показателю изменений концентрации кислорода в открытой воде состоит в невозможности прямого определения величины дневного дыхания, интенсивность которого приравнивается в данном случае к интенсивности дыхания, определенной в ночное время. В то же время величина дневного дыхания служит основой для расчетов валовой продукции. Равенство интенсивности ночного и дневного дыхания сообществ рифа и в особенности его растительных ассоциаций вызывает некоторые сомнения, особенно в связи с влиянием процесса фотодыхания (Tolbert, Osmond, 1976).

В работах ряда авторов в качестве показателя интенсивности метаболизма сообществ рифа были использованы изменения концентрации CO_2 pH и щелочности в воде над рифом во времени или по ходу течения. Анализ этих изменений позволяет вычислить параметры фотосинтеза, дыхания и скорость кальцификации (Smith, Kinsey, 1978). С целью автоматизации определений перечисленных параметров метаболизма сообществ рифа в открытой воде в недавнее время были разработаны специальные мониторы, смонтированные в буях. Монитор регистрирует необходимые параметры, включая также T °С воды по мере прохождения буя по течению над рифом. Собранные монитором данные фиксируются на магнитной ленте. Затем они вводятся в ЭВМ и обрабатываются по специальной программе (Barnes, 1983; Barnes, Deveraux, 1984).

Один из вариантов метода измерения метаболизма сообществ рифа in situ состоит в изоляции отдельных участков рифа с помощью своеобразной ограды из полиэтиленовой пленки (Kinsey, 1972, 1978). Другой вариант методики состоит в установке на дне рифа галерей из полиэтиленовой пленки типа парника, направленных своими открытыми концами по направлению доминирующего приливно-отливного течения. На обоих концах такой галереи с помощью кислородных датчиков производят измерения разницы концентрации O_2, вызванной прохождением воды над рифом на занятом ею участке (Rogers, 1979a). Одновременно с помощью красителя измеряют в ней скорость течения. Результаты этих измерений, выполнявшихся в разное время суток, позволили вычислить параметры метаболизма рифа без поправок на обмен с атмосферой.

Таблица 14.2

Отношение суточной продукции фотосинтеза к часовой (K) в сообществах перифитона на отмерших кораллах в разные интервалы времени в течение светового дня

Интервал времени, ч	K	Интервал времени, ч	K	Интервал времени, ч	K
8–9	10,2	11–12	7,9	14–15	13,2
9–10	8,4	12–13	8,8	15–16	16,8
10–11	7,8	13–14	10,7	16–17	24,0

Другой подход к получению количественных оценок интенсивности метаболизма сообществ рифов состоит в измерении в кратковременных опытах параметров фотосинтеза и дыхания изолированных в аквариумах или в склянках отдельных компонентов сообществ (массовых видов кораллов, макрофитов, морских трав) или целых изолированных колпаками сообществ в виде небольших участков песчаного дна, кусков флета, обломков кораллов, покрытых перифитоном. Измерив интенсивность фотосинтеза или дыхания таких компонентов или изолированных сообществ в кратковременном опыте за какой-то период суток и зная суточный ход изменений этих показателей, можно вычислить их суточные величины в расчете на их поверхность или на их вес. Затем, измерив процент покрытия дна биотопа совокупностью данных компонентов, можно рассчитать искомые величины интенсивности метаболизма всего сообщества донного биотопа (March, 1970; Сорокин, 1971; 1980; Quasim et al., 1972, Sournia, 1976; Пропп и др., 1983). Для измерения интенсивности фотосинтеза наряду с кислородным методом применяли и радиоуглеродный, считая, что она дает величину чистой продукции (Сорокин, 1971; 1973, 1980; Bittaker, Iverson, 1976). В качестве сосудов для таких измерений использовали проточные и непроточные склянки и аквариумы, устанавливаемые при естественном свете в лаборатории или in situ на рифе. В последние годы наметилась тенденция использовать крупные, изолированные в аквариуме экосистемы-микрокосмы объемом в несколько кубических метров для изучения метаболизма сообществ рифа (Adey, 1983).

При применении данной методики основные измеряемые параметры P и M определяются в кратковременных опытах в разное время суток и вычисляются в расчете на час. Для вычисления суточных их величин и особенно суточной величины P исходя из часовой достаточно измерить суточный ее ход в данном биотопе (см. рис. 14.1). Исходя из полученной кривой можно вычислить коэффициенты K, выражающие отношение часовых величин продукции, измеренных в разное время суток, и суточной продукции, аналогичных таковым при расчете суточной продукции фотосинтеза кораллов (табл. 14.2).

Величины дыхания при использовании обоих описанных выше подходов к изменению метаболизма сообществ рифов (измерения в открытой воде или измерения в замкнутых сосудах) определяются обычно в ночное время. Для расчетов суточных величин часовые величины интенсивности дыхания умножают на 24, полагая, что днем скорость дыхания равна ночной. При использовании изолированных сосудов иногда измеряют дыхание и днем. При этом четкой разницы дневного и ночного дыхания у большинства авторов не прослеживается, хотя имеются данные, говорящие о том, что днем дыхание ряда кораллов может быть заметно выше, чем ночью (Титлянов и др., 1985).

Величины фотосинтеза и дыхания при изучении метаболизма сообществ рифа выражают чаще всего в единицах углерода на квадратный метр за сутки (Quasim et al., 1972; Kinsey, Domm, 1974). Для перевода единиц кислорода в единицы углерода пользуются фотосинтетическим (PQ) и дыхательным (RQ) коэффициентами. Их величина для донных фотосинтезирующих сообществ рифа определялась рядом авторов (Kinsey, 1979; 1985; Barnes, Devereux, 1984; Pichon, Morrisey, 1985). Величины RQ (CO_2/O_2) варьировали в разных биотопах рифа от 0,85 при доминировании в них кораллов до 1,1–1,6 при доминировании водорослей. Высокие величины RQ были зарегистрированы в биотопах, занятых водорослевыми матами, расположенными на рыхлых осадках,

где возможны анаэробные процессы. Фотосинтетический коэффициент (O_2/CO_2), как правило, варьирует в более узких пределах: 0,9–1,15, хотя иногда в биотопах, занятых водорослевыми матами и рыхлыми осадками, он снижается до 0,6 в виду влияния анаэробных процессов.

14.2. СУТОЧНЫЕ КОЛЕБАНИЯ СОДЕРЖАНИЯ КИСЛОРОДА И CO_2 В ВОДЕ НАД РИФАМИ

Газовый режим в зоне рифов характеризуется большой амплитудой суточных колебаний концентрации кислорода и углекислоты, а также pH. Амплитуда изменений концентрации кислорода в воде достигает 5–8 мг O_2/л, что само по себе является следствием высокого уровня биогеохимических процессов отдачи и потребления кислорода сообществами обитателей рифа. Примеры суточного хода кривой изменения концентрации кислорода в воде над рифами приводятся на рис. 14.3. На рис. 14.1 представлен пример кривой интенсивности изменения концентрации кислорода (ΔO_2) в пределах часовых интервалов, на основе которых вычисляются величины фотосинтеза. На рис. 14.4 приводятся типичные результаты изменений концентрации кислорода в воде на разрезах через риф, выполненных в разное время суток.

Приведенные примеры показывают, что за считанные часы концентрация кислорода в воде над рифом может возрасти в 1,5–2 раза, несмотря на высокую температуру воды и часто возникающее в ней в дневное время перенасыщение кислородом, которое приводит к его усиленной отдаче в атмосферу, особенно в мелководных зонах рифов с высокой турбулентностью. Подробные исследования суточных изменений концентрации кислорода в воде над рифами были выполнены на атолле Херон (Kinsey a Kinsey, 1967). Ночью концентрация кислорода в воде над рифом снижалась до 30% насы-

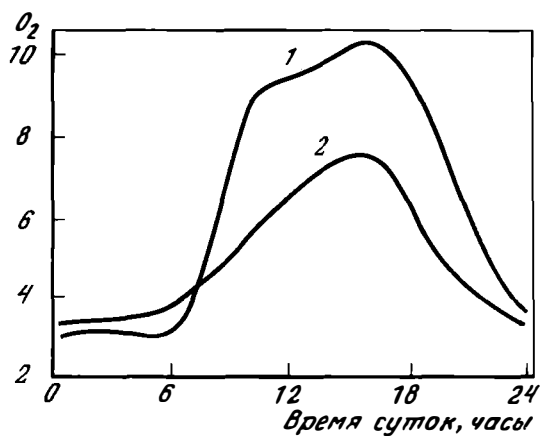
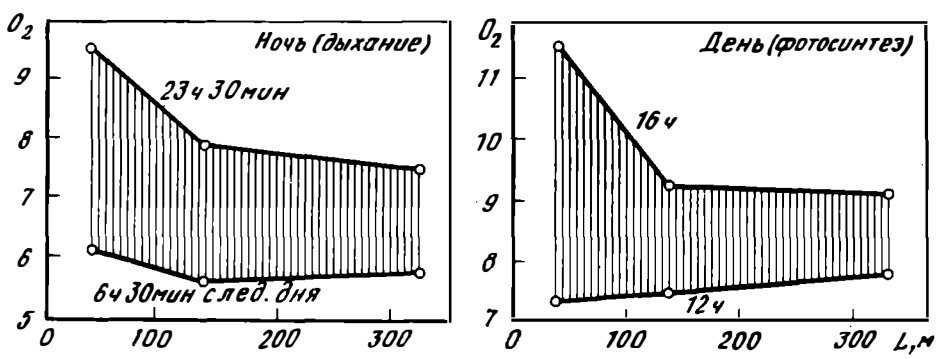


Рис. 14.3. Изменение концентрации кислорода (O_2, мг/л) в воде над рифом в течение суток (Kohn, Helfrich, 1957; Sournia, 1976)
1 – риф у о-ва Лизард. Большой барьерный риф, *2* – риф у о-ва Кауаи, Гавайи

Рис. 14.4. Изменения концентрации кислорода в воде (O_2, мг/л) в течение суток на разрезе через подветренный риф у о-ва Коэтиви, Сейшельские острова; *L* – расстояние от берега, м



щения (2,1 мг O_2/л), а в дневное – возрастала до 180% насыщения (около 11 мг O_2/л). Существенное влияние на размах концентрации кислорода в воде над рифом оказывает то обстоятельство, что во время приливов на риф снова приходит уже обедненная (в ночное время) или обогащенная (в дневное время) кислородом вода, ушедшая ранее с рифа во время отлива. Интенсивность видимого прироста концентрации кислорода, пропорциональная чистой продукции фотосинтеза, достигает 1–2 мл O_2/л в час (средние величины 0,5–1,5 мг O_2/л). Интенсивность убыли концентрации O_2 в воде над рифом ночью, пропорциональная дыханию сообщества, выражается величинами 0,2–1,5 мг O_2/л в час при средних глубинах 0,5–1,5 м. На разрезах через риф наибольшие колебания концентрации кислорода происходят над мелководными участками рифа (см. рис. 14.4).

Размах суточных колебаний щелочности в рифовых водах составляет 100–300 мк эквивалентов в литре, размах pH – 1–2 единицы (от 7,5 до 8,5–9,5). Главные причины этих колебаний – процессы фотосинтеза, дыхания, и кальцификации (Kinsey, 1972; Smith, 1974).

14.3. ИНТЕНСИВНОСТЬ ПРОЦЕССОВ БИОГЕОХИМИЧЕСКОГО МЕТАБОЛИЗМА СООБЩЕСТВ РИФА

Метаболизм углерода в сообществах рифа на 5–20% (в зависимости от глубины) обеспечивается за счет функционирования планктонных сообществ. Остальная его доля приходится на донные сообщества. Из этой доли около 10–30% потока углерода из воды в донные сообщества приходится на долю кальцификации, остальные 70–90% этого потока обеспечиваются за счет фотосинтетической его ассимиляции в составе органического вещества донных автотрофов: растений, цианобактерий и симбиотических животных (Atkinson, Grigg, 1984; Kinsey, 1985). Сам уровень биогеохимического метаболизма углерода и кислорода в процессах фотосинтеза, дыхания, роста живых тканей и кальцификации, протекающих в донных биотопах коралловых рифов, близок к максимальному уровню, известному для природных экосистем. Величина валового фотосинтеза сообществ рифа во многих случаях бывает близкой к теоретическому верхнему ее пределу. Так, для сообществ ветвистых кораллов до 100%-ным покрытием поверхности дна этот предел считается близким к 60 г С/м^2 в сутки (Odum, Odum, 1955). В водных растительных ассоциациях теоретический максимум фотосинтетической продукции близок к 40 г С/м^2. Для сухопутных растений максимально возможная автотрофная продукция близка к 8 г С/м^2 (Larkum, 1983). Фактически зарегистрированная максимальная величина валовой продукции фотосинтеза биотопа с преобладанием кораллов составляла около 34 г С/м^2 и в биотопе с преобладанием водорослей – 30 г С/м^2 в сутки (Gordon, Kelley, 1962; Connor, Adey, 1977). Наибольшие величины валового фотосинтеза, как правило, характерны для зон интенсивного роста ветвистых кораллов в приглубых биотопах подветренных рифов с преобладанием патч-рифов, а также в биотопах внешнего края рифа с относительно низкой турбулентностью. Они составляют в таких биотопах 10–20 г С/м^2. Высокие величины валового фотосинтеза характерны также для биотопов, занятых густыми зарослями макрофитов, нитчаток и морских трав (7–20 г С/м^2 в сутки).

Средний уровень фотосинтетической продукции (4–9 г С/м^2) характерен для смешанных донных сообществ риф-флета, занятых живыми кораллами, макрофитами, нитчатками, кораллинами (табл. 14.3–14.6). В сообществах внешнего склона валовой фотосинтез варьирует в пределах 0,6–7 г С/м^2 в зависимости от глубины и уровня освещенности (Davis, 1977). Согласно этому автору, величина валового фотосинтеза, выражающаяся в верхних освещенных горизонтах значением 3 г С/м^2 в сутки, на глубине 40 м снижается до 0,6 г С/м^2 при относительно небольшом снижении интенсивности дыхания. Вполне очевидно, что при этом в сообществе нижних горизонтов внешнего склона начинают доминировать гетеротрофные процессы. Валовой фотосинтез участков флета, внешнего края рифа и склона, занятых кораллинами, как правило,

Таблица 14.3

Показатели интенсивности биогеохимического метаболизма в сообществах рифов (P_t и P_n – валовая и чистая продукция фотосинтеза, M_t – дыхание (все величины в г С/м^2 в сутки), G – кальцификация, кг $CaCO_3$/м^2 в год)

Сообщество	Местоположение рифа	P_t	M_t	P_n	P_t/M_t	G	Литературный источник
1	2	3	4	5	6	7	8
Смешанное сообщество флета, занятого живыми кораллами, кораллинами и перифитоном	Атолл Ронгелап	6,0	6,0	0	1	–	Smith, March, 1973
	Там же	4,0	3,5	0,5	1,1	4,0	Sargent, Austin, 1949
	Атолл Эниветок	9,6	9,6	0	1,0	–	Odum, Odum, 1955
	Атолл Уантри	7,5	6,8	0,7	1,1	4,6	Kinsey, Domm, 1974
	Атолл Рангироа	2,6	2,5	0,1	1,0	20,5	Pichon, 1985
	Атолл Каваратти	6.2	2,5	3,7	2,5	–	Quasim et al., 1972
	Риф Кауаи, Гавайи	7,9	7,2	0,7	1,0	1,0	Kohn, Helfrich, 1957
	О-ва Лизард, Б. барьерный риф	7,8	8,9	–1,1	0,9	4,6	Kinsey, 1979
	Риб-риф, Б. барьерный риф	8,8	7,6	4,2	1,2	3,5–10	Barnes, Deveraux, 1984 Kinsey, 1983
	Барьерный риф у о-ва Муреа, острова Общества	7,2	8,4	–1,2	0,9	–	Sournia, 1976 1976a
	Окаймляющий риф Папетоаи, там же	8,8	4,4	4,4	2,0	9,6	Pichon, 1985
	Барьерный риф Тиаура, там же	6,2	5,2	1,0	1,2	7,4	Там же
	Риф Пити у о-ва Гуам	7,2	3,3	3,9	2,2	–	Marsh, 1974
Сообщества флета и лагун с преобладанием макрофитов и морских трав	Атолл Уантри, Б. барьерный риф	9,0	7,5	1,5	1,2	4,0	Kinsey, 1979
	О-ва Лизард, там же	7,0	6,7	0,3	1,0	2,4	Там же
Заросли халимеды	У о-ва Ямайка	4,0	1,7	2,3	2,3	–	Hillis–Conivaux, 1974
	Виргинские острова	30,0	12,8	17,2	2,3	–	Connor, Adey, 1977
	О-в Сан-Круа, там же	11,1	2,2	8,9	5,0	–	Rogers, Salesky, 1981
	О-ва Канеохе, (максимальные величины) Гавайи	19,6	4,3	15,3	4,2	–	Jokiel, Morrissey, 1986
Заросли макрофитов	О-в Кюрасао	9,5	4,2	5,3	2,3	–	Vooren, 1981
Заросли нитчаток и синезеленых водорослей	Там же	5.3	2,2	3,1	2,4	–	Там же

Таблица 14.3 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8
Заросли саргассов	О-в Кюрасао	10,5	3,8	6,7	2,9	–	Wanders, 1976a
Заросли морской травы	Флорида	13,6	9,6	4,0	1,4	–	Odum, 1956
Заросли морской травы	Пуэрто-Рико	3,7	4,1	–0,4	0,9	–	Odum et al., 1959
Зона макрофитов	Атолл Эниветок	11,6	6,0	5,6	1,9	–	Smith, March, 1973
Заросли морских трав	Атолл Кавaратти	12,9	9,5	3,4	1,4	–	Quasim et al., 1972

Таблица 14.4
Показатели интенсивности биогеохимического метаболизма сообществ лагун, зон патч-рифов и внешнего склона, а также обобщенные данные для отдельных рифовых экосистем (обозначения – см. табл. 14.3)

Характер биотопа	Местоположение рифа	P_t	M_t	P_n	P_t/M_t	G	Литературный источник
1	2	3	4	5	6	7	8
Высокопродуктивные зоны патч-рифов и густых зарослей кораллов у края флета барьерных и окаймляющих рифов							
	У о-ва Оаху, Гавайи	14	24	–10	0,6	–	Gordon, Kelley, 1962
Край окаймляющего рифа	Там же	8	10	–2	0,8	9,0	Kinsey, 1979
Патч-рифы	У о-ва Лизард, Б. барьерный риф	14	12	2	1,2	5,0	Там же
Край окаймляющего рифа	Там же	9	6	3	1,7	4,0	„
	У о-ва Аброльхос, Зап. Австралия	21	19,6	1,4	1,0	11,7	Smith, 1981
Патч-рифы	Рифы Сан-Круа, Виргинские острова	23	23	0	1,0	–	Adey, 1983
Край барьерного рифа	У о-ва Муреа, острова Общества	17	17	0	1,0	0,5	Sournia et al., 1981
Край барьерного рифа у г. Тумара	У о-ва Мадагаскар	19	11	8	1,7	1,9	Pichon, Marrissey, 1985

Таблица 14.4 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8
	У о-ва Пуэрто-Рико, риф Эль-Марио	16,8	14,2	2,6	1,2	–	Odum et al., 1959
Зона патч-рифов	Атолл Уантри	20	18	2	1,1	4,6	Kinsey, Domm, 1974
	У о-ва Коэтиви, зона патч-рифов	9,8	9,1	0,7	1,1	–	Там же
Лагуны	Рифы Сан-Круа, Виргинские острова	7,1	6,3	0,8	1,1	–	Adey, 1983
	Рифы Сан-Кристобаль, у о-ва Пуэрто-Рико	2	3	–1	0,7	–	Rogers, 1979a
	Банка Фантом	4,0	15,9	–11,9	0,4	–	Пропп и др., 1983
	Атолл Эниветок	6,0	6,0	0	1	–	Smith, Marsh, 1973
	„	4,0	4,5	–0,5	0,9	–	Johannes et al., 1972
	Атолл Девис	5,2	5,8	–0,6	0,9	–	Kinsey, 1983
	Атолл Уантри (песок)	2,3	3,6	–1,3	0,6	–	Kinsey, 1978
	Там же, заросли кораллов на дне	9,0	7,5	1,5	1,2	–	Там же
	Атолл Клиппертон	8,6	8,0	0,6	1,1	–	Murphey, Kremer, 1983
	Атолл Минкой, Адамантские острова	3,9	17,2	–13,3	0,2	–	Nair, Pillai, 1972
Обобщенные данные для отдельных зон рифовых систем	Атолл Френч-Фрегат, Гавайи	3,56	3,2	0,36	1,1	6,5	Atkinson, Grigg, 1984
	Атолл Кантон	6,0	5,9	0,1	1,0	0,5	Smith, Jokiel, 1975
	Атолл Такапото	4,0	4,0	0	1,0	–	Sournia, Ricard, 1976a
	Атолл Уантри	3,8	3,6	0,2	1,0	1,5	Kinsey, 1972, Smith, 1974
	У о-ва Лизард, Б. барьерный риф	3,2	3,2	0	1,0	1,8	Kinsey, Davies, 1979

относительно невысок: 0,5–3,5 г С/м^2 в сутки (см. табл. 14.3). В донных биотопах лагун атоллов и барьерных рифов, занятых живыми кораллами, макрофитами, известковыми водорослями (халимедой) и морскими травами, валовой фотосинтез достаточно высок и выражается величинами 5–15 г С/м^2 в сутки. В биотопах лагуны, занятых песком или обломочным материалом, продукция фотосинтеза составляет 0,4–4 г С/м^2 в сутки (табл. 14.7, см. также табл. 14.3–14.6). Наши опыты показали, что глубина слоя фотосинтеза в коралловых песках близка к 2–3 см. Основными первопродуцентами в них являются бентосные диатомеи, синезеленые водоросли, нитчатки и симбионтные фораминиферы. Коралловые пески характеризуются высоким содержанием хлорофилла "а" (100–900 мг/м^2). Часовое ассимиляционное число в верхнем слое песка может

Таблица 14.5

Показатели метаболизма донных биотопов, занятых сравнительно монотонными растительными ассоциациями (обозначения см. табл. 14.3)

Биотоп и доминирующая ассоциация	P_t	M_t	P_n	P_t/M_t	Литературный источник
Коралловый песок и диатомеи и симбиотические фораминиферы	1,40	0,61	0,79	2,3	Wanders, 1976
	0,9	1,4	−0,5	0,6	Kinsey, 1978
	–	–	0,8	–	Hawkins, Lewis 1982
	0,4–1,1	–	–	–	Sournia, 1976
	0,55	1,1	−0,55	0,5	Smith, 1974
	0,4–1,6	0,6–2,4	0,2–0,8	1,5	Сорокин, 1980
Обломочный материал и синезеленые нитчатки Ostreobium	1,34	0,75	0,59	1,8	Vooren, 1981
Скальный флет, обломочный материал и коралины	1,50	0,84	0,66	1,8	March, 1970
	0,9–1,6	0,6–1,1	0,3–0,5	1,5	Wanders, 1976
	0,6–3,4	0,1–1,2	0,5–2,6	3,0	Littler, 1973
	–	–	0,2–0,5	–	Littler, Doty 1975
Перифитонные обрастания скальных поверхностей и обломочного материала и нитчатые водоросли	1,4–2,8	0,6–0,8	0,8–2,0	3,0	Wanders, 1976
	1,3–2,0	0,7–0,8	0,6–1,2	2,2	Vooren, 1981
	1,58	0,75	0,83	2,1	Там же
	2,15	1,50	0,65	1,4	Bakus, 1967
	3,5	2,76	0,80	1,3	Rogers, Salesky, 1981
	2,8	0,9	1,9	3,1	Morrissey, 1985

Таблица 14.6

Средние величины показателей интенсивности метаболизма донных сообществ рифов у о-ва Кюрасао, занятых растительными ассоциациями и симбиотическими фораминиферами (обозначения см. табл. 14.3) (данные: Vooren, 1981)

Показатели интенсивности метаболизма	Интегральные величины для всего рифа*	Биотопы		
		Кораллины (Neogoniolithon)	Красные талломные макрофиты (Wurdemannia, Gelidium)	Песок (диатомеи, фораминиферы)
P_t в середине дня г O_2/м² в час	1,37	1,07	1,26	0,33
P_n, г O_2/м² в час	0,75	0,87	1,0	0,27
M_t, г O_2/м² в час	0,62	0,20	0,26	0,06
P_t, г O_2/м² за сутки	19,2	10,3	6,0	1,1
P_t, г С/м² за сутки	7,2	3,8	6,0	1,1
M_t, г С/м² за сутки	8,4	1,8	2,3	0,5
P_n, г С/м² за сутки	−1,2	2,0	3,7	0,6
P_t/M_t за сутки	0,9	2,1	2,2	2,2

*По результатам измерения динамики O_2 в воде.

Таблица 14.7

Основные показатели потоков углерода за счет фотосинтеза и дыхания (в г С/м² в сутки) в основных зонах атолла Френч-Фрегат (Гавайи) по результатам сезонных наблюдений (данные: Atkinson, Grigg, 1984)

Показатели метаболизма и структуры сообществ		Зоны атолла					
		Флет		Патч-рифы		Лагуна	
		Зима	Лето	Зима	Лето	Зима	Лето
Валовая продукция фотосинтеза (P_t)		4,27	8,53	5,41	14,41	2,40	2,64
Чистая продукция фотосинтеза (P_n)		1,71	3,66	0,33	1,22	0,25	0,15
Дыхание (M_t)		9,56	4,87	5,08	13,21	2,15	2,49
P_t/M_t		1,66	1,75	1,06	1,09	1,12	1,06
Кальцификация (g), кг $CaCO_3$/м² в год		2,80	10,2	6,51	12,08	1,40	1,40
Процент покрытия диакомпонентами первопродуцентов	Кораллы	19		70		46	
	Кораллины	66		4		4	
	Макрофиты и нитчатые водоросли	15		0		15	

варьировать в пределах от 0,2 до 1,5 мг O_2 на 1 мг хлорофилла в час (Sournia, 1976). Хотя уровень продукции фотосинтеза в таких биотопах в 2–3 раза ниже, чем в сообществах флета и патч-рифов, их вклад в суммарную автотрофную продукцию экосистемы рифа может быть достаточно велик. Например, в экосистемах атоллов благодаря относительно большой площади их лагун (60–90%) вклад сообществ лагун в суммарную первичную продукцию составляет 20–50% (см. табл. 14.7). На одном из микроатоллов в лагуне атолла Уантри вклад перифитонных обрастаний обломочного материала, песка и мертвых кораллов в суммарную первичную продукцию достигал 80 (Borowitzka et al., 1983).

Наряду с оценками величин валовой (P_t) и чистой (P_n) продукции фотосинтеза в сообществах рифа определенный интерес представляет оценка их первичной продукции (P_{np}). В данном случае под первичной продукцией подразумевается чистая продукция самих растений, а не всего сообщества в целом. Между величинами P_n и P_{np} в отношении сообществ рифа существует аналогия с величинами P_n (чистая продукция колонии) и P_{nz} (чистая продукция зооксантелл) в отношении кораллов. Величина первичной продукции сообщества рифа, включающего, как и колония коралла, автотрофные и гетеротрофные компоненты, будет равна разности между валовой продукцией фотосинтеза сообщества и дыханием его растительных компонентов (M_p): $P_{np} = P_t - M_p$. Аналогичным образом P_{nz} коралла равна валовому фотосинтезу (P_t) минус дыхание зооксантелл. Причем в последнем случае для величины P_{nz} необходимую величину M_z находят расчетным методом. Сходным путем вычисляют и первичную продукцию сообщества рифа. Необходимую для расчетов величину M_p находят, принимая, что она составляет 15–20% от величины P: $P_{np} = 0{,}85P_t$ (Atkinson, Grigg, 1984).

Вычисляемая таким путем первичная продукция сообщества рифа имеет важный экологический смысл. Она соответствует величине автотрофной продукции, которую получают в свое распоряжение гетеротрофные компоненты этого сообщества. Часть первичной продукции они используют для своего метаболизма (M_h). Неиспользованный ими остаток первичной продукции и будет соответствовать чистой продукции фотосин-

Таблица 14.8

Годовые величины первичной продукции ($P_{пр}$) и дыхания сообществ коралловых рифов в г С/м^2 (обозначения см. табл. 14.3)

Местоположение рифа	$P_{пр}$	M_t	P_n	$P_{пр}/M_t$	Литературный источник
Атолл Эниветок:					
флет	3570	4200	0	0,9	Odum, Odum, 1955
там же	1860	2190	0	0,8	Smith, March, 1973
флет, занятый макрофитами	3600	2190	2040	1,0	Там же
там же	4530	2190	3140	2,1	Smith, 1974
наветренная часть флета	2790	2190	1095	1,3	Там же
Атолл Каваратти	1910	880	1370	2,2	Qusim et al., 1972
Атолл Конгелап (восточный риф)	1060	1090	160	1,0	Sargent, Austin, 1954
У о-ва Муреа (барьерный риф)	2230	3050	–420	0,7	Sournia, 1976
У о-ва Гуам (флет)	5860	2600	4300	2,3	March, 1974
Банка Фантом	2490	7000	–4070	0,4	Пропп и др., 1983
Пуэрто-Рико (риф Эль-Марио)	3780	4100	350	0,9	Odum et al., 1959
Флорида, риф	3290	2740	1140	1,2	Odum, 1956
Лонг-Кей (заросли травы Thalassia)	3290	2740	1140	1,2	Odum, 1956
Ямайка (заросли халимеды)	1240	630	830	2,0	Hillis-Conivaux, 1974
Атолл Кантон	1860	2150	40	0,9	Smith, Jokiel, 1975
Атолл Такапото	1240	1460	0	0,9	Sournia, Ricard, 1976a
Атолл Уантри	1180	1170	220	1,0	Kinsey, 1972; Smith, 1974
Тоже, у о-ва Лизард	980	1070	80	0,9	Kinsey, Davies, 1979
Атолл Френч-Фрегат	1100	1170	130	1,0	Atkinson, Grigg, 1984

теза сообщества P_n:$P_n = P_t - M_p - M_h$, поскольку $M_p + M_h = M_t$. Поэтому именно величина $P_{пр}$ (первичная продукция)) соответствует вкладу автотрофной продукции в общий энергетический вход экосистемы. В связи с этим при сравнении уровня продуктивности разных экосистем следует использовать годовые величины их первичной продукции в той трактовке, как она была дана выше, т.е. как чистую продукцию самих растений–первопродуцентов.

В табл. 14.8 представлены вычисленные, как описано выше, годовые величины первичной продукции фотосинтеза сообществ коралловых рифов, а также величины чистой продукции и отношение P_t/M_t. Как видно из представленных данных, первичная продукция сообществ рифов близка к рекордным ее величинам, зарегистрированным в природных растительных сообществах: тропических лесах, манграх, зарослях бурых водорослей, на шельфе умеренных вод (келпа) (Lewis, 1977a, 1981a). В сообществах флета, занятых кораллами и макрофитами, она составляет в среднем 1,5–3 кг $C_{орг}$ на 1 м^2, что эквивалентно 3,5–7 кг сухого или 20–40 кг/м^2 сырой биомассы. В отдельных случаях годовая валовая продукция фотосинтеза в биотопах рифа достигала 4–6 кг С/м^2 или около 80 кг сырой биомассы на 1 м^2. Эти величины почти на порядок выше годовой первичной продукции экосистем пелагиали в самом продуктивном районе океана – в районе квазипеременного апвеллинга, где она выражается величинами 500–900 г С/м^2 в год. Лишь во время отдельных вспышек "цветений" фитопланктона первичная продукция может достигать там 5–8 г С/м^2 в сутки, но такие периоды относительно кратковременны. В то же время в сообществах рифов высокий ее уровень сохраняется относительно постоянно в течение сезона, испытывая значительные колебания лишь на высокоширотных рифах, где имеют место ощутимые снижения температуры воды в зимний период (Kinsey, 1985).

Средние величины годовой первичной продукции, вычисленные для целых рифовых систем, как правило, оказываются в 1,5–2 раза ниже оценок ее уровня, которые были

получены обобщением основного массива данных, относящихся преимущественно к высокопродуктивным биотопам риф-флета и патч-рифов. В соответствии с этими данными средняя первичная продукция этих биотопов составляет около 2,3 кг С/м^2 в год при уровне чистой продукции сообществ (P_n) 0–0,3 кг С/м^2 и отношении $P_t/M_t \approx 1$ (Kinsey, 1983) (см. табл. 14.7–14.8). В большинстве рифовых систем значительная доля их общей площади занята лагунами, в которых первичная продукция фотосинтеза в среднем в 2–4 раза ниже, чем в упомянутых ранее зонах рифа, занятых твердым субстратом. Поэтому следует согласиться с мнением Кинзи, что средняя годовая первичная продукция рифовых систем должна была бы выражаться величинами 1,1–1,4 кг С/м^2, что соответствует результатам прямых ее определений на ряде атоллов. Так, наиболее репрезентативные полносезонные определения валовой, первичной и чистой продукции фотосинтеза рифовой системы атолла Френч-Фрегат дали следующие их величины: 1,3; 1,1 и 0,13 кг С/м^2 (Atkinson, Grigg, 1984). Однако при выборе средней величины годовой первичной продукции рифовых систем, необходимой для оценки глобальной продукции коралловых рифов, следует учитывать, что упоминавшиеся данные об их продуктивности были получены главным образом для атоллов, где действительно лагуны занимают бóльшую часть площади всей системы. В то же время основная масса рифов представлена барьерными и окаймляющими рифами, где площадь лагун не столь велика и где сообщества самих лагун продуктивнее лагун атоллов благодаря более интенсивному развитию в них кораллов и водной растительности. Эти соображения заставляют нас оценить среднюю величину годовой продукции фотосинтеза коралловых рифов в 1,8 кг С/м^2 и величину их первичной продукции в 1,5 кг С/м^2.

Изучение сезонных изменений метаболизма разных зон рифа было выполнено на атоллах Френч-Фрегат (Atkinson, Grigg, 1984), на атолле Уантри (Kinsey, 1978, 1979, 1985), на рифах Аброльхос (Smith, 1981). Результаты, полученные первыми из перечисленных авторов, приводятся в табл. 14.7. Максимальная валовая продукция в летний период (14,41 г С/м^2 в сутки) наблюдалась, как и следовало ожидать, в зоне патч-рифов с доминированием кораллов. Достаточно высокой она была на флете со смешанным сообществом (8,53 г С/м^2) и самой низкой – в лагуне, занятой песком с редкими кораллами и макрофитами (2,64 мг С/м^2). Атолл Френч-Фрегат (Гавайи) расположен у границы северного тропика. Температура воды в этом районе меняется от 27 °С летом до 23 °С зимой. Исследования выявили здесь значительные сезонные колебания интенсивности метаболизма рифа. В зонах флета и патч-рифов зимой продукция фотосинтеза снижалась по сравнению с летним периодом в 2–2,8 раза. В той же пропорции в этих биотопах снижается интенсивность дыхания, интенсивность же кальцификации на флете снижается зимой более чем в 3 раза.

Сравнительные данные об интенсивности фотосинтеза, дыхания и кальцификации в сообществах некоторых других северных и южных рифов с выраженными сезонными изменениями температуры (рис. 14.5) также демонстрируют существенные сезонные колебания величин перечисленных показателей интенсивности метаболизма. Согласно результатам наблюдений, выполненных на рифах Сан-Круа, расположенных на 18° с.ш., зимой фотосинтез и дыхание сообществ флета снижались в 1,8 раза (Adey, Steneck, 1985; цит. по: Kinsey, 1985). В свете этих данных при расчете годовых величин продукции фотосинтеза, дыхания и кальцификации для северных и южных рифовых систем безусловно необходимо учитывать вероятность сезонных их изменений в пределах 1,5–3 раза. В то же время бóльшая часть годовых величин их первичной продукции и деструкции органического вещества, которые приводятся в литературе (см. табл. 14.8), получены умножением суточных величин, определенных в кратковременных наблюдениях, на число дней в году. Отношение же валового фотосинтеза к дыханию (P_t/M_t), как оказалось, не испытывает существенных сезонных колебаний (см. табл. 14.7, рис. 14.5). Лишь на атолле Уантри, расположенном у границы южного тропика, происходило снижение отношения P_t/M_t от 1,0 зимой до 0,8 летом в связи с ростом величины M_t в прогретой воде. Таким образом, трофический статус отдельных биотопов не подвержен существенным сезонным изменениям.

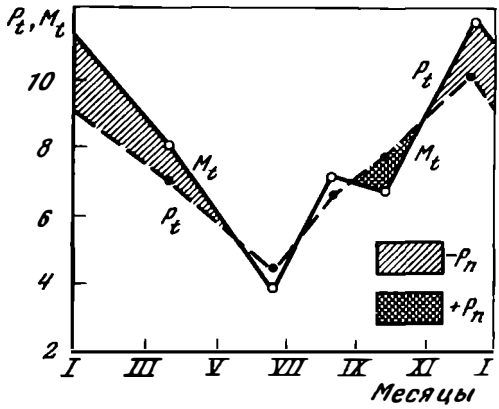


Рис. 14.5. Сезонные изменения величин валовой продукции фотосинтеза (P_t) и суммарного дыхания (M_t) в г С/м² за сутки в сообществе флета рифа у о-ва Лизард; P_n – чистая продукция фотосинтеза в тех же единицах (Kinsev, 1983)

Все донные биотопы рифа характеризуются необычайно высоким уровнем гетеротрофного метаболизма. Общая интенсивность деструкции органического вещества составляет 3–8 г С/м². В отдельных зонах рифа она может достигать 15–18 г С/м² в сутки, что соответствует суточной деструкции 40–50 г/м² сухого органического вещества или 600–700 г/м² сырой биомассы. Благодаря столь высокой деструкции отношение P_t к M_t в большинстве случаев бывает близким к балансу, выражаясь чаще всего величинами 0,8–1,5. Особенно четко эта сбалансированность процессов проявлялась при интегральных определениях валового фотосинтеза и дыхания целых рифовых систем (атоллов), которые включают биотопы с преобладанием автотрофных или гетеротрофных процессов (табл. 14.9). Как видно из табл. 14.3–14.6, отношение P_t/M_t близко к единице (1–1,5) в сообществах флета и патч-рифов, в приглубых участках внешнего края рифа и верхней части внешнего склона рифа, где преобладают живые кораллы. Соответственно чистая продукция фотосинтеза в таких зонах, как правило, была относительно невелика и не превышала обычно 0,5–2 г С/м² при валовой продукции 5–20 г С/м² в сутки (Kinsey, 1978, 1979, 1985). При этом в подобных биотопах атоллов отношение P_t/M_t и чистая продукция фотосинтеза были, как правило, выше, чем в биотопах барьерных рифов у высоких островов, где это отношение часто меньше единицы, а чистая продукция имеет знак минус (Жариков, 1987) (см. также табл. 14.3, 14.4). Снижение отношения P_t/M_t в последнем случае указывает на поступление внешнего органического вещества с терригенным стоком с островов.

В зонах флета, где преобладают макрофиты или морские травы, валовый фотосинтез, как правило, в 3–5 раз превышает дыхание, а величина чистой продукции достигает 3–5 г С/м² в сутки. В зонах рифов с преобладанием мягких грунтов (дно каналов, лагун) дыхание во многих случаях превышает фотосинтез и отношение P_t/M_t бывает меньше единицы. Источником органического вещества для избыточного дыхания в данном случае является его поступление из зон флета и патч-рифов, а также с участков дна, занятых манграми, морскими травами и макрофитами, где производится избыток чистой автотрофной продукции (Сорокин, 1973в; Kinsey, 1985, 1985а; Жариков, 1987). Это органическое вещество поступает из зон высокой первичной продукции преимущественно в виде растительного детрита, а также слизи кораллов, оформленной как органические агрегаты и фекалии рыб. Такой перенос органического вещества из "автотрофных" биотопов или фаций рифа в "гетеротрофные" обеспечивает энергетическую взаимосвязь, объединяющую биотопы рифа в единую экосистему.

Существенное значение для оценок энергетического баланса и соотношения разнонаправленных процессов биогеохимического метаболизма в сообществах рифов имели уже упоминавшиеся выше сезонные исследования энергетики экосистемы атолла Френч-Фрегат из группы Гавайских островов, которые выполнялись в рамках проекта "ECOPATH" (Polovina, 1984; Atkinson, Grigg, 1984). В ходе этих исследований были определены величины валовой первичной и чистой продукции фотосинтеза, дыхания и

Таблица 14.9

Среднесезонные величины интенсивности фотосинтеза, а также интегральная валовая и чистая годовая продукция фотосинтеза отдельных биотопов и всего сообщества атолла Френч-Фрегат общей площадью 700 км² (данные: Atkinson, Grigg, 1984)

Биотоп; глубины, м	Валовая продукция фотосинтеза			Чистая первичная продукция сообщества			
	г С/м² сутки	10^3 т С на весь атолл в год	Вклад каждого биотопа, %	С/м² в сутки	10^3 т С на весь атолл в год	10^3 т С сырой биомассы на весь атолл в год	Вклад каждого биотопа, %
Внешний склон и фор-риф; 30–10 м	1,0	69,2	9	0	0	0	0
Флет и внешний склон; 10–0 м	6,4	59,8	8	2,68	25,0	185	34
Лагуна	2,5	387,8	53	0,20	31,0	301	42
Патч-рифы	9,9	216,4	30	0,77	0,77	175	23
Весь атолл	–	733,3	100	–	72,8	661	100

кальцификации в четырех основных биотопах атолла: на флете, в зоне патч-рифов, в лагуне и в зоне внешнего склона в разные сезоны года. Определив площадь, занимаемую перечисленными выше биотопами, исходя из найденных величин продукции, были вычислены суммарные величины валовой и чистой продукции донных сообществ на всей площади атолла, а также вклад каждого из этих биотопов в суммарную продукцию (см. табл. 14.9). Валовая продукция фотосинтеза в расчете на всю площадь атолла (700 км²) составляет более 700 тыс. т углерода, чистая автотрофная продукция сообщества составила почти 70 тыс. Что касается относительного вклада биотопов в суммарную, валовую и чистую продукцию, то наибольшим он был у биотопов лагуны, которые характеризуются самой низкой продукцией, но занимают более половины общей площади атолла. Наименьшим этот вклад был у сообщества внешнего склона и флета. Чистая же продукция сообществ флета была близка к нулю ввиду высокого уровня дыхания.

Биогеохимический метаболизм углерода включает наряду с фотосинтезом, дыханием и ростом живых тканей еще и процесс роста известкового скелета донных животных и известковых водорослей – кальцификацию (Smith et al., 1978). Ее интенсивность в сообществах рифа велика и варьирует в пределах 1–20 кг $CaCo_3$ на 1 м² площади дна в год. Это соответствует суточной кальцификации 3–55 г $CaCO_3$ или 0,2–4 г С/м² в сутки, что в среднем близко к нижним значениям валовой, но соизмеримо с чистой продукцией фотосинтеза.

Протекающие в сообществах коралловых рифов процессы продукции и деструкции органического вещества, а также кальцификации служат энергетической и химической основой многих других сопряженных с ними процессов биогеохимического круговорота элементов, входящих в состав живого вещества и скелетной массы организмов, а также ряда элементов, динамика которых в водной среде связана с существованием в них редокс–зон. В числе элементов, которые входят в состав живого вещества, биогенные элементы: азот, фосфор, железо, марганец и кобальт. Динамика азота и фосфора в эко-

системе рифа была рассмотрена нами выше (см. 5.3). Здесь можно привести лишь ориентировочные расчеты масштабов их круговорота, основанные на оценках интенсивности биосинтеза живой биомассы в сообществах. Согласно Редфилду, молярное отношение C:N:P в живом веществе близко к 100:16:1. Фактически же ввиду доминирования полузамкнутого цикла биогенов в растительных ассоциациях рифов (см. 5.4) указанное соотношение выражается в них примерно так: 100:3:0,15 (Atkinson, 1981). В связи с этим при средней первичной продукции фотосинтеза, равной 4 г $C/м^2$ в сутки, интенсивность потока азота и фосфора должна выражаться соответственно величинами 120 и 15 $мг/м^2$ в сутки. При соотношении углерода, железа и марганца в биомассе водных растений 100:0,3:0,03 (по весу) поток железа, сопряженный с автотрофной продукцией, будет близок к 12 $мг/м^2$ и марганца – около 1 $мг/м^2$ в сутки. Поток кобальта может быть связан в сообществах рифа лишь с биосинтезом бактериальной биомассы (Сорокин, 1972). При средней суточной продукции бактериальной биомассы в экосистеме рифа около 0,5 мг $C/м^2$ суточный поток кобальта будет близок к 100 $мкг/м^2$.

Определенный интерес представляет оценка глобальных масштабов биогеохимического метаболизма углерода и сопряженных с ним перечисленных выше элементов в сообществах коралловых рифов. Суммарная их площадь в Мировом океане оценивается в $6 \cdot 10^5$ $км^2$, что составляет менее 0,2% площади всего Мирового океана и около 15% площади его мелководной зоны с глубинами 0–30 м (Smith, 1978). Валовая годовая первичная продукция (за вычетом дыхания самих растений-первопродуцентов) в сообществах рифов составляет в среднем около 1,5 кг $C/м^2$. В этом случае глобальная первичная продукция коралловых рифов выразится величиной около $9 \cdot 10^8$ тонн C, что составит 1,5–2% от суммарной первичной продукции фитопланктона в океане. При оценке этой величины следует учесть, что она в несколько раз превосходит суммарную годовую первичную продукцию всех высокопродуктивных зон апвеллинга, вместе взятых (Muscatine, 1980).

Исходя из приведенной выше ориентировочной величины глобальной продукции фотосинтеза в сообществах рифов, можно вычислить годовые величины глобальных потоков сопряженных с углеродом биогенных элементов. Поток азота в этом случае выразится величиной $2{,}7 \cdot 10^7$ т, фосфора – $1{,}3 \cdot 10^6$ т, железа – $3 \cdot 10^6$ т и марганца – $3 \cdot 10^5$ т.

Сообщества коралловых рифов являются одним из главных генераторов карбонатных осадков на планете. Интенсивность этого глобального процесса можно оценить величиной около $2 \cdot 10^9$ т $CaCO_3$ в год. Вполне естественно, что сообщества коралловых рифов, которые выполняют столь масштабную садку углекислого кальция из морской воды, служат также и важнейшим буфером, регулирующим концентрацию углекислоты в атмосфере. Кальцификация, протекающая на рифах, приводит к выведению части углекислоты из гидросферы и атмосферы. Тем самым биогеохимическая деятельность сообществ коралловых рифов снижает вероятность развития "парникового эффекта", который, как полагают, может быть вызван ростом концентрации CO_2 в атмосфере и может иметь катастрофические последствия прежде всего для будущего существования самих коралловых рифов. Повышение температуры у поверхности планеты как следствие "парникового эффекта" может вызвать таяние полярных льдов и столь быстрое повышение уровня океана, что коралловые рифы могут "утонуть", будучи не в состоянии догнать в процессе роста его поверхность.

14.4. МОДЕЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ЭНЕРГЕТИКИ ЭКОСИСТЕМЫ РИФА

Одним из способов познания механизмов функционирования экосистемы рифа служит создание схем трофических и энергетических отношений отдельных ее компонентов. Такие схемы открывают путь к созданию математических моделей экосистемы рифа, которые могут быть использованы в целях управления его ресурсами (Polovina, 1984). Первая подобная схема была создана для рифа атолла Эниветок (Odum, Odum, 1955). В работе этих известных экологов, ставшей классической, были обобщены результаты

полевых анализов первичной продукции фитобентоса и кораллов, биомассы бентоса и рыб. Сообщество рифа было разбито на отдельные трофические группировки, и была построена пирамида их биомасс, в соответствии с которой соотношение первопродуценты:животные фитофаги:животные хищники на рифе выражалось величинами 703:132:11. В результате такого экосистемного анализа ученые сделали ряд важных выводов, которые сохранили свое значение до настоящего времени. Например, вывод о сходстве экосистемы рифа с экосистемой тропического леса по разнообразию источников первичной продукции (микрофитобентос, перифитон, макрофиты, кораллы, морские травы) и по сложности трофических отношений, характеризующей высокий уровень их зрелости. Позже появились и другие схемы трофических связей в экосистеме рифа, которые отражали этапы познания путей переноса вещества и энергии в экосистемы рифа и функциональной роли отдельных ее компонентов. В их числе наша схема (Sorokin, 1973), которая выявила центральную роль микрофлоры в трофодинамике сообществ рифа и в осуществлении энергетической взаимосвязи отдельных его биотопов. В других схемах (Michel et al., 1971; Гептнер, 1979) продемонстрирована связь между экосистемой океана и экосистемой рифа и показана роль последней как биофильтра, а также подчеркнуто влияние стока органического вещества с суши.

Первая серьезная попытка создания математической модели на основе трофодинамических отношений компонентов рифа была сделана большим коллективом ученых (более 40 человек) в рамках проекта CITRE. Группа поставила перед собой задачу выделить основные функциональные компоненты экосистемы, объединить их в блоки-сообщества, составляющие трофические уровни (Dahl et al., 1974). Уже на стадии этого выделения оказалось 104 компонента, между которыми могло существовать более 10 000 отдельных взаимодействий. Более того, их объединяли более 2000 реальных трофических и прочих взаимосвязей. Вполне очевидно, что такая модель из-за трудностей на практике реализована не была.

В 1980–1982 гг. была сделана попытка создать математическую модель экосистемы рифа в рамках проекта ECOPATH Гавайского университета. Модель разрабатывалась для конкретного рифа одного из гавайских атоллов – Френч Фрегат (Polovina, 1984; Atkinson, Grigg, 1984; Grigg et al., 1984). Это большой серповидный риф с мелководной лагуной. Он занимает площадь около 700 км^2. За основу для построения модели была принята упрощенная схема трофической сети рифа. Схема содержала органическое число компонентов – всего 13 вместо 104, хотя в нее были включены некоторые малозначимые компоненты, например черепахи. Экосистема этого атолла рассматривалась в изоляции от экосистемы океана, вернее, учитывалась только отдача вещества рифом и не учитывалось поступление планктона и взвеси из вод океана. Кораллы были объединены с донными водорослями. Из пищевой сети и трофических связей были полностью исключены детрит и РОВ. В единые компоненты были объединены зоопланктон хищный и мирный, а также зообентос и рифовые рыбы. Не был учтен демерсальный характер зоопланктона рифа и его использование зообентосом и донными рыбами. Весь полевой материал, собранный на атолле Френч Фрегат и составивший фундамент модели, состоял из результатов выборочных анализов состава пищи крупных хищных рыб (акул, каранксов), а также из приблизительных оценок запасов (биомассы) хищников конечного звена: рыб, тюленей, птиц. Остальные сведения, необходимые для построения модели, и расчетные коэффициенты были взяты из литературы и относились преимущественно к сообществам и организмам умеренных вод.

Главным итогам расчетов с использованием модели была величина энергетического "входа" – первичная продукция. Она оказалась равной 4,3 · 10^6 кг/км^2 сырой биомассы в год или около 1,2 г С/м^2 в сутки. По ней и производилась верификация модели путем измерения первичной продукции донных сообществ в отдельных зонах атолла Френч Фрегат в разные сезоны года (Grigg et al., 1984). Они дали близкую к указанной выше модельной величине годовую продукцию 6,1·10^6 кг/км^2 в год сырой биомассы. Главным результатом модельных расчетов явилась схема энергетики экосистемы атолла Френч Фрегат, в которой рационы и продукция была выражены в килограммах сырой биомас-

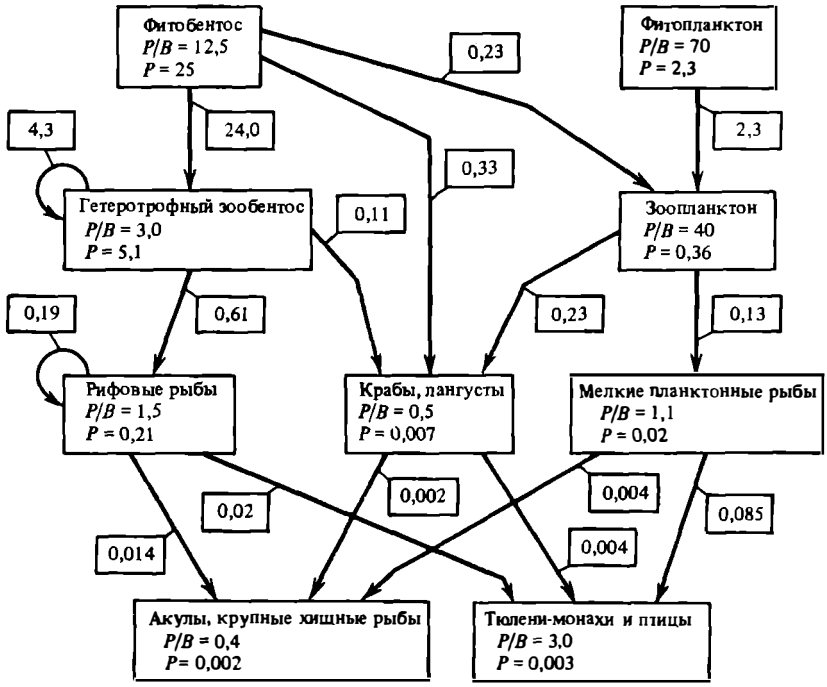


Рис. 14.6. Схема потоков энергии (в ккал/м² в сутки) и годовые коэффициенты P/B в экосистеме атолла Френч–Фрегат Шоалз, полученные с использованием модельных исследований (Grigg et al., 1984)

Обозначения – см. рис. 14.7

сы на квадратный метр в год. Чтобы сделать ее более сопоставимой с приводимыми нами схемами, мы изменили в ней величины продукции в ккал/м² в сутки (рис. 14.6).

Таким образом, упрощенная, правда, содержащая благодаря этому ряд неверных предпосылок модель ECOPATH была успешно верифицирована. Авторы рекомендуют использовать эту модель для разработки стратегии управления ресурсами рифа. Успех этой модели объясняется подбором подходящих коэффициентов K_1, P/B и смертности (выедания). Например, заложив в модель заведомо завышенный коэффициент выедания (0,85), авторы с помощью модели приходят к выводу о том, что именно выедание (а, скажем, не биогены) контролирует продукцию экосистемы. Правда, вряд ли было обоснованным полагать, что в сообществах рифа с его обилием убежищ выедание может быть выше, чем в пелагиали, где его принимают близким к 0,6–0,7. Однако, взяв для своей модели величину выедания 0,5, авторы получили абсурдно высокую величину первичной продукции – более $200 \cdot 10^6$ кг/км² в год, что в 30 раз выше той, которая была получена ими при полевых измерениях. Эти свойства модели вполне объяснимы заниженными коэффициентами K_1 (в среднем 0,17) и отсутствием звена бактерий. Отсутствует в модели и детритная пищевая цепь, столь важная в сообществах рифа (Peres, Picard, 1969; Gerber, Marshall, 1974). В реальной открытой системе рифа нет внутренней сбалансированности, принятой в рассматриваемой модели. Биофильтр экосистемы рифа потребляет значительную долю энергии из проходящих над ним вод океана. Итак, упрощение экосистемы рифа, к которому прибегли авторы модели ECOPATH, сделав реальным ее создание, лишило ее адекватности, и, следовательно, снизило ее научную ценность. Хотя всем понятно, что всякая модель является всего лишь гипотезой, она не должна игнорировать уже известные факты.

Сказанное выше позволяет усомниться в правильности призывов (Преображенский, 1986) к созданию математических моделей экосистемы рифа. С нашей точки зрения, существует более реальный путь обобщения известных данных о функционировании со-

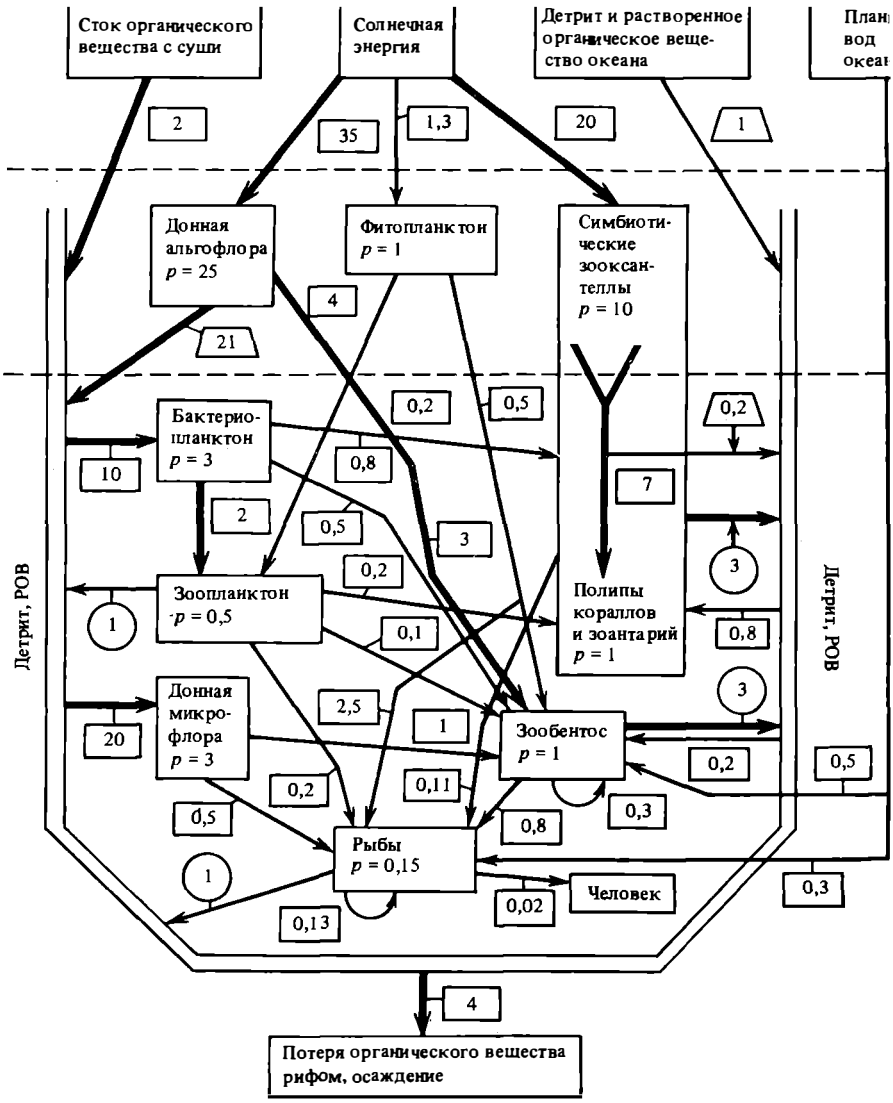


Рис. 14.7. Схема потоков энергии (в ккал/м² в сутки) в экосистеме кораллового риф
ненным данным

P — продукция; цифры в прямоугольниках — рацион последующего пищевого зве
в кружках — неусвоенная пища; цифры в трапециях — непотребленная пища или пища
шая в экосистему извне

обществ рифа на уровне экосистемы — создание упоминавшихся выше энерг
схем. В качестве примера можно привести ориентировочную схему энергетик
темы рифа, построенную нами (Сорокин, 1986). Для ее создания мы исполь
зультаты собственных определений первичной продукции фитопланктона, пр
дыхания донных сообществ, биомассы и продукции донной и планктонной м
ры, биомассы зоопланктона рифов Индийского океана, Южно-Китайского мо
рьерного рифа. Использованы данные о питании самих кораллов и фауны риф
литературные данные о биомассе бентоса и рыб (см. 13.2, 10.5). Расчеты проду
планктона, зообентоса и рыб были сделаны с использованием литературных
средних годовых коэффициентах *P*/*B*. Основу энергетики экосистемы рифа с

детритный пул (рис. 14.7). Он представляет собой постоянно возобновляемый запас взвешенного и растворенного органического вещества (РОВ). Схема включает величины суточной продукции и суточных рационов последующих звеньев продукционного процесса, величины несъеденной и неусвоенной животными части их рациона. Все величины выражены в ккал/м^2 в сутки. Главные потоки выделены на схеме толстыми стрелками.

Энергетический вход в экосистему рифа формируется прежде всего за счет фотосинтеза донных растений: макрофитов, кораллин, микрофитобентоса, морских трав, а также зооксантелл симбионтов: кораллов, фораминифер, тридакн. Дополнительными источниками внешней энергии являются фотосинтез фитопланктона, а также планктон, взвесь и РОВ вод океана, проходящих над рифом. Первые два компонента поставляются в экосистему рифа путем их потребления организмами биофильтра рифа рыбами-планктофагами, а последний (РОВ) преимущественно за счет его потребления перифитонной микрофлорой. На барьерных и окаймляющих рифах существенным источником внешней органики служит ее приток с суши и из прибрежных мангров. Это органическое вещество включается в пищевую цепь через детритный пул при участии бактерий. Значительная часть продукции фитобентоса не выедается и также включается в пищевую цепь через детритный пул. Поток энергии от донной альгофлоры через детритный пул к фауне является главным путем использования продукции автотрофов в гетерогенных процессах, протекающих в экосистеме рифа. Второй по величине поток энергии идет от зооксантелл к тканям животных-хозяев. Этот поток идет преимущественно внутри их тела. Однако последние экскретируют до 30% этой транслоцированной продукции в виде слизи и РОВ, которые пополняют детритный пул и через него включаются в бактериальное звено. Бактериальное население использует для своего метаболизма около 70% всего потока энергии в экосистеме рифа (вспомним, что в модельной схеме ECOPATH, рис. 14.6, этот компонент экосистемы вообще отсутствует). Важным путем использования донной растительности рифа является также и прямое выедание ее рыбами, ежами и гастроподами.

ГЛАВА 15

РАЗРУШЕНИЕ И ВОССТАНОВЛЕНИЕ ЭКОСИСТЕМ РИФОВ. РИФ И ЧЕЛОВЕК

Экосистемы коралловых рифов наряду с экосистемами тропического леса относятся к самым зрелым экосистемам нашей планеты. Такие сложные зрелые системы обладают повышенной чувствительностью к *повреждающим* воздействиям, которые нарушают их гомеостаз, будь то воздействие биологических, физических или антропогенных факторов. Последние три десятилетия были отмечены явлениями катастрофического разрушения биоценозов некоторых рифов под воздействием тайфунов, нашествий звезд акантастер, антропогенного загрязнения. Восстановление их до нормального состояния после таких воздействий занимает долгие годы. Исследования последних лет все в большей степени показывают взаимосвязь и кумулятивное взаимодействие неблагоприятных естественных факторов и антропогенного стресса в их разрушительном влиянии на экосистему рифа. Так, в зонах загрязнения кораллы в большей степени подвержены воздействию сверлящих губок и соответственно сильнее разрушаются волнобоем. Отмечена связь между деятельностью человека на рифе и вспышками развития звезд акантастер.

В данной главе мы рассматриваем проблему акантастера, случаи массовой гибели кораллов и некоторых других представителей фауны рифа, разрушение рифов тайфунами, проблему антропогенного воздействия, вопросы охраны, мониторинга и рационального использования ресурсов коралловых рифов.

15.1. ПРОБЛЕМА АКАНТАСТЕРА

15.1.1. ЧЕРТЫ БИОЛОГИИ

Морская звезда Acantaster planci ("терновый венец") – специализированный коралловый хищник, пищей которого являются исключительно склерактиниевые кораллы. Эта звезда дала огромные вспышки численности в начале 60-х годов на некоторых рифах Индо-Тихоокеанского региона, вызвав на них массовую гибель кораллов. К началу 70-х годов число рифов, зараженных звездой, значительно возросло, а в начале 80-х годов на многих рифах, уже ранее практически уничтоженных звездой, но в последние годы частично регенерировавших, были отмечены их повторные нашествия. На рифах, подвергшихся нападению звезд, погибает 50–90% склерактиниевых кораллов. Последующее восстановление может занять от 10 до 40 лет в зависимости от степени урона, понесенного рифом при условии, что риф не подвергнется повторным нападениям звезд. События 1979–1981 гг., происходившие в зоне Б. барьерного рифа, уже пораженной звездой в 1960–1969 гг., показали, что повторная атака возможна. Это грозит хроническим заражением звездами и таит в себе угрозу необратимой гибели рифов и их разрушения в целых регионах (Chesher, 1969). Таким образом, мы имеем дело с широкомасштабной экологической катастрофой, которая, по мнению исследователей, не в последнюю очередь была вызвана возросшей активностью человека в зоне рифов в послевоенное время (Endean, 1974). Появились "набатные" статьи, в которых была представлена ужасающая картина рифов Гуама и Б. барьера, которые после нашествия звезд стали похожи на мусорные свалки, заросшие тиной (Chesher, 1969; Endean, 1973). Все это побудило правительственные организации и исследователей заняться данной проблемой. Были организованы экспедиции на многие рифы Тихого океана с целью выявления масштабов бедствия и изыскания способов борьбы с ним. Наряду с этим было начато

изучение биологии акантастера. В результате был получен большой материал, позволивший дать оценку этому явлению и в какой-то мере прояснить вызвавшие его причины.

Род Acanthaster, к которому относится A. planci, включает еще 2 близко родственных вида: A. ellisi и A. brevispinus. Звезда A. ellisi, найденная в небольшом количестве только вблизи Филиппин, – кораллофаг, тогда как A. brevispinus – детритофаг. Генетически все 3 вида очень близки и легко поддаются гибридизации (Lucas, Nash, 1985). Полагают, что A. planci сравнительно недавно выделилась в самостоятельный вид, будучи разновидностью A. brevispinus, которая приобрела способность поедать кораллы. В этом случае A. ellisi может быть промежуточной формой такого развития. Благодаря тому что звезды рода Acanthaster имеют очень гибкие и подвижные лучи, покрытые иглами, они легко взбираются и хорошо удерживаются на колониях кораллов в отличие от своего вероятного конкурента – крупной звезды-кораллофага Culcita, которая вообще лишена лучей и способна поэтому поедать лишь мелкие или корковидные кораллы. Поэтому, приобретя способность, переваривая защитные воскоподобные вещества, поедать их ткани, новоявленный вид хищных звезд оказался вне пищевого лимитирования и вне пищевой конкуренции (Benson et al., 1978). И тем не менее, судя по всему, до недавнего времени он был на рифах Индо-Тихоокеанского региона редким видом крупного хищника, как и звезда Culcita, несмотря на свои способности поедать практически любые склерактинии независимо от формы их колоний.

A. planci – крупная многолучевая звезда с числом лучей от 9 до 21. Ее средние размеры 30–35 см, хотя часто можно встретить экземпляры диаметром 50–60 см. Дорзальная поверхность тела звезды покрыта острыми ядовитыми иглами длиною 2–4 см. Впервые встретившись с этой звездой в 1968 г. на Таити и пытаясь поймать ее голыми руками, автор получил серьезное поражение рук. Цвет звезд от зелено-голубого до коричнево-красного. Тело их пропитано сапонином, что придает дурной вкус тканям звезд, предохраняя их от выедания. На концах лучей расположены светочувствительные органы и хеморецепторы. С помощью своих амбулякральных ножек акантастер передвигается со скоростью, необычной для морских звезд, – до 20 м в час и способен быстро мигрировать на значительные расстояния, проходя до 3 км за месяц (Chesher, 1969; Endean, 1973). Нападая на коралл, звезда взбирается на колонию с помощью лучей и шипов, не выпуская амбулякральных ножек, которые чувствительны к нематоцистам коралла. Укрепившись на колонии, звезда выворачивает свой желудок, который, как белая пена, обволакивает участок колонии площадью 20–30 $см^2$ и переваривает на нем ткани коралла за 4–5 ч. Затем звезда втягивает желудок и переползает на новое место. Когда численность звезд на рифе находится в норме (3–4 экз./$м^2$), они ведут себя, как ночные животные, питаясь только ночью, а днем прячутся в щелях или под кораллами. За ночь звезда "обрабатывает" 2–3 таких участка, расположенных, как правило, на разных колониях. Находясь же в составе больших скоплений, звезда питается круглосуточно, поедая за сутки в среднем 160 $см^2$ коралла. За год одна звезда, по разным оценкам, съедает от 6 до 12 $м^2$ зарослей кораллов (Chesher, 1969). При этом часто на одну колонию нападают сразу несколько звезд. Находясь в составе плотных скоплений (5–10 экз./100 $м^2$) и проходя "фронтом" по рифу, звезды убивают до 90% всех колоний склерактиний, оставляя после себя мертвый риф.

В опытах звезды проявляют определенную избирательность в отношении жертв. Они предпочитают представителей поциллопорид, акропорид, фавиид и избегают поритид. Тем не менее при массированном нападении на риф они поедают и поритид. В естественных условиях избирательность зависит от интенсивности волнения. В прибойных зонах звезды предпочитают ветвистые кораллы–поциллопору, стилофору, акропору, на которых им легче удержаться. В затишных зонах они нападают и на крупные массивные кораллы (Campbell, Ormond, 1970), с которых в прибойных зонах они сваливаются. Часто остаются нетронутыми крупные колонии коралла Pocillopora, хотя в условиях опыта этот коралл звезды предпочитают всем другим. Оказалось, что звезды прогоняются с таких старых колоний поциллопор их симбионтами: крабами-трапециями и креветками-альфеусами (Glynn, 1976, 1981).

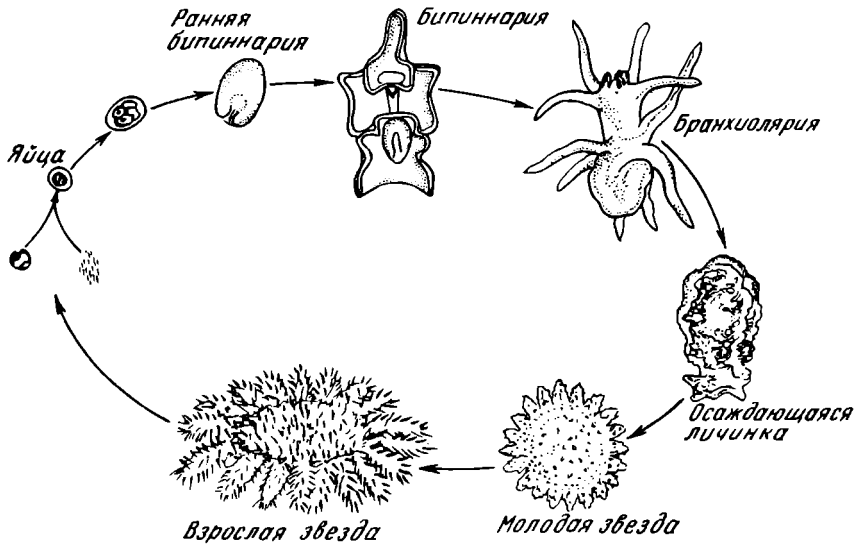


Рис. 15.1. Жизненный цикл акантастера

Звезды акантастеры раздельнополы. Один раз в году, летом или осенью, звезды собираются группами и выметывают гаметы в воду. Пелагические личинки-бипиннарии через 3 недели превращаются в ползающих личинок-брахиолярий и оседают (рис. 15.1). Бипиннарии питаются фитопланктоном, а брахиолярии — кораллинами (Yamaguci, 1973). После метаморфоза брахиолярия превращается в молодую звезду с пятью лучами, которая переходит на питание кораллами. Через полгода она достигает размеров 1—1,5 см. Скорость роста молодых звезд 1—3 см в месяц. Через 2—3 года после оседания звезда становится половозрелой, имея диаметр 20—30 см.

Выживаемость личинок у акантастера, как и у многих других крупных хищников рифа, очень низка. Их популяция представлена в основном взрослыми звездами. Икру звезд и их личинок выедают рыбы и зоопланктон. Осевшую молодь поедают всеядные хищные моллюски (трохусы, мурексы, конусы), а также крабы и рыбы-бентофаги (Endean, 1973). Взрослые звезды, несмотря на свою защищенность, поедаются некоторыми рыбами и крупными хищниками-моллюсками (Ormond, Campbell, 1973; Endean, 1977). В их числе: рыбы-балистиды (Pseudobalistes flavimarginatus), тетрадон Arothron hispidus, групер Cheilinus undulatus, моллюски Charonia tritonis и, возможно, Cassis cornuta. Среди них наиболее специализированным хищником является харония — "рог тритона". Харония питается исключительно крупными звездами и голотуриями. Нападая на звезду, она с помощью своего "козырька" переворачивает звезду на спину и пожирает ее изнутри. В условиях опыта одна харония за месяц съедает до 10 звезд. На рифах, где присутствует этот моллюск, до 50% особей в составе популяции акантастера носят следы нанесенных им повреждений (Endean, 1973). На тихоокеанских рифах у Панамы хароний нет. Главными врагами акантастера там являются хищная полихета Heminocera picta и креветка Pericardia striata (Glynn, 1981). Часто они нападают на звезду вместе. Полихета рассекает снизу луч звезды и начинает выедать ее изнутри. В рану забирается креветка. Вдвоем они убивают и съедают звезду. Атакуют они не только взрослых звезд, но и их молодь, причем под их постоянной атакой находится около 6% всей их популяции. Креветка и полихета — представители инфауны коралла Pocillopora. Поэтому звезды чаще всего обходят заросли этого коралла, оставляя их нетронутыми. Согласно последнему автору, именно эти два мелких хищника контролируют численность звезд на панамских рифах, хотя и на достаточно высоком, но не катастрофическом уровне (7—30 экз./га), спасая их от уничтожения.

15.1.2. ПЛОТНОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ АКАНТАСТЕРА И РАЙОНЫ ПОРАЖЕНИЯ РИФОВ

Звезды A. planci являются обычным элементом донной фауны индо-тихоокеанских рифов. В норме их популяции, как и популяции других крупных хищных звезд, например Culcita, сильно разрежены. До начала их популяционного "взрыва", происшедшего в конце 50-х — начале 60-х годов, они встречались на многих рифах Индийского и Тихого океанов и Красного моря в концентрации 3—6 экз./км^2. В среднем за 5 ч плавания можно было обнаружить одну звезду. При обширных исследованиях бентоса этих бассейнов, выполненных еще до второй мировой войны, плотные популяции этих звезд не были отмечены ни разу, за исключением их небольших временных скоплений в период размножения (Campbell, Ormond, 1970; Cheney, 1974). Популяционный "взрыв" акантастера охватил вначале преимущественно рифы западной части Тихого океана, распространившись затем на рифы восточной части Тихого океана, где он продолжался с перерывами и до сих пор. В зонах, подвергшихся нашествию звезд, их концентрация на 4—5 порядков выше нормы и составляет от 100 до 1000 экз./га. За 20 мин обследования на рифах, зараженных звездами, насчитывают от 30 до 1000 и более звезд диаметром от 30 до 60 см (Chesher, 1969; Dana et al., 1972). На одном коралловом бугре вблизи рифа Натан (Б. барьерный риф) Эндин насчитал 700 звезд. На одном платформенном рифе умеренных размеров исследователи насчитывали от сотен тысяч до нескольких миллионов звезд. В то же время вне зон массового нашествия на 8 таких платформенных рифах исследователи смогли обнаружить лишь 6 звезд. На 22 рифах, расположенных к северу от о-ва Лизард вне зоны, пораженной звездами, в 1970 г. не было обнаружено ни одной звезды. Позже эти рифы стали местом их нашествия (Cameron, Endean, 1981). При их концентрации 150—200 экз./га звезды за 2—3 года уничтожают основную массу склерактиний, придавая процветавшему рифу печальный вид кладбища (Endean, 1976, Cameron, 1977). На рифах восточной части Тихого океана, где также произошла вспышка численности звезд, она удерживается на уровне 20—50 экз./га, что почти на 3 порядка выше нормальной их численности, но в 3—5 раз ниже катастрофического уровня плотности. Поэтому многие рифы в зоне восточной части Тихого океана, хотя и испытали и до сих пор испытывают вспышку численности акантастера, не были уничтожены, а пришли к состоянию равновесия при столь высокой численности звезд. Однако при этом состав склерактиний на таких рифах изменился в сторону преобладания на них крупных колоний поциллопор, которые охраняются от нападения звезд симбионтами этих кораллов: полихетами, креветками и крабами (Glynn, 1981, 1983).

Наиболее массированные атаки акантастера пережили в 1957—1973 гг. рифы, расположенные у высоких островов и у побережий континентов. В их числе: большая часть рифов в средней части Б. австралийского барьера между 14 и 20° ю.ш., рифы у о-вов Окинава, у Островов Гуам и Сайпан (Марианские острова), рифы у островов Палау, Фиджи, Восточное Самоа, у Гавайских островов и у Коморских островов в Индийском океане. Резко (на 2—3 порядка) возросла численность звезд и появились признаки их атаки на кораллы на ряде атоллов и на рифах у некоторых высоких островов в архипелагах Кука, Туамоту, Общества, а также на некоторых рифах у Филиппин, у западных берегов Австралии, у Маврикия и Мадагаскара, у побережья Кении (Barnes, 1966; Chesher, 1969; Barham et al., 1971; Goreau et al., 1972; Dana et al., 1972; Endean, Chesher, 1973; Endean, Stablum, 1973; Endean 1973, 1974; Marsh, Tsuda, 1973; Sale et al., 1976). Замечено, что на атоллах, расположенных в открытых районах океана, вспышки акантастера наблюдались реже и, как правило, не носили столь разрушительного характера (Marsh Tsuda, 1973). Исключение составляют атоллы, на которых в последнее время имела место повышенная военная, сельскохозяйственная или строительная активность человека. На таких атоллах нашествия звезд носили катастрофический характер. В их числе атоллы Маджуро и Кварджелайн (Маршалловы острова), атолл Тарава (острова Гилберта).

На Б. барьерном рифе первая вспышка численности звезд была отмечена на лагунных рифах севернее Кэрнса. К 1966 г. звездами были заражены более 50% рифов, обследованных между 15 и 19° ю.ш. В 1969–1971 гг. были обследованы 82 рифа из общего их числа в этом секторе – 152. На 18 рифах из 87 была отмечена массовая гибель кораллов, съеденных звездами. На 36 рифах были обнаружены большие скопления звезд и следы их интенсивной атаки на кораллы. На 26 рифах, многие из которых располагались рядом с сильно зараженными рифами, звезд не было. По оценкам обследований, в секторе между 14 и 20° ю.ш. из 240 рифов было заражено звездами более 150. В начале 70-х годов звезды в большом количестве появились на более северных рифах Б. барьера – до 129° ю.ш., а также и на многих рифах из группы Суэйн у южной его оконечности (Endean, Stablum, 1975). В числе наиболее пострадавших – рифы у о-ва Грин, где в 1966 г. численность звезд достигала 2 млн и где за 2,5 года звезды практически полностью уничтожили все заросли склерактиниевых кораллов (Endean, 1973, 1976). В середине 70-х годов, после того как звездами были разрушены сообщества кораллов на большей части обширной центральной зоны Большого барьерного рифа, их численность пошла на убыль. К 1977 г. зоны высокой их численности остались лишь на юге в районе Суэйн рифов (Kenchington, Pearson, 1981). Однако в 1979–1982 гг. рифы центральной его зоны, ранее уже опустошавшиеся звездами, подверглись повторной атаке звезд, как это было предсказано ранее (Endean, 1974). На них начался рост склерактиний, колонии которых и подверглись повторному нашествию звезд (Kenchington, Pearson, 1981, Endean, Cameron, 1985). Таким образом, возникла угроза перманентного заражения звездами целых рифовых регионов, что может иметь своим конечным итогом полное разрушение или полную трансформацию рифовых сообществ.

При заражении звездами в количестве более 150–200 экз./га сообщество склерактиний может быть уничтожено на срок 1–6 лет. Так, на Гуаме на окаймляющем рифе длиною 38 км кораллы были съедены ими на 90% за 2,5 года (Chesher, 1969). При этом в наибольшей степени уничтожению подвержены кораллы подветренных участков и внешнего склона рифа, а также зона патч-рифов. В меньшей степени звезды повреждают сообщества кораллов в прибойной зоне, где волны мешают им удерживаться на поверхности колоний (Endean, 1973). Звезды обходят гидрокоралл миллепору и октокоралл гелиопору, а также крупные округлые колонии массивных кораллов, на поверхности которых они не могут удержаться. В ряде случаев ими обходятся также колонии таких кораллов, как Porites и Goniopora, и крупные колонии поциллопоры и стилофоры, которые защищают их симбионты – раки и полихеты. При повреждении звездой участка на поверхности колонии всего 5 см^2 он уже не заживляется и колония гибнет (Bak, Van Es, 1980). Точный учет гибели кораллов после нашествия звезд на ряде рифов Б. барьера дал величины 60–90% (Endean, Cameron, 1985). На рифе Бревер в том же районе после повторного нашествия звезд в середине 1983 г. погибло 90–95% молодой поросли ветвистых оппортунистических кораллов, появившейся на этом рифе после его опустошения акантастером в 1970–1972 гг. (Moran et al., 1985). Покончив с кораллами на одном рифе, вся масса звезд может по дну на глубинах до 60 м преодолеть пространство между рифами и перейти на соседний риф (Endean, Stablum, 1973). На изолированных рифах звезды после уничтожения ими всех склерактиний долго еще остаются на рифе и постепенно погибают.

15.1.3. ПОСЛЕДСТВИЯ НАШЕСТВИЯ ЗВЕЗД И РЕГЕНЕРАЦИЯ РИФА

После нашествия звезд от кораллов остаются белые остовы. Через месяц они обрастают нитчатками и покрываются черноватыми потеками синезеленых водорослей. Такую удручающую картину автору приходилось наблюдать на одном из Маршалловых островов. Инфауна кораллов погибает. Рыбы покидают такие уничтоженные рифы, которые являют собой картину кладбищенского запустения. Затем колонии подвергаются массированной атаке сверлящих губок и моллюсков и обрушиваются под собствен-

ной тяжестью или под воздействием штормов и течений (Chesher, 1969). Через 2–3 года на месте процветавшего рифа с густыми зарослями ветвистых кораллов остается куча обломочного материала, среди которой возвышаются обросшие альционариями мертвые массивные кораллы. Часто рифы, погибшие в результате нашествия звезд, за этот срок целиком зарастают альционариями. Поверхность массивных колоний покрывается мощным пластом инкрустирующих синулярий, а среди обломочного материала вырастают колонии альционарий Sarcophyton и Lemnalia. Таким путем на месте уничтоженных звездами рифов вырастают альционарные рифы, которые нередко существуют в течение многих лет, не давая возможности возобновления роста склерактиний. Эту картину я наблюдал в 1986 г. на рифах у о-ва Лизард в северной части Б. барьера, где некогда прекрасные рифы подверглись нашествию звезд в начале 70-х годов. Но и в 1986 г. преобладающая их часть была еще занята мощными зарослями разнообразных альционарий, и я не заметил никаких признаков новых поселений склерактиний на этих альционарных отвратительных на вид рифах. Массированная колонизация альционариями рифов, опустошенных акантастером, отмечена рядом авторов (Endean, Stablum, 1973; Nishihira, Yamazato, 1974; Camaron, Endean, 1981).

Спустя 3–5 лет на обломках кораллов, ранее съеденных звездами, обрастания нитчаток и синезеленых водорослей замещают кораллины, на поверхности которых начинается оседание и рост новых колоний склерактинии. Среди них преобладают, как правило, быстро растущие оппортунисты: Acropora, Pocillopora, Seriatopora, Turbinaria, Porites. Чем сильнее риф был поврежден звездами, тем медленнее идет восстановление на нем сообществ склерактиниевых кораллов (Endean, 1973; Endean, Stablum, 1975; Pearson, 1981). Согласно Пирсону, через 7 лет после нашествия звезд на одном из платформенных рифов в зоне Б. барьера процент покрытия кораллами был всего 2,8, тогда как до их нашествия он был 28. При этом значительную долю этой величины составляли уцелевшие во время нашествия крупные колонии кораллов Porites и Diploastrea (Pearson, 1974) и появившаяся поросль мелких колоний акропоры. Их число составляло около 60 на 1 $м^2$. Спустя 10–15 лет на тех пораженных звездами рифах, где молодым склерактиниям-оппортунистам удается вытеснить альционарий, вырастает сообщество среднеразмерных, преимущественно ветвистых или листовидных кораллов с обедненным видовым составом и низким разнообразием. Ввиду обедненности этого регенерирующего сообщества массивными кораллами оно не обладает достаточной устойчивостью к волнобою и во время сильных штормов гибнет даже в сравнительно защищенных зонах рифа. Другая опасность для этого сообщества склерактиний – повторное нашествие звезд, что имело уже место в обширном регионе Б. барьера между 15 и 19° ю.ш. (Endean, Cameron, 1985). На возможность повторных нашествий звезд указывали еще первые исследователи этого явления (Goreau, 1963). Они подчеркивали, что в этом случае риф будет постоянно находиться в угнетенном состоянии. На таком рифе биоэрозия будет превышать кальцификацию, что будет вести к его разрушению. Однако даже и при отсутствии повторных атак со стороны звезд риф, подвергшийся их нашествию, полностью сможет восстановиться лишь за 20–40 лет (Endean, Cameron, 1985).

15.1.4. ПРИЧИНЫ ВСПЫШЕК ЧИСЛЕННОСТИ АКАНТАСТЕРА, МЕРЫ БОРЬБЫ

Вопрос о причинах недавних нашествий акантастера на рифы Индо-Тихоокеанского региона до сих пор является предметом дискуссии, которая идет вокруг нескольких гипотез. Эти гипотезы группируются вокруг двух противоположных постулатов: а) вспышки численности звезд – естественный периодический феномен и повторялись в прошлом (Walsh et al., 1971; Dana et al., 1972; Vine, 1973), б) вспышки их численности являются уникальным явлением – экологической катастрофой, которая не имела прецедента в прошлом и так или иначе была вызвана интенсификацией деятельности человека в зоне рифов (Randall, 1972; Endean, 1973, 1974, 1977; Cameron, 1977; Cameron,

Endean, 1981; Endean, Cameron, 1985). Несмотря на то что у сторонников первой точки зрения имеются серьезные аргументы, вторая нам кажется более обоснованной, тем более что она подтверждается и нашими собственными наблюдениями. Действительно, в огромной литературе по донной фауне рифов, описывающей результаты более чем столетних наблюдений в разных регионах Индо-Пацифики, нет ни одного упоминания о такого рода катастрофических нападениях акантастера на кораллы. В течение всего этого периода акантастер считался редким видом. Согласно Эндину (Endean, 1973), о нашествиях звезд на рифы нет свидетельств и у островных туземцев, которые наблюдая такого рода катастрофы, наверняка сложили бы о них легенды. О таких легендах в книгах о культуре островных народов Индо-Пацифики не упоминается. Возражения на этот счет (Birkeland, 1982) звучат неубедительно. Находки же скелетных остатков акантастера в толще рифовых известняков (Frankel, 1977) вряд ли могут служить доказательством таких мощных нашествий звезды в прошлом, поскольку известна способность их образовывать скопления и при нормальной численности популяций. Резонны также соображения Эндина и Камерон (Cameron, 1977; Endean, Cameron, 1985) о том, что экосистемы рифов голоцена вообще не могли бы существовать и нормально эволюционировать в условиях периодического катастрофического их разрушения, тем более что в крупных рифовых регионах нашествия звезд, как мы видели выше, имеют тенденцию становиться хроническими. В условиях периодического уничтожения кораллов на большинстве рифов не могли бы доживать до возраста сотен лет колонии крупных массивных кораллов.

Согласно нашим наблюдениям, за 2 недели работы на рифах у о-ва Таити в 1961 г. мы не видели ни одного акантастера. Однако в 1968 г., когда в лагуне началось большое строительство в связи с подготовкой к атомным испытаниям на атолле Мururoa, за 1 ч плавания мы видели 2—3 звезды, которые поедали кораллы в дневное время. Как уже указывалось выше, такой их переход к дневному образу жизни служит одним из главных признаков вспышки их численности и грозящего нашествия. В 1984 г. мы наблюдали нашествие звезд и съеденные ими дочиста кораллы на рифе у мыса Хонгом В Южном Вьетнаме. В этом районе рифы подверглись мощному антропогенному стрессу после окончания мировой войны. Население глушило на них рыбу взрывчаткой и добывало известь для строительства. По нашим наблюдениям в 1981 г., звезды на этих рифах еще отсутствовали. Вывод очевиден: звезды появились на них как следствие каких-то изменений в экосистеме рифа, которые были связаны с серьезным нарушением существовавшего в них гомеостаза. Именно к такой мысли пришли исследователи, описавшие первые нашествия звезд (Endean, 1973). Их локализация совпадала с зонами интенсивной деятельности человека. На Б. барьерном рифе первая вспышка численности звезд началась вблизи крупного туристического центра и порта Кэрнс (Barnes, Endean, 1964). На островах Рюкю у Окинавы были развернуты американские военные базы. На Марианских (Сайпан и Гуам) и Маршалловых островах (Кварджелаин, Маджуро, Арно), на островах Общества (Таити), на Гавайских островах (Молокии), на Восточном Самоа, где были вспышки численности и разрушительные нашествия звезд, велось интенсивное военное строительство. На островах Фиджи рос туризм и сбор раковин, на островах Палау велось строительство нефтеперевалочных баз. В этих же регионах в послевоенное время усилилось интенсивное сельскохозяйственное производство, связанное с применением пестицидов и удобрений, увеличился сбор раковин и кораллов, стала модной любительская охота на рыбу. Массовая активность туристов и местного населения на рифах резко возросла в связи с распространением легководолазного снаряжения. Вполне очевидно, что такая активность человека не могла не вызвать существенных изменений гомеостаза в прилегающих рифовых системах (Chesher, 1969; Endean, 1973; Nishihira, Yamazato, 1974). Это могло послужить причиной популяционного "взрыва" акантастера, который произошел в начале 60-х годов.

В соответствии с представлениями, которые развивает Эндин, триггером популяционного взрыва служит снижение пресса выедания, контролирующего численность

хищника, которое происходит под воздействием антропогенного стресса. Как высокоспециализированный кораллофаг акантастер не имеет пищевых конкурентов. Поэтому численность взрослых особей, которая в сообществах рифа в норме чрезвычайно низка, может сдерживаться только малым успехом размножения, связанным с разреженностью популяций раздельнополых звезд и прессом выедания на разных стадиях развития и во взрослом состоянии. Преодоление этих двух барьеров открывает возможность популяционного взрыва. Согласно гипотезе Эндина, в условиях антропогенного стресса на рифе резко убывает численность рыб и донных хищников (моллюсков, ежей), поедающих молодь звезд. В числе хищников, поедающих молодь звезд: груперы, а также мурексы, конусы. Взрослые звезды поедают харонии. Все эти моллюски в послевоенное время стали интенсивно изыматься ввиду роста любительского коллекционирования местным населением, а также ордами военных и туристов, нахлынувших на рифы. Эндин придает особое значение изъятию хароний, поскольку он считает их ключевым видом, контролирующим численность популяции взрослых звезд (Endean, Stalbum, 1973). Снижение пресса выедания приводит к постепенному увеличению численности звезд, что, в свою очередь, повышает успех их размножения. Появление массы личинок при пониженном уровне выедания молоди и взрослых звезд и является, согласно Эндину, причиной последующей катастрофической вспышки численности звезд на отдельных рифах. Их скопления, формирующиеся в период размножения, создают фронт массированной атаки. Вначале они скапливаются в приглубых участках склона. Прикончив там всех склерактиний, они выходят на мелководье и проходят таким образом весь риф. Затем, обладая высокой скоростью передвижения, звезды по дну переходят на соседние здоровые рифы и создают таким путем очаги вторичного заражения, уже не связанного непосредственно с антропогенным стрессом. Вероятно также возникновение вторичного заражения путем переноса на другие рифы течениями массы личинок, продуцируемых в местах больших скоплений звезд.

С нашей точки зрения, гипотеза Эндина в наибольшей степени соответствует наблюдаемым фактам. Сделанное на ее основе предположение о возможности повторного нашествия звезд через короткий промежуток времени на рифах Б. барьера, как мы уже говорили, подтвердилось. В то же время повторные нашествия звезд, имевшие место в 1979–1983 гг., делают сомнительной правоту авторов, которые считают вспышку акантастера не уникальной экологической катастрофой, а следствием периодических колебаний его численности, происходивших и в прошлом. В отношении же возможных причин таких больших колебаний численности звезд мнения последних авторов расходятся. Одни из них видят ее в способности акантастера мигрировать и формировать скопления в период размножения. Если такая группа звезд достаточно велика, она уничтожает в зоне скопления кораллы, которые сами поедают их личинки и яйца. В результате выживаемость личинок возрастает, общее число звезд в данной зоне увеличивается, что, в свою очередь, может обеспечить больший успех их размножения. Полагают, что повторение нескольких таких циклов при отсутствии пищевой конкуренции может привести к огромному увеличению их численности (Ormond, Campbell, 1973). Другие авторы (Dana et al., 1972) видят в качестве возможного "стартера" тайфуны, которые губят большие площади зарослей склерактиний и вынуждают звезды мигрировать с этих площадей на приглубые участки склона, где они скапливаются в большие группы и могут дать старт катастрофическому росту численности по причинам, описанным выше. Наконец, Биркеланд связывает вспышки акантастера на рифах у высоких островов с периодически повторяющимися сильными ливнями. В результате приток биогенов в прибрежную зону возрастает, вызывая рост биомассы фитопланктона в водах вблизи рифов. Выживаемость личинок звезд, питающихся фитопланктоном, при улучшении кормовых условий возрастает, что в последующие 3 года может вызвать резкий рост численности звезд (Birkeland, 1982). К этой гипотезе близки представления, которые развивались Вином. В соответствии с ними периодические колебания численности звезд являются нормой для таких животных с внешним оплодотворением. Они производят огромное количество личинок. Улучшение условий их

выживания и оседания в последующем сразу может дать вспышку численности взрослых за счет роста числа рекрутов на несколько порядков (Vine, 1970).

Все перечисленные факторы, безусловно, могут создать тенденцию к колебаниям численности акантастера, но при отсутствии контролирующих механизмов выедания. Главное же возражение состоит в том, что, будь такие колебания нормой, они были бы зарегистрированы ранее на каких-либо рифах. Далее, будь они нормой, они не охватили бы почти половину всех рифовых сообществ Индо-Тихоокеанского региона, расположенных в разных географических зонах. Многие факты не может объяснить и гипотеза Эндина. В частности, ни одна из гипотез не объясняет, почему даже в районах максимального поражения многие соседние рифы остаются нетронутыми. Часто нетронутыми остаются рифы, усиленно эксплуатируемые человеком, несмотря на то что рядом находятся рифы, зараженные звездами. Поэтому проблема акантастера требует дальнейших исследований. Несомненно одно: акантастер остается серьезной угрозой существованию современных рифов.

В числе мер, которые принимались с целью борьбы с акантастером, прежде всего был сбор звезд аквалангистами и их уничтожение. Так, на островах Восточное Самоа и на о-ве Окинава были собраны и уничтожены сотни тысяч звезд. Поперек фронта движущихся звезд пытались протягивать электрический барьер. Звезды надувают воздухом, после чего они всплывают и их собирают на поверхности. Разработана методика уничтожения звезд путем впрыскивания в них медного купороса (Chesher, 1969; Sale et al., 1976). Перечисленные меры борьбы дорогостящи и не могут считаться радикальными. Радикальные меры могут быть разработаны лишь на основе однозначного решения вопроса о причинах нашествий акантастера.

15.2. ГИБЕЛЬ КОРАЛЛОВ ПОД ДЕЙСТВИЕМ ФИЗИЧЕСКОГО СТРЕССА

В числе факторов физического стресса, губительно воздействующих на сообщества кораллов, – волнобой, распреснение и заиление, осушка и перегрев. Нередко их воздействие достигает катастрофического уровня, вызывая массовую гибель кораллов. В большинстве своем такие экологические катастрофы связаны с прохождением тропических ураганов, которым сопутствуют ливни, вызывающие распреснение и заиление. Скорость ветра в зоне прохождения урагана средней силы составляет 100–250 км/ч. В открытом океане такой ураган поднимает волну высотой 8–10 м. У берега высота прибойной волны составляет 4–8 м и в лагунах кольцевых рифов – до 3 м (Highsmith et al., 1980). Волны, поднятые ураганом, вызывают гибель основной массы ветвистых кораллов, особенно на наветренной стороне рифа, где глубина зоны слома кораллов на внешнем склоне достигает 20–25 м. В меньшей мере гибнут массивные и листовидные кораллы, хотя колонии многих из них, часто крупные, выбрасываются волнами на край флета и остаются там в виде останцов – "негритянских голов". При этом разрушение колоний кораллов во время тайфуна происходит не столько под действием напора воды, сколько под воздействием движущихся масс обломков. Они крушат на своем пути ветвистые кораллы и необратимо повреждают ткани устоявших массивных форм. При прохождении урагана массовая гибель кораллов часто происходит и в подветренных зонах рифа. Кораллы гибнут здесь под воздействием волн, проходящих через флет, а также вследствие заноса их взвесью, поднятой со дна и смытой с суши ливнями, которыми обычно сопровождаются ураганы. Занесенные осадком кораллы погибают за 3–4 дня. Те же ливни вызывают сильное распреснение, губят кораллы на мелководьях рифа в период отлива, тем более что ураганы сами по себе способствуют возникновению экстремально низких отливов.

После прохождения средней силы урагана погибает обычно от 50 до 80% кораллов. Часть кораллов уцелевает пятнами даже на наветренной стороне рифа на участках дна, защищенных от движущихся масс обломков и прямых ударов волн. Эти уцелевшие участки становятся впоследствии центрами восстановления сообществ кораллов на

пострадавших рифах (Graus, 1984). Особо сильные ураганы со скоростью ветра более 300 км/ч уничтожают кораллы на рифах практически полностью. Под воздействием сильного урагана на рифе происходит перемещение миллионов тонн обломков. Рифы меняют конфигурацию, на них появляются новые банки и островки (Maragos, Baines, 1973). После сильного урагана сообщества рифа не проявляют признаков восстановления спустя десятилетия. Часто они вообще не восстанавливаются, зарастая кораллинами и макрофитами (Woodley et al., 1981; Pearson, 1981). Такие ураганы бывают в зонах рифов примерно 1–2 раза за столетие. В качестве примера можно привести ураган Хатти, который обрушился на рифы Британского Гондураса в 1961 г. Спустя 11 лет на них не было никаких признаков восстановления сообществ кораллов (Stoddart, 1974). В 1980 г. сильнейший за столетие ураган Аллен разрушил рифы Ямайки (Woodley et al., 1981). Кораллы были сметены с них даже на укрытых подветренных участках. Согласно Стоддарту, на месте некоторых современных рифов Индийского океана, голый водорослевый флет которых ныне практически лишен кораллов, еще сравнительно недавно существовали богатые, обильно заросшие кораллами рифы. Наиболее вероятной причиной их исчезновения могло быть их катастрофическое разрушение сильными тайфунами.

Как уже отмечалось, во время тайфунов гибнут прежде всего ветвистые кораллы. На атлантических рифах это прежде всего Acropora cervicornis, а на индо-тихоокеанских рифах – A. formosa. Наиболее устойчивы массивные кораллы – фавииды, Montastrea, Porites, а также фолиозные кораллы и Millepora (Sroddart, 1985). Восстановление сообществ кораллов после прохождения урагана средней силы начинается, по свидетельству многих авторов, достаточно быстро (Shinn, 1976; Connell, 1978; Highsmith et al., 1980; Pearson, 1981). Оно начинается прежде всего с приживления обломков акропорид, значительная часть полипов которых выживает. Так, на рифах Белиза после прохождения урагана Грета со скоростями ветра 120–150 км/ч ветвистые кораллы были сломаны до глубин 25 м. Однако при этом около 40% оторванных от субстрата колоний Acropora palmata выжили и начали приживаться на новом месте. Выжила и значительная часть обломков A. palmata и A. cervicornis, которые прижились и начали быстро расти, давая начало новым колониям (Highsmith et al., 1980). По оценкам этих авторов, ввиду массового и быстрого роста прижившихся колоний и обломков ветвей акропор после такой катастрофы скорость кальцификации, а следовательно, и скорость роста рифа не убывают, а, наоборот, возрастают (Connell, 1978). Эти авторы считают, что периодические ураганы, которые проходят через отдельные рифы Западной Атлантики с частотой 3–5 лет, положительно влияют на рост рифов, поддерживая в них высокое видовое разнообразие кораллов, что не дает сообществам кораллов достичь зрелой стадии, когда скорость их роста в целом снижается (см. 11.5.2). Периодические ураганы в значительной степени определяют и зональность рифов (Dollar, 1981). По статистике за 62 года (с 1900 по 1962 г.) через рифы Карибского бассейна прошло 286 ураганов и 212 тропических штормов. Несомненно, периодические ураганы и тайфуны являются важным фактором эволюции кораллов. В частности, именно этим фактором, несомненно, вызвана способность обломков ветвистых акропор к приживанию и быстрому росту на новом месте (Highsmith et al., 1980).

В процессе восстановления коралловых сообществ после такого рода катастроф существенную, а во многих случаях и основную роль играет реколонизация за счет оседания планул и роста новых колоний (Endean, 1976). Так, на флете атолла Фунафути, где кораллы были в 1970 г. сметены тайфуном Бэби, мы в 1975 г. наблюдали массовое поселение акропоры A. hyacinthus. Их колонии имели размеры 5–10 см в диаметре и выросли не из веточек, а из осевших планул. Их число достигало десятка на 1 $м^2$. Успех реколонизации рифа после урагана связан с наличием на нем участков с уцелевшими кораллами, которые могут послужить источником планул, а также с возможностью заноса планул с соседних менее пострадавших рифов. Успех их рекрутирования во многом зависит от сохранности популяций рыб-фитофагов, активность которых снижает конкуренцию со стороны макрофитов. На рифах, опустошенных

Таблица 15.1

Оценки времени восстановления сообществ кораллов, разрушенных под воздействием экологических катастроф (цитировано по: Coles, 1984)

Местоположение	Причина гибели кораллов	Срок восстановления
Персидский залив	Понижение температуры	4–5
Красное море	Экстремально низкий отлив	5–6
Б. барьерный риф	Тайфуны	15–20
	Акантастер	10–20
Рифы Индийского океана	Ураганы	20–25
Гуам	Акантастер	20–30
Британский Гондурас	Сильный ураган	75–100
Гавайи	Потоки лавы	20–50
	Земляные работы и сток с суши	15–30
	Взрывные работы и седиментация	8–64

ураганом, из осевших планул за 10 лет вырастают колонии акропор диаметром 50–100 см. Колонии массивных кораллов за 20 лет достигают диаметра 20–40 см. Полное восстановление сообщества кораллов после тайфуна может занимать от 5 до 25 лет (табл. 15.1). Так, после урагана Донна, имевшего скорость до 200 км/ч, поврежденные им флоридские рифы восстановились за 7 лет (Shinn, 1976). Однако известны случаи, когда после таких ураганов рифы не восстановились и в течение 10–15 лет (Endean, 1976). К тому же в наши дни, когда большинство рифовых регионов подвержены возрастающему антропогенному стрессу, условия регенерации их после тайфунов значительно ухудшились и процесс регенерации затягивается. Это, в частности, доказали наблюдения за регенерацией коралловых сообществ красноморских рифов в заливе Агаба, погибших от экстремально низкого отлива. Оказалось, что регенерация рифа, находившегося под влиянием загрязнения, шла в десятки раз медленнее, чем на незагрязненном рифе. Последний регенерировал за 5–6 лет, тогда как на первом за этот срок еще не начал восстанавливаться (Loya, 1976).

Наряду с ураганами катастрофическую гибель кораллов в зоне флета вызывают иногда экстремально низкие отливы, которые сопровождаются длительной осушкой поселений кораллов на мелководных участках. Смертность кораллов в этих случаях возрастает от перегрева, если такие отливы происходят днем в жаркую погоду, и от распреснения, если экстремальный отлив сопровождается сильным дождем. Во время низкого отлива в жаркую погоду на красноморских рифах близ Эйлате погибло около 80% кораллов (Loya, 1976). Рифам, расположенным у высоких островов и на побережье материков, большой ущерб наносят продолжительные тропические ливни, которые часто вызывают массовую гибель кораллов. После продолжительных ливней, сопровождающих обычно прохождение тропических штормов, а также в сезон дождей в зону рифов поступают массы пресной воды, несущей терригенную взвесь. Много кораллов гибнет при этом от распреснения, от заиления и от понижения освещенности, вызванной возросшей мутностью воды (Goreau, 1964). Сведение лесов и развитие сельского хозяйства в прибрежных районах намного усиливает терригенный сток после прохождения урагана. Тем самым губительное их действие на прибрежные рифы значительно возросло. Примером может служить риф Стоун Айленд в районе Б. барьерного рифа, который погиб полностью в 30-х годах под воздействием усиления стока с суши после длительных дождей и на котором спустя 35 лет рост кораллов так и не возобновился (Endean, 1976). Нередки случаи массовой гибели кораллов на высокоширотных рифах от переохлаждения во время суровых зим или от перегрева в период очень жаркого лета (Shinn, 1976; Rogers, 1985). В некоторых регионах гибель кораллов вызывают землетрясения и вулканическая деятельность (Stoddart, 1972; Grigg, Maragos, 1974).

15.3. МАССОВОЕ ОБЕСЦВЕЧИВАНИЕ КОРАЛЛОВ И ГИБЕЛЬ ФАУНЫ РИФА, СВЯЗАННЫЕ С ГЛОБАЛЬНЫМИ ФИЗИЧЕСКИМИ ПРОЦЕССАМИ

В последние годы появилось много тревожных сообщений о массовом обесцвечивании симбиотических Anthozoa, и прежде всего склерактиний, на больших пространствах рифов, расположенных в разных регионах (табл. 15.2). В восточных районах Тихого океана такие явления имели место в крупных масштабах в 1982–1983 гг. на рифах у побережья Панамы и Колумбии и у Галапагосских островов. В центре Тихого океана они отмечались в Полинезии и на островах Токелау, в западной части – на рифах центральной зоны Б. барьерного рифа. В меньшей степени те же явления наблюдались в этот период в Индийском океане и в Западной Атлантике. В Западной Атлантике эпидемия катастрофического обесцвечивания и гибели не только многих видов кораллов, горгонарий, гидрокораллов и зоантарий, но даже губок имела место летом, осенью 1987 г. При этом ею были охвачены многие рифы Ямайки, Флориды, Пуэрто-Рико, Багам, островов Сан-Круа. В первой половине столетия вплоть до 1960 г. эти явления практически не отмечались. Описывались лишь случаи локальной гибели кораллов на мелководьях флета после длительной осушки, и причина ее была вполне очевидной.

Феноменология явления обесцвечивания состоит в том, что в неблагоприятных условиях температурного стресса, недостатка кислорода или в присутствии токсикантов кораллы выбрасывают зооксантеллы и при этом сами обесцвечиваются – "выцветают". Выброс зооксантелл сопровождается деградацией тканей полипов, которая часто ведет к их гибели. Процент гибели таких обесцветившихся кораллов особенно велик у видов, наиболее чувствительных к стрессу. В их числе Pocillopora, некоторые акропоры и агарициии, среди которых гибнут после обесцвечивания 60–90% колоний (Harriott, 1985; Fisk, Done, 1985). Многие кораллы, обесцветившись, впоследствии полностью восстанавливаются (Millepora, Montastrea). Есть также кораллы, которые в тех же сообществах вообще не обесцвечиваются (Porites, Psammocora). Однако, поскольку кораллы первой группы часто занимают доминирующее положение в верхних зонах рифа, массовый выброс зооксантелл и обесцвечивание приводят к гибели преобладающей части склерактиний. При этом процесс обесцвечивания захватывает зону с глубинами до 10–15 м, а в ряде случаев и до 40 м.

Явления массового обесцвечивания и последующей гибели кораллов впервые были отмечены на Гуаме в 1962 г., на флоридских рифах в 1978 г., на Окинаве и на о-ве Рождества в 1980 г. (Goreau, 1964; Japp, 1979; Yamazato, 1981; Egana, Di Salvo, 1982). Упомянутые авторы считали причиной его антропогенное воздействие. В первом случае это был смыв почвы, связанный с военным строительством, в двух остальных – загрязнение. Причину же глобальной дестабилизации сообществ кораллов и их массовой гибели, имевшей место в 1982–1983 гг., большинство авторов связывают с потеплением вод тропической зоны океана, которое было вызвано сильнейшим за столетие Эль-Ниньо. В период Эль-Ниньо снижается интенсивность глобальной циркуляции вод океана. При этом уменьшается подъем к поверхности глубинных вод. Температура поверхностных вод в тропической зоне восточной части Тихого океана возросла на 4–6° и в остальных регионах – на 2–3°С. В западной и центральной частях Тихого океана ввиду ослабления пассатов уровень моря снизился в период Эль-Ниньо на 50–70 см, что вызвало длительную осушку больших пространств мелководий во время отливов в условиях общего повышения температуры поверхностных вод. Эти условия стресса и привели к обесцвечиванию кораллов (Glynn, 1984; Oliver, 1985; Fisk, Done, 1985; Prahl, 1985).

На первый взгляд кораллы должны были бы быть адаптированы к таким колебаниям температуры. Однако это не так. Особенно это касается кораллов высокоширотных рифов и рифов восточной части Тихого океана, живущих в зонах апвеллинга при сравнительно низкой температуре. Оказывается, что обычные в тропической зоне летние температуры 20–31°С являются для них пределом. Кораллы обычно выдерживают кратковременный подъем температуры до 34°, но длительный ее подъем даже

Таблица 15.2

Случаи массового обесцвечивания и гибели кораллов и других представителей донной фауны в 1983 г. (год Эль-Ниньо)

Регион	Феномен	Предполагаемая причина	Литературный источник
Восточная Пацифика (Панама, Колумбия)	Обесцвечивание и гибель 60–90% кораллов	Перегрев	Glynn, 1984; Dahl, 1985
Французская Полинезия, острова Токелау	Обесцвечивание и гибель кораллов на мелководьях	Длительная осушка и перегрев	B. Salvat, цит. по: Glynn, 1984
Б. барьерный риф у Таунсвиля, Кэрнса, острова Лизард	Обесцвечивание и гибель кораллов (преимущественно молодых акропор и поциллопор) до глубины 15 м	Перегрев и осушка	Oliver, 1985; Fisk, Done, 1985; Harriott, 1985
О-в Окинава	Обесцвечивание и отмирание кораллов и актиний до глубины 10 м	Перегрев	M. Yamaguri, цит. по: Glynn, 1984
Индонезия (острова Ява, Пулау-Пари, Серибу)	Обесцвечивание кораллов и актиний и отмирание их на разных глубинах	Причины не ясны	G. Smith, цит. по: Glynn, 1984
Багамские острова	Обесцвечивание колоний коралла Diploria до глубин 5–8 м	Причины не ясны	Japp, 1985
Флорида	Обесцвечивание и частичное отмирание кораллов, горгонарий и миллепоры до глубины 14 м	Перегрев, осушка	Там же
Карибский бассейн	Обесцвечивание и частичная гибель кораллов, и других Anthozoa, всего 25 видов	Перегрев	Lessios et al., 1983
Там же	Массовая гибель ежей и звезд	Причины не ясны, возможно перегрев	Lessios et al., 1984

до 32–33° ставит большинство из них в условия стресса, усугубляемого сильным ультрафиолетовым излучением в летний период (Coles, Jokiel, 1977). В условиях стресса кораллы начинают выбрасывать зооксантеллы и выделять избыточное количество слизи. Слизь стимулирует развитие микрофлоры в воде и на поверхности ослабленных стрессом полипов, что в конечном итоге может вызвать их гибель (Ducklow, Mitchell, 1979; Lessios et al., 1984). Существенное значение имеет и тот факт, что на многих рифах и в пределах целых рифовых регионов, таких, как панамские рифы, кораллы были ослаблены антропогенным стрессом и нападением акантастера, что могло понизить устойчивость их к температурному стрессу в период Эль-Ниньо 1982–1983 гг. (Glynn, 1984).

В период с 1980 по 1983 г. в регионах Карибского бассейна и Флориды отмечалась массовая гибель рыб, ежей-диадем и морских звезд (Dungan et al., 1982; Lessios et al., 1983). Авторы, описавшие эти явления, полагают, что здесь имело место смешанное действие ряда факторов, и прежде всего антропогенного и физического стресса (перегрева). Гибель кораллов и усиленное выделение ими слизи могли стимулировать развитие бактерий, в том числе и патогенных. В этих условиях возможна была массовая гибель животных, ослабленных стрессом, от болезней. Существенно, что в периоды обесцвечивания и гибели кораллов кораллофаги (рыбы-попугаи, звезды) не погибают и продолжают поедать сохранившиеся кораллы и особенно оседающую их молодь (Glynn, 1984). С другой стороны, массовая гибель ежей-диадем, поедающих макрофиты, сильно задержала оседание молоди кораллов и восстановление карибских рифов ввиду зарастания поверхностей водорослями (Lessios et al., 1984). Поэтому регенерация сообществ кораллов на рифах, переживших описанные выше катастрофические

явления обесцвечивания кораллов и отмирания фауны, задерживается, а на некоторых таких рифах может вообще прекратиться, вызвав их гибель (Glynn et al., 1983). Повторение в еще больших масштабах явлений обесцвечивания и гибели кораллов и других рифовых организмов летом 1987 г. в Западной Атлантике подтвердило мнение Глинна об уязвимости коралловых рифов. Следует думать, что произошло это вследствие того, что и сложные и зрелые экосистемы рифа, которые весьма чувствительны к внешнему стрессу, существуют на верхнем пределе его уровня. Кораллы, составляющие стержневую группу этих экосистем, в летний период в норме живут на большинстве рифов при температуре, всего на 2–3° ниже летальной. В зоне ураганов сообщества кораллов подвергаются катастрофическому разрушению с периодичностью, едва позволяющей им регенерировать (4–5 лет). В этих условиях появление и нарастание еще одного вида стресса – антропогенного может вызвать хроническую дестабилизацию экосистем рифов в глобальном масштабе.

15.4. БОЛЕЗНИ КОРАЛЛОВ

Подверженность кораллов болезням была замечена Антониусом в 1973 г. (Garrett, Ducklow, 1975; Antonius, 1977). Всего до настоящего времени были описаны 4 разновидности болезней кораллов (Antonius, 1981a, 1984). Две из них – белый бактериоз и втягивание полипов-поражают кораллы только в условиях стресса – перегрева и антропогенного загрязнения (Antonius, 1985; Chesher, 1985). Болезнь втягивания полипов проявляется вначале как полная потеря ими активности. Они остаются закрытыми в течение нескольких суток, после чего от колоний полосами отстают ткани и коралл погибает. Две другие болезни – белый и черный полосчатый некроз кораллов (BD и BBD) – встречаются на вполне здоровых рифах. В то же время BBD заметно стимулируется условиями стресса (Antonius, 1981, 1985). Отмечены вспышки этих болезней на рифах, где кораллы были повреждены ураганом, а затем рассверлены сверлящими губками и моллюсками. Летом 1980 г. на рифах Ямайки и Кюрасао BD были поражены около 80% кораллов (Rogers, 1985). Опытами показано, что молодые колонии ветвистых корралов, регенерировавшие из обломков их ветвей подвержены болезням и большой их процент по этой причине гибнет (Bak, Criens, 1981).

Возбудителем BBD является синезеленая водоросль Phormidium corallythicum. Этой болезнью можно инфицировать в экспериментальных условиях другие кораллы, перенеся кусочки тканей с больного коралла на поврежденный и особенно на участок колонии, ранее пораженный BD. Поиски возбудителя BD пока не дали вполне определенного результата. Полагают, что она вызывается бактериями (Peters et al., 1983), хотя этот вывод подвергается сомнению (Antonius, 1985). На BD не действуют антибиотики, которые подавляют BBD. Заболеваемость кораллов BD не зависит от таких факторов, как t° воды и евтрофирование, которые стимулируют заболевание кораллов BBD. Обе эти болезни поражают практически все виды склерактиний, но в разной степени: BD поражает преимущественно акропорид и поциллопор, причем эти кораллы, пораженные BD, обычно погибают. Болезнь начинается у основания колонии и в виде белой полосы как бы "прочерчивает" всю колонию. Ткани в зоне поражения отмирают и поедаются микрофауной (Gladfelter, 1982). На пораженном месте часто развивается BBD. BBD чаще всего поражает массивные кораллы фавииды и платигиру. Согласно Чешеру, акропориды островов Тонга поражаются синезелеными водорослями, близкими осцилляториям (Chesher, 1985).

Болезни кораллов находятся пока в стадии изучения. Однако уже сейчас очевидно, что им подвержены главным образом ослабленные стрессом кораллы. Не в последнюю очередь их распространение связано с воздействием человека на экосистемы рифов (Segel, Ducklow, 1982). Под действием загрязняющих стоков и взвеси кораллы выделяют много слизи. Слизь стимулирует развитие микрофлоры, которая инфицирует кораллы (Mitchell, Chet, 1975).

15.5. АНТРОПОГЕННЫЙ СТРЕСС

Выше отмечалось, что экосистемы рифов существуют на пределе выдерживаемого ими естественного физического стресса. Однако его воздействия имеют периодический характер. Поэтому, несмотря на то что они иногда наносят сообществам рифов катастрофический ущерб, последние, как правило, достаточно быстро регенерируют. Поэтому в целом физический стресс не только не угрожает их существованию, но даже в определенной степени стимулирует их рост, поддерживая их в ювенильном состоянии (Highsmith et al., 1980). В отличие от физического стресса антропогенный стресс носит постоянный характер и имеет обычно тенденцию нарастать. В условиях кумулятивного воздействия естественного и антропогенного стресса угнетение и разрушение экосистем рифов может становиться необратимым (Mergner, 1981). Поэтому в наши дни антропогенный стресс как следствие хозяйственной и рекреационной деятельности человека в зоне рифов превратился в главную угрозу их существованию (Stoddart, 1981; Raymond, 1981; Pearson, 1981).

Начало массированному антропогенному стрессу на коралловых рифах положила вторая мировая война. В этот период в тропической зоне Тихого океана появились большие контингенты людей с мощной техникой. Началось строительство военных баз, развернулось гражданское строительство, строительство портовых сооружений, прокладка судоходных каналов. (Banner, 1974). Возрос сбор раковин и кораллов семьями военных и местным населением. Возник рынок сувениров. В связи с завозом боеприпасов широко распространилось рыболовство с помощью динамита, а впоследствии и с помощью всевозможных токсикантов, применявшихся военными для дезинфекции. В послевоенное время началось стремительное нарастание хозяйственной деятельности и туризма буквально во всех сколько-нибудь доступных с помощью авиатранспорта и судоходства рифовых регионах. С появлением медицинского обслуживания в них начался также быстрый рост местного населения, что в сочетании с развитием туризма привело к резкому увеличению масс людей, находящихся в зоне рифов. Политика правительств прибрежных и островных государств, имея целью обеспечение населения пищей и жильем, стимулировала рост эксплуатации ресурсов рифов: рыболовство, добычу сувениров и строительного сырья – извести и песка. С помощью западных специалистов и техники в прибрежных районах началось развитие интенсивного сельского хозяйства с применением удобрений и пестицидов. В ряде регионов началась добыча олова и полиметаллических руд, а затем и бурение нефтяных скважин. В зоне рифов в массе появились лодки с подвесными моторами, маломерный туристический и рыболовный флот, началось использование тяжелых донных тралов для рыболовства. Туристы и местное население начали широко использовать легководолазное снаряжение для сбора моллюсков и кораллов, а также для подводной охоты на рыбу. Стремительно возрастали также сбросы: сточных вод городов и туристских центров, термальных вод электростанций, химических токсикантов, пестицидов и нефтепродуктов, а также поступление терригенной взвеси с сельскохозяйственных угодий.

Негативные последствия таких тенденций развития отношений человека и рифа стали уже вполне ощутимыми. Зарегистрированы практически необратимые изменения и разрушения сообществ кораллов на многих рифах. С антропогенным стрессом непосредственно связана упоминавшаяся выше глобальная дестабилизация рифовых сообществ, которая выражается в гибели кораллов и других ключевых видов фауны, в катастрофических нападениях акантастера, в распространении болезней кораллов.

В связи с таким положением становится все более очевидной необходимость принятия действенных мер по охране рифовых экосистем и их ресурсов на уровне правительств. В последние годы развернуты широкие исследования экологических аспектов антропогенного стресса и путей охраны рифов. В ряде стран организованы соответствующие агентства и национальные парки, задача которых состоит в сохранении экосистем рифов в условиях допустимой эксплуатации их ресурсов человеком, поскольку прекращение использования ресурсов рифа ни для развитых (США, Австралия), ни тем более для развивающихся стран пока невозможно (Sudara, 1981; Stoddart, 1981).

15.5.1. ВЛИЯНИЕ СБРОСА БЫТОВЫХ И ПРОМЫШЛЕННЫХ СТОКОВ, НЕФТЯНОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ

Сброс всякого рода стоков в зону рифов нарастает из года в год. На рифы поступают бытовые стоки из прибрежных селений, отелей, а также стоки из океанских сбросов крупных городов, которые разносятся далеко вдоль побережья доминирующими течениями (Marshalek, 1981) или попадают в пределы ограниченных акваторий морских заливов. Губительное воздействие бытовых стоков на экосистему рифа состоит не только в прямом токсическом их действии, но и в том, что они стимулируют ряд побочных, чуждых нормальной экосистеме рифа процессов и в их числе – евтрофирование. Биогены, попадающие в зону рифа с бытовыми стоками, а также и с удобрениями, смываемыми с полей, стимулируют развитие макрофитов, которые подавляют рост кораллов и в конечном итоге их вытесняют (Banner, 1974; Marshalek, 1981; Walker, Ormond, 1982; Maragos et al., 1985). В зонах сбросов возникают массовые "цветения" фитопланктона, в том числе и токсичных синезеленых и перединей, которые нарушают гомеостаз в экосистеме рифа (Banner, 1974). Бытовые загрязнения стимулируют развитие процесса сульфатредукции с образованием сероводорода, что также приводит к гибели кораллов и донной фауны (Sorokin, 1973). Интенсификация развития бактериопланктона в водах рифов под влиянием бытовых стоков улучшает кормовые условия для сверлящих губок и стимулирует их размножение, в результате чего снижается устойчивость кораллов к волнобою и подавляется их жизнеспособность (Rose et al., 1985).

Стоки с сельскохозяйственных угодий содержат наряду с удобрениями разные вещества, токсичные для фауны рифа: пестициды (ДДТ), полихлорфенолы, инсектициды (дельдерин, эндрин) (Lamberts, 1976). Эти вещества накапливаются в тканях рифовых организмов, в том числе в кораллах. Они токсичны для кораллов уже в концентрации 0,1 мг/л. В тканях кораллов, погибших в массе у западного побережья Панамы в период Эль-Ниньо 1983 г. (см. 15.4), были найдены пестициды (Glynn, 1984). Местное население использует инсектициды в качестве ихтиоцидов для рыболовства (Endean, 1976). У побережья Австралии в лагуну Б. барьерного рифа поступает много детергентов, применяемых в сахарной промышленности. Последние убивают кораллы в концентрации всего 0,05%.

В зоне рифов построено много тепловых электростанций и опреснительных установок, обслуживающих города, туристские центры, военные базы. Они сбрасывают теплые воды, которые вызывают в летнее время гибель кораллов от перегрева в радиусе 1–2 км (Johannes, 1972; Jokiel, Coles, 1974). Особенно опасны тепловые сбросы для высокоширотных рифов, где кораллы не адаптированы к высоким температурам (Nudebecker, 1981). Теплые стоки опреснителей имеют повышенную соленость, что также угнетает рост кораллов в зонах сброса. Из систем водоснабжения и охладительных систем электростанций и с бытовыми стоками на рифы поступает также хлорамин, используемый в качестве антисептика и противообрастателя. Он токсичен для представителей донной фауны и кораллов в концентрации около 1 мг/л. Особо чувствительны к нему личинки донных беспозвоночных (Best et al., 1981). В большом количестве эти пестициды и антисептики поступают на рифы, которые находятся вблизи портов (Loya, 1976). С промстоками и шахтными водами в зону рифа попадают тяжелые металлы: медь, цинк, ртуть, олово, которые накапливаются в тканях кораллов и моллюсков (Христофорова и др., 1979; Brown, 1986; Fraisier et al., 1985). Под влиянием этих стоков кораллы если и не погибают сразу, то начинают интенсивно выделять слизь, которая стимулирует развитие бактерий, что также может приводить к их гибели (Mitchell, Chet, 1975). Тяжелые металлы, постепенно накапливаясь в тканях рыб и беспозвоночных, ослабляют и снижают иммунитет против микробных инфекций. Часто сбросные шахтные воды содержат большое количество аммония, растворы которого используются для выщелачивания металлов из руд. Эти сбросные воды обладают высокой токсичностью, убивая фауну рифа и стимулируя одновременно процессы евтрофирования (Carey, 1981).

В числе опасных источников антропогенного стресса – нефтяное загрязнение и добыча нефти на тропическом шельфе. Первые исследования влияния нефтяного загрязнения на кораллы выявили неожиданно высокую их толерантность. Кораллы переносили в опытах присутствие нефти в поверхностной пленке достаточно длительное время без видимых последствий и даже накапливали при этом углеводороды в жировых компонентах своей ткани. К тому же было замечено, что кораллы выживают в Персидском заливе в непосредственной близости от нефтяных терминалов. Последующие опыты показали, однако, что нефть является для кораллов сильным токсикантом, если при осушке в период отлива колония обнажается, покрываясь пленкой нефти в зоне загрязнения (Johannes et al., 1972; Loya, 1975). Длительные наблюдения последнего автора показали, что долговременное нефтяное загрязнение угнетает сообщества рифа и подавляет его способность к регенерации после естественной катастрофы – экстремально низкого отлива. Найдено, что нефтяное загрязнение подавляет репродуктивные функции кораллов и оседание личинок, а также вызывает патологические изменения тканей полипов (Peters et al., 1981) и влияет на рост колоний (Dodge et al., 1984). Присутствие углеводородов вызывает у кораллов выброс зооксантелл и повышенную отдачу слизи. В зоне хронического нефтяного загрязнения в заливе Агаба (Красное море) у полипов кораллов отмечались редукция гонад и высокая смертность (Rinkewich, Loya, 1977, 1979). Опасное свойство нефти как загрязнителя состоит в том, что нефтяные слики, появившись в открытом океане, быстро переносятся на большие расстояния под действием ветра и выбрасываются на берега, концентрируясь в зоне рифов.

Нефтяное загрязнение рифов продолжает стремительно нарастать ввиду роста численности мелкого флота, танкерных перевозок, а также в связи с ростом добычи ее на тропическом шельфе. Кораллы вокруг буровых платформ погибают (Loya, Rinkevich, 1980; Hudson et al., 1982). При бурении на рифы поступает отработанный глинистый раствор, который представляет большую опасность из-за своей значительной токсичности для фауны и особенно для кораллов (Thomson et al., 1980; Szamant, Froelich, 1981; Hudson, 1982; Parker et al., 1984). Он содержит нефтепродукты, феррохромы, лигносульфонаты, барит и другие токсичные вещества. Добавка его в количестве 1 мл/л вызывает у кораллов выброс зооксантелл, прекращение фотосинтеза и последующую гибель (Kendall et al., 1983).

15.5.2. ВОЕННАЯ И СТРОИТЕЛЬНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ, ТУРИЗМ, ДЕСТРУКТИВНОЕ РЫБОЛОВСТВО, ПЕРЕЛОВ, КОЛЛЕКЦИОНИРОВАНИЕ

Военная активность и военное строительство во время второй мировой войны и после нее обернулись первым тяжким ударом, нанесенным рифам человеком. Он фактически и положил начало последующим процессам дестабилизации рифовых экосистем в бассейне Тихого океана и в некоторых других регионах (Endean, 1976). Многим рифам островов Рюкю, Марианских и Маршалловых островов, островов Палау, Соломоновых и Гавайских островов, островов Французской Полинезии и Восточных Самоа был нанесен серьезный ущерб. Военные разрывали рифы, пробивая в них проходы, таранили их корпусами судов и якорями. Рифы в зонах военной активности засорялись всевозможными отходами и стоками. Военный персонал глушил рыбу на рифах динамитом. Ввиду обилия взрывчатки этот варварский способ рыболовства получил в послевоенное время широкое распространение. Тяжелые разрушения были нанесены атоллам Бикини, Эниветок и Моруроа во время ядерных испытаний. На Эниветоке после ядерного взрыва в лагуне образовалась воронка глубиною 60 м и около мили в диаметре. Выполненные мною наблюдения вблизи американских военных баз на о-ве Оаху (Гавайи) у п-ова Макапу и на атолле Маджуро (Маршалловы острова) показали, что под воздействием стоков с этих баз на рифах возникла сильная сульфатредукция, которая вызвала гибель кораллов на прилегающих мелководьях.

В этот же период среди военных и членов их семей вспыхнул ажиотаж коллекционирования раковин и кораллов. Появление легководолазного снаряжения и подвесных

моторов, а также развитие авиасообщения облегчили массовое коллекционирование на отдельных рифах. За короткий срок оно достигло огромных, фактически промышленных масштабов, что вместе с развитием денежных отношений создало разветвленный рынок раковин и других сувениров. В короткий срок целые рифовые массивы были буквально опустошены коллекционерами раковин, кораллов и тропических аквариумных рыб (Endean, 1976).

Туризм превратился в крупномасштабный бизнес. Рифы посещаются миллионами людей. Для них построены в зоне рифов тысячи турбаз и отелей, стоки которых являются основным источником загрязнения многих рифов (Fraizier et al., 1985). Туристы толпами круглый год ходят по флету прилегающих к турбазам рифов, буквально вытаптывая на них все живое (Kay, Liddell, 1984). Они ловят рыбу, собирают раковины и кораллы и скупают их у местного населения. Не случайно в районах интенсивного туризма популяции многих их видов, включая и ключевые виды экосистем рифов, оказались разгромленными. Примером могут служить крупные волюты Melo, харонии (Ch. tritonis), кассисы-шлемы C. cornuta. Цены на них резко возросли, и они стали объектом интенсивного сбора. На Б. барьерном рифе, например, люгеры, занимавшиеся ловлей трохусов, перешли в 60-х годах на лов хароний. Были выловлены десятки тысяч крупных и мелких раковин. В 1969 г. только на Пальмовых островах было взято 800 шт. Популяция харонии на рифах резко поредела. Уже в начале 70-х годов на 150 обследованных рифах было найдено всего 57 экз. В настоящее время этот моллюск практически исчез. В 1986 г., посетив 20 рифов в разных зонах Большого барьера, я не встретил ни одного экземпляра. То же произошло и во многих других местах. В 1970 г. в разгар сувенирного бума на рынке г. Сувы (Фиджи) продавалось одновременно до тысячи хароний. Как уже отмечалось выше, именно сбор моллюсков мог послужить триггером нашествий акантастера (см. 15.1.3).

Аналогичный эффект в отношении многих видов рыб имели распространившиеся в послевоенное время во многих рифовых регионах варварские методы рыболовства с применением взрывчатки и химических токсикантов (Munro, Williams, 1985). При использовании этих методов гибнут молодь рыб и донная фауна, погибают и разрушаются кораллы. Применяя усовершенствованные методы лова – нейлоновые лески, спиннинги, капроновые сети, подводные ружья (и это при возросшей численности местного населения и туристов) любители рыбной ловли хищнически разгромили популяции многих ценных пород рыб, особенно крупных видов груперов и морских окуней (Dahl, 1985). Перелов рифовых рыб угрожает уничтожением многим их видам, в том числе некоторым видам хетодонтид, интенсивно отлавливаемых для аквариумов (Lubbok, Polunin, 1975).

Массовый характер приобрела добыча кораллов для поделок, аквариумов и для целей строительства и отделки зданий. В последнем случае крупные колонии массивных кораллов распиливают на пластины, из которых делают облицовочную плитку. Возник мировой рынок торговли кораллами (Wells, 1981; Gomer, 1982). Объем продаж достиг миллионов долларов. Основными экспортерами кораллов стали Филиппины, Таиланд, Тайвань, Австралия, Французская Полинезия. Аналогичная ситуация складывается и в отношении торговли раковинами (Salvat, 1981a).

Огромный ущерб рифам наносят всякого рода строительные работы: строительство взлетных полос, намыв дамб, улучшение пляжей, дноуглубительные работы, строительство судоходных каналов и проходов в рифах. Наряду с механическим уничтожением кораллов в зоне строительства происходит длительное взмучивание воды и рост седиментации на больших пространствах в районе производства работ. Кораллы могут выдержать лишь кратковременное возрастание седиментации. Длительная же седиментация вызывает их истощение, распухание полипов, выброс зооксантелл и гибель за срок 3–4 дня (Bak, 1978; Salvat et al., 1979; Marshalek, 1981a). Тот же эффект дают сведения лесов и интенсивное сельскохозяйственное использование прибрежных земель (Johannes, 1977). Не в меньшей степени страдают от строительства рифовые рыбы. Большинство из них территориальны. Они погибают, не уходя со своей территории даже

в условиях стресса (Amesbury, 1981). Масштабы же строительства на многих рифах, особенно в местах расположения военных баз и крупных туристических центров, огромны. При строительстве взлетных полос на Гуаме и Таити были искалечены сотни гектаров прекрасных некогда рифов (Johannes, 1970). В результате военного строительства, изменившего водообмен в лагуне атолла Пальмира, кораллы в ней полностью погибли. На атолле Джонстон при намыве площадки для строительства американцами заводов военной химии погибло 440 гектаров процветавших рифов. Посетив этот атолл в 1970 г., мне довелось убедиться, что от него, собственно, ничего не осталось. Кольцевой риф атолла был срыт и исчез. Во многих странах рифы страдают от ведущейся на них в больших масштабах добычи извести и песка для строительных работ (Galzin, 1981). Добыча песка вызывает длительное взмучивание осадков, приводя к десятикратному возрастанию численности бактерий. Рыбы покидают зону добычи. В этой зоне разрушаются биоценозы, гибнут кораллы, прежде всего ветвистые, скудеет донная фауна (Salvat et al., 1979; Najim, 1981).

На интенсивно эксплуатируемых рифах сообщества кораллов страдают также от механических повреждений, которые наносят их колониям тяжелые донные тралы рыбаков, якорные цепи и винты бесчисленных туристических судов и моторных лодок (Rogers, 1985; Smith, 1985). Орды туристов, совершающие экскурсии по флету, повреждают и вытаптывают заросли ветвистых кораллов. Так, на флете рифа Вистари (Б. барьерный риф), который часто посещается туристами с турбазы соседнего о-ва Херон, за несколько дней площадь покрытия его кораллами снизилась с 41 до 8% (Kay, Liddle, 1984).

15.5.3. АНТРОПОГЕННЫЙ СТРЕСС И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОБСТАНОВКА НА РИФАХ РАЗНЫХ РЕГИОНОВ

В табл. 15.3 даны некоторые общие оценки уровня антропогенного стресса в разных регионах по четырехбалльной системе, сделанные на основе личных наблюдений и по литературным данным. По сумме баллов наибольший уровень стресса отмечен на рифах Юго-Восточной Азии (Lancham, Mathias, 1976; Brown, 1986). Народы этих густонаселенных развивающихся стран давно весьма интенсивно используют ресурсы рифов. На рифах для разных целей, включая изготовление карбида, добывают известь, беспощадно взрывая их скальный флет. В массе добываются кораллы и раковины. Так, на рифах о-ва Хайнань, где развита добыча кораллов для аквариумов и для изготовления сувениров, в 1960 г. обитали 110 видов кораллов, в настоящее время их осталось всего 20. Широко используются для рыбной ловли варварские методы. Обычен перелов многих видов ихтиофауны. Многие рифы этого региона находятся в угнетенном состоянии, сообщества кораллов подвергались на них нападениям акантастера. Однако в наибольшей степени рифы Юго-Восточной Азии страдают от заиления их взвесью, которая приносится терригенным стоком с полей (Soerigano, 1981). Рифы Таиланда угнетаются стоками с оловянных рудников (Yapa, Gomer, 1983). Рифы Полинезии и Микронезии страдают от напора туристского бизнеса, от деструктивных методов рыболовства, от перелова многих видов рыб и беспозвоночных местным населением. Более половины (65%) рифов островов Тонга находятся в стадии деградации. На них отмечена массовая гибель кораллов, исчезли многие виды рыб и моллюсков (Chesher, 1985). На крупных островах в зоне рифов здесь ведутся интенсивное строительство и добыча стройматериалов. Рифы Новой Каледонии загрязняются стоками с никелевых шахт. На Гавайях до недавнего времени были серьезные проблемы с бытовыми стоками миллионного потока туристов. Стоки сбрасывали в залив Канеохе, где кораллы к 1970 г. погибли и были замещены макрофитами и зоантариями. В 1978 г. сток в залив был закрыт. В 1983 г. в заливе началось восстановление роста кораллов за счет видов, наиболее толерантных к загрязненным водам: Porites и Montipora (Maragos et al., 1985).

Таблица 15.3

Воздействие разных видов антропогенного стресса, оцениваемого по 4-балльной шкале, на рифы разных регионов. Составлено с учетом данных Гомеса (Gomez, 1981)

Виды стресса	Юго-Восточная Азия	Микронезия	Полинезия и Меланезия	Б. барьерный риф	Гавайи	Восточная Пацифика	Красное море	Западная Атлантика	Сумма баллов по видам стресса
Деструктивное рыболовство с применением динамита, тяжелых тралов, токсикантов	3	2	1	1	0	1	1	0	9
Перелов рыбы и других беспозвоночных до пределов разгрома их популяций	3	4	4	1	4	2	1	4	23
Добыча песка и извести для строительства	4	1	3	0	0	0	2	3	13
Туризм	4	2	2	4	3	2	1	4	22
Сбор раковин и кораллов	4	4	2	3	1	3	2	3	22
Сброс индустриальных стоков	2	1	2	1	2	2	1	2	13
Сброс бытовых стоков	3	2	3	3	2	3	1	3	20
Поступление пестицидов и удобрений со стоком с полей	3	2	2	3	2	3	0	2	17
Заиление, связанное со строительством и интенсивным сельским хозяйством	4	2	3	2	2	4	1	2	20
Сумма баллов по регионам	30	20	22	19	15	20	10	23	–

На островах Рюкю в начале 50-х годов рифы подверглись мощному стрессу ввиду развернувшегося там военного строительства. Затем они были атакованы акантастером и вновь подвергнуты стрессу в период развернувшегося в 70-х годах туристского бизнеса. Остатки кораллов на них уже в начале 80-х годов были повторно атакованы звездами. Власти не предприняли здесь никаких мер по спасению рифов, что может привести к их полному уничтожению (Muzik, 1985). Аналогичная судьба ожидает рифы на тихоокеанской стороне Панамы. Они находятся под прессом заиления, стока пестицидов, евтрофирования и бытовых загрязнений (Glynn, 1984). Очень серьезное положение, угрожающее существованию рифов, складывается в настоящее время в Западной Атлантике. Большинство из них подвержено прессу эксплуатации ресурсов и туризма, воздействию разнообразных стоков и тотального загрязнения Атлантики. Обследования многих из них в последние годы выявили их явную деградацию. Они медленнее восстанавливаются после штормов, на них происходит массовое отмирание кораллов и других представителей бентоса (Salvat, 1987). Кораллы на многих атлантических рифах поражены болезнями. В регионе деградировало рыболовство. У берегов Венесуэлы процветавшие рифы погибли под прессом туризма и городских стоков всего за 10 лет (Weiss, Coddard, 1977). Колонии мертвых акропор заросли мшанками и водорослями, а затем обрушились. Положение особенно ухудшилось после того, как рифы Виргинии, Антигуа, Гваделупы, Мартиники и Доминиканской республики были опустошены ураганами Давид и Фредерик в 1979 г., а ураган Аллен в 1980 г. разрушил рифы Ямайки и Каймановых островов. Рифы Атлантики в известной мере спасает пока отсутствие в этом бассейне звезд акантастер. Однако угроза их проникновения из Тихого океана существует. Это может произойти в случае реализации проекта постройки через Панамский перешеек бесшлюзового канала, который будет заполнен морской водой, (Porter, 1972).

Значительный антропогенный стресс испытывают в настоящее время рифы Б. австралийского барьера. Основными его факторами является интенсивное развитие промышленности и сельского хозяйства вдоль всего восточного побережья Австралии и, как следствие, значительный рост промышленных стоков и терригенного материала, попадающих в прибрежные воды. К тому же во всей зоне Б. барьера к югу от Куктауна стремительно развиваются массовый туризм и любительское рыболовство. Рифы этого региона до недавнего времени буквально опустошались коллекционерами моллюсков, а также набегами судов тайваньских грабителей трепангов и тридакн. Начиная с 1960 г. многие из рифов Б. барьера пережили нашествия акантастера. Поэтому, хотя здесь бо́льшая часть сообществ рифов, особенно в северных и южных его районах, в целом пока сохранили свою структуру, есть основания опасаться за их будущее.

В соответствии с рядом наблюдений полная ликвидация источника антропогенного стресса может привести к постепенной регенерации сообществ угнетенного им рифа (Coles, 1984; Maragos et al., 1985). Даже после атомных испытаний на атолле Эниветок сообщества корралов в общих чертах восстановились за 13 лет (Johannes, 1970). Возможно и более быстрое восстановление сообществ кораллов путем "засева" поврежденных участков обломками ветвей кораллов. В ходе такого рода опытов через год на площадке флета приживалось до половины обломков веточек коралла Pocillopora размером 10 см, которые при этом дали начало новым колониям (Harriot, 1983). Укрепляя их на скальном субстрате флета, можно получить и больший процент приживаемости кораллов. Тем не менее многие исследователи считают, что деградация экосистем рифов под влиянием антропогенного стресса практически необратима, поскольку устранить его в большинстве случаев невозможно (Weiss, Goddart, 1977). Основная причина такой ситуации состоит прежде всего в невозможности если не прекратить, то хотя бы создать условия для снижения стресса, поскольку для этого необходимо будет сократить масштабы экономической деятельности человека в прибрежной зоне. В обозримом будущем возможна лишь обратная тенденция. Более того, в будущем существованию рифов может угрожать в глобальном масштабе еще один результат деятельности человека — ожидаемый подъем уровня океана. Этот подъем может

произойти вследствие таяния ледников Антарктиды в результате ожидаемого потепления климата в связи с ростом концентрации CO_2 в атмосфере. Расчеты показывают, что подъем уровня океана может быть столь стремительным, что растущие рифы его не догонят и погибнут.

15.6. ПРОМЫСЕЛ НА РИФАХ

В числе интенсивно эксплуатируемых ресурсов рифов можно назвать следующие: а) рыба и съедобные беспозвоночные: моллюски, голотурии, крабы, креветки, лангусты, полихеты, ежи; б) съедобные водоросли; в) рекреационный потенциал; г) раковины и кораллы как объект коллекционирования; д) известняк и песок для строительства. Хищническая эксплуатация любого из этих ресурсов вызывает дестабилизацию экосистемы рифа и в конечном итоге ведет к потере самих ресурсов. Поэтому эксплуатация ресурсов рифа требует рационального подхода и научно обоснованной регламентации.

Рыболовство на рифах с давних времен служило важным источником питания населения стран и народов тропического побережья (Marshall, 1980). Для жителей островных народностей рыболовство на рифах было основным источником пищевого белка. В большинстве регионов оно не носило коммерческого или промышленного характера (Stevenson, Marshall, 1974). Вылавливаемая рыба потреблялась преимущественно самими рыбаками. Этому способствовали не только патриархальные отношения к ресурсам рифов, о которых говорилось выше, но и ограниченная применимость методов промышленного лова в зоне рифов, в частности донных тралов и даже больших жаберных сетей. К тому же большинство рифовых рыб территориальны и держатся постоянно в определенных участках, не образуя промысловых скоплений, выгодных для эксплуатации промышленными способами (Marshall, 1980). Тем не менее, оценивая общее значение рыболовства на рифах, следует признать, что промысловые запасы рыбы на рифах весьма значительны и составляют около 9% мировых запасов (Smith, 1978). Действительно, биомасса рыб на рифах необычайно высока. Она варьирует в пределах 20–200 г/м^2 или 20–200 т/км^2 (см. табл. 10.5). В пелагиали умеренных вод в зонах интенсивного промысла она ниже на 1–2 порядка величин, составляя 2–3 г/м^2 (Carpenter, 1977; Russ, 1984). Тем не менее вылов в большинстве крупных рифовых регионов ненамного превышает вылов в промысловых районах пелагиали умеренной зоны (табл. 15.4), составляя 5–50 кг/га против 25 кг/га в промрайонах Северной Атлантики и Норвежского моря. Однако на рифах малых островов, где облов ведется местными рыбаками очень интенсивно, с применением разных орудий лова, вылов в течение длительного времени может держаться на более высоком уровне – 100–200 кг/га в год, что на порядок выше вылова в промысловых районах умеренных вод (Alcala, 1979; Alcala, Luchavez, 1981). Объясняется это тем, что на таких небольших интенсивно облавливаемых рифах рыбаки вылавливают преимущественно небольших и среднеразмерных растительноядных и всеядных донных рыб (хирургов, попугаев, сиганид, балистид), а также пелагических рыб – планктонофагов, изымая таким образом часть наиболее многочисленных их гильдий, занимающих средние участки пищевой цепи. Кривая зависимости вылова от интенсивности промысла, оцениваемой как число рыбаков на единицу протяженности рифа (рис. 15.2), показывает, что он, достигнув максимума, при дальнейшей интенсификации лова имеет тенденцию к снижению из-за перелова. При этом перелов ощущается раньше всего в отношении крупных хищников – акул, каранксов, окуневых (серранид, луцианов, горбылей, летринусов). В то же время вылов рыб-бентофагов, фитофагов и планктофагов может сохраняться на высоком уровне даже при очень интенсивном промысле (Munro, Williams, 1985). И это вполне естественно, поскольку запасы этих рыб, как правило, более чем на порядок, а продукция – на 2 порядка выше, чем запас и продукция крупных хищников.

В условиях традиционно регламентируемого рыболовства островитян именно широкий спектр объектов промысла, включающий мелких и средних рыб-фитофагов и

Таблица 15.4

Вылов в разных рифовых регионах (данные: Russ, 1984, Munro, Williams, 1985)

Регион	Площадь улова на рифах	Объект промысла	Вылов в год	
			Суммарный, т	кг/га
Пуэрто-Рико	5300	Рыбы и ракообразные	2140	5
Ямайка	3300	То же	4500	4,1
Танзания	12160	Рыбы и разные беспозвоночные	21980	18
Маврикий	350	То же	1645	47
Острова Кора и Лакеба (Фиджи)	8,4	"	45	50
Филиппины (весь регион)	27000	"	130000	49
О-в Апо	0,75	Рыбы	9,6	128
О-в Сумилон	0,65	Рыбы донные и пелагические	11	183
Восточные Самоа	3,0	Рыбы	63	212
Атоллы:				
Ифалук	6,0	Рыбы и беспозвоночные	30,6	51
Тарава	500	Рыбы	2200	44
Карингамаранги	400	То же	280	7
Онтонг-Ява	122	Рыбы и беспозвоночные	79	6
Куба	55000	Рыбы	27500	5
Бермуды	1035	То же	420	4

планктофагов, а также моллюсков и ракообразных, позволял им поддерживать постоянно высокий вылов без истощения ресурсов. Внедрение рыночной экономики и поощряемый ею хищнический лов ориентированы на добычу прежде всего крупных хищных рыб, которых легко выловить на удочку. Поэтому в районах интенсивного коммерческого и любительского лова их становится очень мало и средний вес снижается в 1,5—2 раза. Особенно страдают от перелова хищные рыбы-гермафродиты, меняющие пол в ходе онтогенеза (Huntsman, 1980). У таких рыб самки превращаются в самцов в зрелом возрасте. Если они из-за перелова до него не доживают, размножение этих рыб может прекратиться из-за недостатка самцов. Тем не менее некоторые авторы считают, что перелов крупных хищников может повысить общую рыбопродуктивность участка рифа ввиду снятия пресса выедания (Grigg et al., 1984; Munro, Williams, 1985). Полагают, что при этом вылов менее ценных рыб-бентофагов и планктонофагов должен существенно увеличиться. Однако это положение нуждается в серьезной проверке.

Вопрос о реальной рыбопродуктивности рифов, об оптимальных размерах вылова без ущерба для экосистемы и без подрыва запасов пока остается предметом дискуссии ихтиологов и экологов, хотя, как мы видели выше, он был решен на практике островитянами уже сотни лет назад. Им удавалось поддерживать на своих участках уровень вылова в размерах 100—200 кг/га в течение столетий, хотя это и противоречит некоторым теоретическим соображениям (Stevenson, Marshall, 1974; Huntsman, 1980). Действительно, несмотря на высокую валовую первичную продукцию экосистемы рифа, ее чистая продукция очень мала (см. 14.4). Продукция фотоавтотрофов рифа целиком расходуется на дыхание сообществ гетеротрофов, поскольку отношение $P:M$ в них в целом близком к 1. Но изымать без разрушения системы можно лишь чистую продукцию, которая в сообществах рифов в целом обычно мала (Pichon, Morrisey, 1985). К тому же сообщества рифа в соответствии с имевшимися представлениями крайне лимитированы по биогенам, особенно по фосфору, и изъятие интенсивным промыслом биогенов из системы может также привести к ее разрушению. Истина, подтверждаемая практикой туземцев, состоит, по-видимому, в том, что рыбопродуктивность рифа при разумной эксплуатации ресурсов высока и превышает существенно рыбопродуктив-

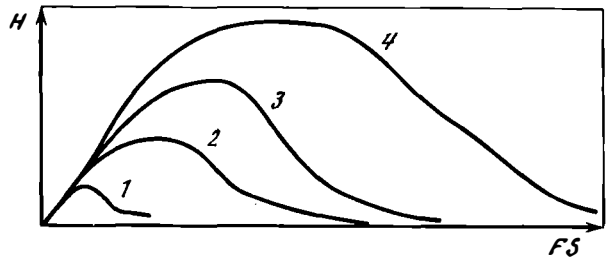


Рис. 15.2. Модель зависимости вылова (*H*) отдельных групп рифовых рыб от интенсивности промысловых усилий (*FS*), определяемых как число рыбаков на единицу площади рифа (Munro, Williams, 1985)

Группы рыб: *1* – **крупные хищники,** *2* – **средние хищники,** *3* – **всеядные бентофаги,** *4* – **мелкие и средние планктофаги и донные фитофаги**

ность умеренных морей (Johannes, 1978; Alcala, Luchavez, 1981). Допустимое изъятие урожая с рифа можно оценить в 50–150 кг/га при облове широкого спектра объектов, включая рыб-фитофагов, планктофагов и беспозвоночных. Потеря части энергии и биогенов экосистемой рифа за счет вылова компенсируется в основном поставкой их из проходящих над рифом вод океана. Выше было показано, что сообщества рифа интенсивно эксплуатируют ресурсы экосистемы пелагиали за счет функционирования донных и планктонных фильтраторов и хищников, которые потребляют микропланктон и зоопланктон из вод океана, проходящих над рифом, а также за счет функционирования перифитонных сообществ, извлекающих из них солевые биогены и растворенную органику (см. 14.4). Таким образом, потенциальные запасы и возможности рифов для рыболовства весьма велики. Однако реальное получение с них значительной рыбной продукции требует намного большей регламентации и рационального подхода к их эксплуатации (Alcala, 1979; Marshall, 1980). При этом запасы рыб на индо-тихоокеанских рифах, как правило, намного выше, чем на атлантических, ввиду наличия на них богатых популяций среднеразмерных бентофагов и планктофагов; акантурид, помацентрид, цезионид, антиид (Munro, Williams, 1985). Современный вылов рыбы в зоне рифов оценивается в 0,6–1 млн т в год и составляет около 1,5% мировой ее добычи. Промысел на рифах обеспечивает от 50 до 90% потребностей в белке для 50–70 млн человек, живущих в прибрежных регионах вблизи рифов.

В составе сообществ рифовых рыб лишь 1–3% взрослых особей имеют вес более 200 г и представляют интерес как объект промысла. На их долю приходится около половины всей биомассы рыб. Среди рыб промысловых размеров до 90% составляют среднеразмерные цезиониды, акантуриды, скариды, кефали, барабули, сардины. Уловы в зоне рифов зависят в значительной степени от способов и орудий промысла, от того, в какой степени они обеспечивают облов разных группировок рыб промысловых размеров и насколько они деструктивны. В частности, высокий вылов на филиппинских рифах сопровождается широким применением жаберных сетей, обеспечивающих облов среднеразмерных планктофагов, в частности богатых популяций рифовых цезионид и сельдевых рыб. В то же время перелов и деградация запасов на рифах островов Тонга и Марианских островов связан с применением деструктивных методов рыболовства (взрывчатка, токсиканты) и переловом крупных хищников. В зонах интенсивного коммерческого рыболовства перелов и деградация запасов – обычное явление. В качестве примера можно привести рифы Флориды и Гуама, где серьезно подорваны запасы крупных рыб и ракообразных слабо регламентируемым любительским рыболовством (Marten, Polovina, 1985). Именно рыболовы-любители и спортсмены подрывают запасы рыб на рифах, интенсивно вылавливая крупных хищников с медленными темпами размножения и роста. Значительный урон запасам рыбы на многих рифах наносит также массовый хищнический отлов тралами мелких и средних плантофагов рыбаками-тунцеловами для наживки.

Основными орудиями рыболовства на рифах служат удочки, разнообразные ловушки и жаберные сети. Удочки – орудие избирательное. С его помощью вылавливают в основном крупных хищников и всеядных бентофагов. С помощью ловушек вылавливаются преимущественно донные рыбы, которые не ловятся на удочку. Жаберными сетями ловят, как правило, пелагических рыб. Сети обычно ставят вдоль края рифа и загоняют в них рыбу, хлопая палками по воде. Этот способ рыбной ловли на Филиппинах называют "муро-ами". Его применение наносит большой вред. Толпы загонщиков вытаптывают целые участки рифа, намеренно круша кораллы и выгоняя из них рыбу. В ряде регионов местные рыбаки используют деструктивные методы рыболовства: динамит, токсиканты, ихтиоциды (Campbell, 1977). Их применение наносит рифам огромный урон. Столь же тяжелые последствия имеет безудержное развитие любительского и спортивного рыболовства в зонах массового туризма и вблизи городов. В этих зонах подводные охотники и рыболовы-любители буквально опустошают рифы. При этом подводные охотники приносят наибольший вред, поскольку они стреляют все подряд, часто даже не подбирая добычу. Основными объектами спортивного рыболовства в зоне рифов являются марлины, рифовые форели (Plectropomus), императоры-луцианы (Luthjanus sebae), губаны (Lethrinus chrysostomus), гуперы Epinephelus.

Негативные последствия любительского рыболовства очевидны уже сейчас. Так, в центральных районах Б. барьерного рифа количество перечисленных выше рыб – объектов спортивного и любительского лова и их средние размеры заметно сократились. О масштабах же любительского вылова можно судить по тому, что в зоне Б. барьерного рифа он втрое превышает коммерческий. На восточном побережье Австралии в пределах штата Квинсленд в 1979 г. было зарегистрировано 75 тыс, лодок рыбаков-любителей. В многомиллионный бизнес превратился и массовый отлов рифовых рыб для аквариумов. Их экспорт составляет заметную долю экспорта Филиппин и Тайваня. С помощью жаберных сетей и ловушек, а также применяя цианид и ихтиоциды, только на Филиппинах вылавливают и экспортируют около 20 тыс. ц аквариумных рыб. Для аквариумов отлавливают самых красивых и редких рыб рифов, таких, как Centropyge bispinosus, Pomacanthus imperator, Euxiphippos sextriatus, Pygoplites diacanthus, серьезно подрывая их популяции (Lubbok, Polunin, 1975; Albadejo, 1981).

Общая картина современного состояния рыболовства на рифах пестра и противоречива. Равным образом много противоречий в выводах и рекомендациях специалистов-ихтиологов и экологов по рациональному использованию значительных запасов рифовых рыб (Russ, 1984; Munro, Williams, 1985). Однако вполне очевидно: регламентация и регулирование промысла на рифах на основе научных рекомендаций с учетом опыта традиционного рыболовства островитян являются важными задачами правительственных организаций и научной общественности (Smith, 1980; Parrish, 1980).

Наряду с рыбой на рифах в большом количестве добывают многих донных беспозвоночных, включая сами кораллы. Наиболее распространен промысел моллюсков, голотурий и ракообразных. Среди моллюсков-гастропод объектами массового промысла являются: ламбисы, стромбусы, трохусы, крупные волюты, кассисы, мурексы. Основным объектом промысла среди двустворок являются: тридакны, пинны, жемчужницы, устрицы, кардиумы, гребешки (Salvat, 1981; Wells, 1981). Мясо моллюсков служит важным источником пищи для местного населения и корма для свиней. Раковины используются как строительный материал, а также для изготовления украшений, пуговиц и сувениров. Объем добычи таких съедобных моллюсков, как стромбус S. luhuanus, трохус T. niloticus, тридакны и жемчужницы, достигает в отдельных рифовых регионах многих тысяч тонн. Только с атоллов Туамоту было вывезено более 100 тыс. т раковин жемчужницы за время ее промысла начиная с 1810 г. Уже к началу нашего столетия ее запасы в этом регионе были истощены. На многих рифах полному уничтожению подверглись обильные некогда популяции тридакн и съедобных голотурий (Salvat, 1981; Dahl, 1985). Аналогичная ситуация создается в отношении многих массовых видов мелких и крупных гастропод, которых собирают для продажи турис-

там или коллекционерам. Особенно страдают в этом отношении популяции многих видов ципрей и конусов. Сбор ципрей только на Филиппинах оценивали величиной 100 т в год. Общий же объем экспорта сувенирных раковин с Филиппин составлял в середине 70-х годов около 4,5 тыс. т при общем объеме мировой торговли раковинами более 20 тыс. т в год (Helsinga, 1981; Wells, 1981).

Сведения о промысле тридакн и голотурий были приведены нами выше (см. 9.5). Объектами массового промысла среди ракообразных являются лангусты. Объем промысла колючего лангуста Panulirus argus в районе Флориды оценивается в 10 млн долларов. На тихоокеанских рифах в большом количестве добывают лангуста P. ornatus. Для промысла используют ловушки и копья. Добывая лангустов из нор, ныряльщики ломают кораллы, наносят в районе промысла лангустов заметные повреждения рифам. В послевоенное время в ряде регионов был развернут промысел кораллов на экспорт для изготовления сувениров и для оформления морских аквариумов. Экспорт кораллов в США, Японию и Европу шел из Индонезии, с Таиланда, Филиппин, Тайваня. Некоторое количество кораллов добывала Австралия. Стоимость годового экспорта обычных кораллов только с Филиппин составила в 1977 г. около 3 млн долларов (Johannes, 1975, 1978; Gomez, 1983). Ущерб, приносимый этим промыслом коралловым рифам, оказался столь очевидным, что экспорт кораллов с Филиппин был в 1981 г. запрещен (Gomez, 1982).

На индо-тихоокеанских рифах в значительном количестве добывают благородные кораллы: черный Anthipates dichotoma и розовый Corallum secunda. В настоящее время в местах их интенсивной добычи ресурсы уже подорваны (Grigg, 1984). Восстановление запасов этих кораллов идет очень медленно. Черный коралл достигает товарного диаметра 2,5 см за 20 лет. Розовый коралл достигает товарных размеров за 34 года. Поэтому на их добычу вводятся квоты, разрешающие добывать 4--5% от запасов. На Гавайских островах эта квота составляет на черный коралл 6 т на розовый коралл 1 т в год.

Одним из перспективных ресурсов коралловых рифов является также фармакологическое сырье. Многие обитатели рифов, особенно альционарии и зоантарии, содержат антибиотики и биологические стимуляторы (Jackson, Buss, 1975; Ruggieri, 1976; Angeles, 1981; McCuffrey, 1985). Полагают, что губки и мягкие кораллы перспективны с точки зрения получения из них противораковых средств (Allen et al., 1986). Добыча горгонарии Plaxaura homomalla является существенным источником валютных поступлений некоторых стран Карибского региона.

15.7. РЫБНЫЙ ПРОМЫСЕЛ И БОЛЕЗНЬ СИГУАТЕРРА

Экосистема рифа характеризуется высоким уровнем развития антибиотических отношений между организмами. Многие из них имеют токсические и антибиотические вещества, которые они используют для подавления конкурентов в борьбе за субстрат, для защиты от обрастания и от выедания. Токсические вещества вырабатывают многие губки альционарии, макрофиты, перифитонные и планктонные водоросли (см. 12.5). Ядовитые железы имеются и у ряда рифовых рыб (Cameron, 1976). Токсины, которые содержатся в перечисленных организмах, накапливаются, передаваясь по пищевой сети, в мясе рыб и моллюсков, добываемых на рифе. Нередко они служат причиной серьезных отравлений, иногда со смертельным исходом. В числе наиболее распространенных отравлений – так называемая болезнь сигуатерра (Banner, 1976; Scheuer, Bagnis, 1985). Ею поражаются от 5 до 20% жителей рифовых регионов, как Маршалловы острова, Таити, Туамоту. На атолле Хао (Туамоту) в 1969 г. болело 43% населения. Симптомы отравления – лихорадка, понос, слабость, потеря рефлексов, мышечные боли и конвульсии. Выздоровление может занять несколько месяцев. Полагают, что первоначальным источником токсина являются микроводоросли, скорее всего динофлагеллаты. Рыбы концентрируют его в своем теле, получая токсин из пищевой сети. Сигуаротоксин был выделен из мяса рыб в чистом виде. Это сильнодействующий

токсин. Особенность этого сильнодействующего нервно-паралитического яда состоит в его термостойкости. Он не разрушается при кипячении и присутствует даже в вареной рыбе. Его появление в рыбе непредсказуемо. Токсичными периодически могут оказаться многие рифовые рыбы, являющиеся объектом промысла. Однако у некоторых крупных хищных рыб сигуаротоксин встречается чаще, чем у других. Это крупные окуневые рыбы (Lutjinus bohar, Symphorus nematophorus), мурены, крупные макрели. Сигуатера наносит существенный ущерб не только здоровью жителей Океании и Карибского бассейна, но и экономике этих регионов, поскольку жители из страха перед сигуатеррой часто безосновательно избегают ловить многих ценных в пищевом отношении рыб.

15.8. ПРОБЛЕМЫ РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ РЕСУРСОВ РИФА

Как мы видели выше, экосистема кораллового рифа необычайно сложна. Это обеспечивает высокую эффективность ее функционирования, но в то же время делает ее чрезвычайно чувствительной к внешним воздействиям, особенно к таким, которые угнетают популяции стержневых видов кораллов или видов, контролирующих размножение кораллофагов. Такие воздействия могут вызывать необратимую деградацию экосистемы рифа, если фактор стресса действует дольше, чем время, необходимое для регенерации сообщества кораллов, т.е. более 10–15 лет. Именно таким свойством обладает антропогенный стресс, который в последнее время имеет тенденцию к резкому росту и в ряде регионов достиг катастрофически высокого уровня (Johannes, 1975). Результатом его роста являются глобальная дестабилизация экосистем рифов и гибель кораллов в ряде регионов. Такая тенденция может привести к подрыву самих эксплуатируемых ресурсов рифов, что грозит большими потерями для экономики прибрежных государств тропической зоны. Она вызвала беспокойство не только представителей науки (Salvat, 1978, 1987; Dahl, 1981; Bradbury, Reichelt, 1981; Stoddart, 1981; Rogers, 1985), но и правительственных учреждений (Kelleher, 1981; Leido, 1981). Со стороны ученых при поддержке государственных учреждений в последние годы были предприняты исследования состояния современных рифов и осуществлен мониторинг за тенденциями их восстановления (Mergner, 1981; Gomez, 1982; Bakus, 1982; Yap, Gomez, 1983; Kay, Liddle, 1984; Endean, Cameron, 1985; Dahl, 1985; Chesher, 1985).

Результаты этих исследований позволяют сформулировать основную стратегию деятельности государственных учреждений по охране ресурсов рифов. Она, по мнению ученых, должна состоять, с одной стороны, в регламентации хозяйственной деятельности и, с другой – в разъяснении местному населению, рыбакам и туристам реальной угрозы гибели рифов и деградации их ресурсов с целью воспитания у них сознательного и бережного отношения к ним как к национальному и общечеловеческому богатству. Имеющийся опыт охраны рифов говорит о том, что без решения второй задачи все меры регламентации и пеницитарных воздействий оказываются малоэффективными. В этой связи полезно вспомнить о многовековом опыте традиционного рыболовства, который имелся у островитян Полинезии и ряда других регионов. Для них рыба была одним из важнейших источников существования, обеспечивая 60–90% необходимого белка (Johannes, 1977a). Они на собственном опыте знали, что ресурсы рифа ограниченны, и относились к ним сознательно и бережно. Все участки рифа и лагуны были поделены между отдельными семьями или кланами. Соседи или пришельцы не имели права ими пользоваться. Семья брала с участка только минимум, необходимый для жизни. Ее старейшины и рыбаки прекрасно знали состояние запасов и никогда не допускали перелова. У островитян существовал целый ряд запретов ("табу") на лов на отдельных участках в определенные сезоны. Многие "табу" были связаны с религиозными верованиями. Вожди племен следили за состоянием запасов и их использованием и за соблюдением "табу" (Johannes, 1977, 1978). Поэтому рифы Полинезии оставались практически в ювенильном состоянии в течение столетий, несмотря на достаточно высо-

кую плотность жившего на них населения. Такой эффект разумной эксплуатации был достигнут сочетанием закона (раздел участков) и сознательного отношения к ресурсам со стороны пользователей (Zohannes, 1978, 1981). Как мы видели, этот закон коренным образом отличался от обычаев народов западных цивилизаций и некоторых стран Юго-Западной Азии, согласно которым ресурсы шельфа — ничьи, могут использоваться кем угодно, кто сколько может взять. При наличии рыночной экономики это неизбежно ведет к хищнической эксплуатации ресурсов и в конечном итоге — к их полному ничтожению, чему мы не раз были свидетелями. При таком отношении населения к ресурсам их охрана и регламентация промысла со стороны государства в целом бывают малоэффективными или требуют огромных усилий и затрат (Parrish, 1980).

В начале XVIII в. большая часть стран и народов рифовых прибрежных регионов была аннексирована империалистическими державами. Администрация колоний постаралась уничтожить традиционные законы и обычаи рыболовства вместе с религией, которая стояла на их страже. Вслед за приобщением к западной цивилизации последовало внедрение рыночной экономики, что развязало хищническую добычу рыбы и раковин на продажу часто с применением варварских методов деструктивного рыболовства. Такие тенденции в скором времени привели во многих районах к перелову и вызвали те явления деградации рифов, о которых говорилось выше. В этих условиях задача научного сообщества состоит в правильной оценке современного состояния рифов и тенденций развития взаимоотношений риф — человек. Этой теме были посвящены специальные дискуссии на двух последних коралловых симпозиумах в Маниле (1981 г.) и на Таити (1985 г.). Активная деятельность ученых послужила основой принятия правительственными органами многих государств мер по охране рифов и регламентации использования их ресурсов, включая введение законов, регламентирующих промысел рыбы в зоне рифов, законов, запрещающих вывоз кораллов и раковин и ограничивающих строительную деятельность в зоне рифов. Рядом государств организованы заповедники и заказники для охраны природы в зоне рифов. Наиболее успешно такие мероприятия проведены Австралией в зоне Б. барьерного рифа и США на рифах Виргинских островов. С другой стороны, многие прибрежные и островные государства тропической зоны пока пассивно наблюдают за разгромом ресурсов своих рифовых прибрежных районов, несмотря на сигналы ученых (Япония, Тайвань, Панама, США на подопечных территориях, Таиланд, Вьетнам, Тонга, Франция в Полинезии), или предпринимают некоторые меры, которые, однако, пока не приносят заметного эффекта ввиду противодействия населения, привыкшего брать с рифа все что возможно (Индонезия, Восточное Самоа). Поэтому будущее экосистем рифов в большинстве регионов пока не внушает оптимизма (Salvat, 1981a, 1987).

15.8.1. РЕГУЛИРОВАНИЕ ПРОМЫСЛА НА РИФАХ

Как уже отмечалось выше, существовавшие у большинства прибрежных народов до прихода европейцев традиционные правила охраны ресурсов рифа были ликвидированы колониальной администрацией во имя принципов свободы рыболовства, допускавших хищническую их эксплуатацию для развития рыночной экономики и извлечения прибылей (Johannes, 1982). Однако это произошло не повсеместно. Древние традиции сохранились на Фиджи, Палау, на островах Яп, в ряде районов Новой Гвинеи и Индонезии. Эти туземные правила регулирования рыболовства фактически уже включают основные элементы научно обоснованной регламентации промысла на шельфе умеренных вод. В них предусмотрены ограничения вылова. Избыток улова, а также молодь выпускаются назад в море. Промысел запрещен в местах нереста в сезоны икрометания. На рифе всегда оставляются необлавливаемые участки, из которых идет пополнение популяций эксплуатируемых видов рыб. Не допускается перелов отдельных видов и на эксплуатируемых участках. Рыбаки-туземцы, по словам Иоханнеса, глубоко изучившего туземный промысел, знали о рыбах больше, чем знают сейчас ученые-ихтиологи (Johannes, 1981). Иоханнес полагает, что проявляемый в наши дни

администрацией развивающихся стран интерес к разработке мероприятий по охране рифов и их ресурсов должен быть направлен в сторону использования проверенных в течение столетий традиционных правил туземного рыболовства (Johannes, 1982). За основу при разработке стратегии управления ресурсами рифа должна быть взята экологическая теория, принимающая, что человек с его интересами и тенденциями социального развития должен рассматриваться как часть экосистемы, т.е. как крупный доминирующий хищник (Bradbury, Reichelt, 1981). В связи с этим рекомендуется прежде всего восстановить традиционную схему лова, закрепив за семьями участки рифа. Семьи могут в этом случае заключать договор с коммерческими рыбаками за плату или за часть улова. В других случаях коммерческий лов допускаться не должен (Johannes, 1978). Сами по себе научные рекомендации по регламентации промысла, основанные в значительной мере на опыте экстренных мероприятий, принимавшихся правительствами развитых стран для спасения популяции сельдей, сардин, камбалы умеренных вод от их разгрома коммерческим рыболовством, малоприменимы в условиях рифа. Многие проекты делались поспешно и непродуманно под давлением кризисных ситуаций для спасения ресурсов от полного разгрома. Часто они были направлены на спасение одного какого-либо вида в сложной экосистеме рифа, что не дает нужного эффекта (Gomez, 1982). К тому же запретительные меры на вылов каких-либо видов или размерных групп, равно как квоты, запреты на участки или на сезоны, чаще всего оказывались малоэффективными, поскольку они не осознавались рыбаками как необходимые.

В настоящее время делаются попытки разработки новой более обоснованной стратегии регулирования промысла и охраны ресурсов рифа с привлечением новейших знаний об экологии рифов и с использованием результатов модельных исследований (Bradbury, Reichelt, 1981; Dahl, 1981; Johannes, 1981). Серьезные модельные исследования, послужившие основой для выработки стратегии управления ресурсами Гавайских островов, были выполнены на рифах Френч-Фрегат Шоалз. На основе анализа пищевых потребностей основных компонентов и руководящих видов в составе экосистемы определяются возможные величины элиминации рыб за счет выедания их хищниками и за счет вылова. Это открывает путь для обоснованных оценок допустимых размеров промысла, определяя таким образом место человека как доминирующего хищника в экосистеме рифа (Grigg, 1981; Grigg et al., 1984). В целом же меры по охране ресурсов рифов, где они вообще принимаются, до сих пор не имеют серьезной научной основы и носят чаще всего характер экстренных запретительных мер, таких, как введение квот, выдача лицензий, организация парков и заповедников, ограничение доступа людей в рифовые зоны (Done, 1981; Japp, 1983). Труднее всего проводить регулирование промысла в бедных развивающихся странах с высокой плотностью населения. Задача правительств этих государств – накормить людей. Всякие попытки регламентации наталкиваются на противодействие населения, страдающего от недостатка белка. В качестве примеров можно привести ситуацию на островах Тонга, на Таиланде, в Индонезии. На островах Тонга правительство вводило запреты, и заповедные зоны, однако население здесь уже истребило тридакн. Ощущается перелов крупных хищных рыб. Для рыболовства туземцы широко используют деструктивные методы. Не считая кораллы чем-то живым, они крушат их ломами, чтобы выловить прячущуюся в них съедобную живность. В результате рифы Тонга серьезно деградируют (Chesher, 1985; Dahl, 1985). На атолле Футуна (острова Туамоту) во время низких отливов на риф выходит все население острова, сопровождаемое свиньями и собаками. После такого нашествия флет рифа оказывается буквально разгромленным. Люди и свиньи выбирают все съедобное, переворачивают все камни, громят кораллы, убивая живущую в них инфауну. Рыбу травят растительными ядами на мелководьях и губят при этом много молоди. Вполне естественно, что любая регламентация в таких районах встречает оппозицию населения.

В развивающихся странах со средним уровнем развития экономики, таких, как Французская Полинезия, Новая Гвинея, Филиппины, Маврикий, ресурсы рифов

эксплуатируются также достаточно интенсивно. Однако здесь население в меньшей степени зависит от ресурсов рифа. Рыболовство здесь в значительной мере ориентировано на добычу крупных и ценных в пищевом отношении рифовых рыб, идущих на рынок для покрытия расходов по импорту товаров из развитых стран. Этой же цели служит интенсивно развиваемый здесь туризм. В этих странах мероприятия по охране ресурсов и природы рифов часто имеют успех, особенно там, где сохранились традиционные обычаи рыболовства, а также там, где их проведение сопровождается активной разъяснительной работой (Johannes, 1981a). Положительный опыт таких мероприятий имеется на Филиппинах (Alcala, Luchavez, 1981; Cabanban, White, 1981). В зонах интенсивного рыболовства на островах Сумиллон и Апо с прилегающими к ним рифами были организованы морские заповедники с регламентацией промысла. Их организаторы – биологи местного университета сумели путем проведения лекций и неформальных бесед разъяснить местным рыбакам, что эти мероприятия для них же выгодны. Они сохранят запасы от перелова, обеспечат им стабильные уловы при сохранении привлекательности рифов этих островов для туристов. На Филиппинах был запрещен с 1981 г. вывоз кораллов и введены меры по ограничению их использования для строительства (Gomez, 1982, 1983).

Развитые страны в определении своей стратегии охраны рифов и регламентации на них рыболовства исходят прежде всего из задач сохранения их как элемента природного комплекса, как части национального богатства и общечеловеческого достояния (Salvat, 1981b; Bradbury, Reichelt, 1981) с целью эксплуатации прежде всего, их туристического потенциала и во вторую очередь – их рыбных ресурсов. Поскольку уже сейчас очевидно, что любое сколько-нибудь масштабное рыболовство на рифах вызывает дестабилизацию экосистемы и подрыв их привлекательности для туристов, есть тенденция при такой стратегии использования рифов полностью запрещать рыболовство в охраняемых зонах. В США в 1977 г. введен акт, регулирующий охрану и управление рыбными ресурсами, направленный на их сохранение. Серьезные меры по рационализации прибрежного рыболовства приняты в Австралии (Lilburn, 1983). На вылов введены квоты и лицензии. Значительные площади Б. барьерного рифа, вся зона которого объявлена Национальным морским парком, закрыты для рыболовства. Траловому флоту отведены в этой зоне определенные участки.

15.8.2. МОРСКИЕ ЗАПОВЕДНИКИ В ЗОНЕ РИФОВ, МОНИТОРИНГ ЭКОСИСТЕМЫ РИФОВ

Организация морских заповедников или национальных парков в зоне рифов в настоящее время является одним из главных направлений практической деятельности правительственных органов прибрежных государств, направленных на охрану ресурсов и сохранение природы. Поскольку исключить полностью использование ресурсов рифа невозможно, главная цель, которая ставится при организации таких парков в зоне рифов, состоит в том, чтобы обеспечивать использование ресурсов и рекреационного потенциала рифов, не нанося ущерба их экосистеме. Наиболее удачными оказались теоретические предпосылки, заложенные в организацию морских парков в Австралии на Б. барьерном рифе (Kelleher, 1981; Kelleher, Dutton, 1985), на Филиппинах на островах Сумиллон и Апо (Alcala, Luchavez, 1981) и в США на рифах Флориды (Dahl, 1981; Bakus, 1982). Обобщение имеющегося опыта показывает, что в основу деятельности администрации таких парков должны быть положены следующие задачи. На базе анализа сведений о ресурсах рифового региона и о том, кем и как они используются, составляется зональный план парка. В этом плане выделяются строго охраняемые зоны полного запрета какой-либо деятельности человека. Эти зоны являются научным резервом, и туда допускаются только ученые. Далее, в плане выделяются зоны туризма, которые используются для целей рекреации, а также для пропаганды научных знаний о рифах среди населения с тем, чтобы воспитать у него сознательное, бережное отношение к рифам. В плане выделяют такие зоны, где разрешается хозяйственная деятельность,

не представляющая опасности для экосистемы: регламентируемое коммерческое и спортивное рыболовство, массовый туризм. Одна из основных задач администрации парков состоит в просветительской деятельности. Только сознательная поддержка населением и туристами мероприятий администрации парка по охране рифов может обеспечить их проведение в жизнь (Kelleher, 1981).

Задача деятельности парков по отношению к туризму состоит в поощрении его развития в условиях регламентации, направленной на то, чтобы при этом одновременно гарантировать сохранность природы в зоне рифов. Решение этой актуальной задачи требует мониторинга рифов с целью выявления влияния регламентируемого туризма на их экосистему и поисков правильных решений (Salvat, 1979, 1981a; Dahl, 1981; Grigg, 1981a). Доход от развивающегося туризма может дать средства, необходимые на содержание администрации парков и на научные исследования (Bakus, 1982). Разработаны программа и методология мониторинга состояния рифов. Эта методология, изложенная в специальном руководстве (см. UNEP, 1984), позволяет производить такой мониторинг силами персонала, не обладающего биологической подготовкой.

Серьезный анализ деятельности хорошо организованных морских парков в зоне коралловых рифов показал, что они экономически выгодны (Vant Hof, 1985). На примере Виргинского и Костариканского морских парков-заповедников было показано, что их деятельность приносит реальные доходы. Доход от Виргинского морского парка составляет 1 млн долларов. Общая численность морских парков и заповедников в зоне коралловых рифов была в 1980 г. близка к 60 на 100 стран этой зоны (Salvat, 1981). Однако многие из этих парков, особенно в развивающихся странах, существуют только на бумаге, будучи лишены достаточной охраны и эффективного управления. В числе упомянутых 60 парков в Западной Атлантике находятся 13 парков, на Филиппинах – 14 парков, большинство из которых номинанальны, в Австралии – 3, во Французской Полинезии – 2, в США на Виргинских и Бермудских островах и во Флориде – 8.

Администрация активно действующих морских парков действительно выступает в роли фактического хозяина закрепленного за ней региона. Примером является созданная в 1975 г. администрация Морского парка Б. барьерного рифа. Она провела в жизнь зональный план, регламентирующий все виды хозяйственной, рекреационной и строительной деятельности в районе всего Б. барьерного рифа. Организована надежная охрана зон с ограниченным доступом. Для занятий научной работой в любом регионе рифа нужно специальное разрешение. Введены запреты на рыболовство и сбор животных на больших его участках и в целых его регионах. Администрация организовала мониторинг ряда участков Б. барьерного рифа. Производится учет акантастера, отдельных видов рыб, черепах. Для экспрессного учета применяется метод буксировки аквалангиста за лодкой на доске – "манте". Автор участвовал в таких мероприятиях в районе островов Каприкорния и Суэйн-рифов. В последние годы для мониторинга Б. барьерного рифа начали применять спутники и самолеты. На всей территории Б. барьерного рифа (237 тыс. км^2) ведутся фотографирование и измерение ряда параметров, показывающих состояние его экосистемы. По цветным фотографиям и по измерениям распределения хлорофилла с помощью лазерного устройства оценивают распределение фитопланктона и локализацию "цветений" фитопланктона. С помощью микроволнового и инфракрасного радиометров получают картину распределения температуры, солености и нефтяного загрязнения, определяют положение водных масс, зон конвергенции и дивергенции (Jupp, 1983).

Администрацию Морского парка Б. барьерного рифа возглавляют известные ученые – специалисты по экологии коралловых рифов и вместе с тем блестящие менеджеры д-ра Келлехер и Кинзи. Администрация парка финансирует целую серию научных программ, направленных на решение вопросов влияния массового туризма на экосистему рифа и на поиски путей ускорения регенерации поврежденных человеком рифов. Она ведет также широкую разъяснительную и пропагандистскую работу среди туристов, рыбаков и среди всего населения Австралии, располагая широким доступом к

центральному телевидению (Kelleher, 1983). Организуются лекции, экскурсии, снимаются фильмы о жизни рифа, прививается уважение и любовь к сокровищу Австралии – Б. барьерному рифу. На всех участках рифа, куда есть доступ туристам, установлены стенды с буклетами, рассказывающими о природе рифа и о правилах поведения на нем человека. Мои личные наблюдения свидетельствуют о большом успехе администрации этого парка. В качестве примера я могу привести о-в Херон. Прибыв туда в 1986 г., через 10 лет после моего первого посещения, я не обнаружил существенных изменений сообществ этого одного из наиболее посещаемых туристами рифов. Достаточно сказать, что на нем постоянно пребывают, активно отдыхают и работают около 150 человек – туристов, студентов и ученых. Остров и риф имеют хозяина, на нем находится база парка. Кстати, риф о-ва Херон, несмотря на интенсивный пресс туризма, избежал нападения акантастера.

Весьма эффективно функционируют также морские парки Флориды: Бискайский парк, парки Дж. Пеннекампа, Лоу Кей и Драй Тортугас, морской заповедник Кей Ларго. Основной их задачей является охрана природы рифов Флориды как национального достояния США с учетом того факта, что высокоширотные рифы, подобные флоридским, существуют на пределе физического стресса в зоне ураганов и сильных сезонных колебаний температуры. Поэтому дополнительный антропогенный стресс для них особенно губителен. В пределах парков выделены большие участки рифов, куда доступ туристам вообще запрещен. Администрация внимательно контролирует движение судов, рыболовство и туризм, следит за состоянием среды и сообществ рифов, контролирует загрязнение и строительство. Однако даже такие строгие меры не могли полностью предотвратить явления деградации рифов этого региона, которые были вызваны, по-видимому, тотальным загрязнением Западной Атлантики и перегревом в период Эль-Нильо 1982–1983 гг. (Jaap, 1985).

15.8.3. УПРАВЛЕНИЕ ПРОДУКТИВНОСТЬЮ РИФОВ, ИСКУССТВЕННЫЕ РИФЫ

Поиски возможных путей повышения добычи пищи в зоне рифов ведутся в направлении развития марикультуры, вселения новых видов и строительства искусственных рифов. По мнению Доти, существуют реальные возможности и уже есть некоторый положительный опыт внедрения марикультуры в практику хозяйственной деятельности на рифах (Doty, 1981). В качестве объекта марикультуры опробованы красные водоросли – агарофиты Euchemia и Gracilaria. Водоросли рекомендуют выращивать на канатах, натянутых между столбиками, укрепленными на флете. Площадь такой "фермы" должна быть огорожена металлической сеткой, предохраняющей ее от растительноядных рыб. Такие "плантации" водорослей уже заложены на Филиппинах (Lip, Porse, 1981). Есть положительный опыт культивирования на рифах грацилярии (Chiang, 1981) и саргассума (Doty, 1981). Эти водоросли могут идти на экспорт в качестве агароносного сырья. Они могут использоваться в качестве корма для культивируемых растительноядных рыб в комплексной марикультуре, идею которой развивает Доти (Doty, 1981). Эти водоросли съедобны и для людей. На рифах Палау успешно культивируют моллюсков трохусов (Helsinga, Hillman, 1981), на рифах Вьетнама – крупных двустворок пинн, а на Филиппинах – тридакн (Alcala, 1981). Усилия по культивированию молоди тридакн с целью восстановления разгромленных промыслом их популяций предпринимаются сейчас во многих странах (Munro, Helsinga, 1983; Helsinga et al., 1984). На Багамах культивируют крупного растительноядного краба-паука Mithrax spinosissimus. За год он достигает веса 1 кг (Munro, Williams, 1985). Считают перспективным выращивание на рифах благородных кораллов (Grigg, 1982), а также обычных сувенирных. Полагают также, что на рифах можно развивать марикультуру крупных хищных рыб, подкармливая их мелкими рифовыми пелагическими рыбами типа атерин. Опыт такой марикультуры имеют рыбаки Таиланда, которые выращивают груперов и морских окуней в клетках. Поскольку рифовые рыбы прак-

тически не мигрируют, а крупные хищники не выедаются, если истребить рифовых акул, их можно, по-видимому, выращивать в условиях рифа и без клеток, просто подкармливая их в местах их обитания.

Одним из перспективных путей повышения рыбопродуктивности рифа является интродукция новых видов рыб. Положительный опыт такой интродукции был получен на гавайских рифах (Brock, 1960; Oda, Parrish, 1981). Исследования, проведенные еще в 20-х годах, показали, что ихтиофауна гавайских рифов обеднена особенно в отношении крупных окуневых хищников-серранид, луциановых и летринид, а также ряда съедобных моллюсков, крабов и лангустов. Поэтому в 20-е – 50-е годы было осуществлено вселение десятков их видов. В результате этих мероприятий фауна и ресурсы этих рифов заметно обогатились и возможности промысла на рифах у Гавайских островов значительно возросли (Oda, Parrish, 1981). В числе новых вселенцев, быстро расселившихся на этих островах и давших большую численность, рыбы-луцианы: L. fulvus и L. kasmira, Cephalopholis guttatus, моллюски: Venerupis philippinarium, Cytherea merethrix, лангуст Procambarus clarkii и краб Seylla serrata.

Вопрос об использовании искусственных рифов для повышения рыбопродуктивности рифов до сих пор является предметом дискуссии. По мнению ряда авторов, искусственные рифы, построенные в зоне рифов, значительно увеличивают запасы рыб, в том числе промысловых (Randall, 1963; Ogawa, 1973). Так, согласно первому из этих авторов на искусственном рифе, построенном из полых бетонных блоков в заливе Леймшур (Виргинские острова), биомасса рыб через 1,5 года была на порядок выше, чем на близлежащих естественных рифах. На искусственном рифе, построенном во Флориде из 500 старых автопокрышек, спустя 7 мес состав ихтиофауны и биомасса рыб были сходными с таковыми на близлежащем естественном патч-рифе. Показано, что за 1–1,5 года поверхность автопокрышек, из которых строят искусственные рифы, равно как и поверхность бетонных пустотелых блоков, обрастает макрофитами и перифитоном (Tsuda, Kumi, 1973). В теплых водах на искусственных рифах, даже если они устанавливаются на мягком дне вдали от естественных рифов, на них формируется типичное рифовое сообщество, в состав которого входят такие обитатели коралловых рифов, как хетодонтиды, апогониды, хромисы, помацентровые, Caesio, Haemulon, Lethrinus, Lutjanus (Ogden, Ebersole, 1981). Вблизи искусственных рифов часто образуются скопления пелагических рыб. Причины образования этих скоплений те же, что и на естественных рифах: обилие фитобентоса и сидячего зообентоса, быстро обрастающего субстрат искусственного рифа, наличие убежищ и мест для засады. В водной растительности, обрастающей поверхность такого искусственного рифа, прячется демерсальный зоопланктон, что привлекает сюда различных рыб-планктофагов (Hastings, 1976).

В прибрежных районах атлантического побережья США, как в тропической, так и в умеренной зонах, в настоящее время находятся несколько тысяч искусственных рифов. Среди них преобладающая часть образована нефтедобывающими платформами вместе с их подводными сооружениями, которые фактически функционируют как искусственные рифы. Только в Мексиканском заливе их около 3000. Платформы, которые выходят из строя действующих, рекомендовано не демонтировать, а оставлять в качестве искусственных рифов. В Мексиканском заливе и на побережье Техаса за год консервируется таким путем около 40 платформ (Hastings, 1976; Mc Intosh, 1981). Много искусственных рифов построено клубами и ассоциациями рыболовов-любителей из покрышек, затопленных старых судов, крупного строительного мусора. В течение последних двух десятилетий искусственные рифы стали строить из специальных материалов: из пустотелых блоков, изготовленных из шлака и каменноугольной золы, из пивных бочек, залитых до половины цементом, и т.п. Появились искусственные рифы, построенные из пустотелых бетонных конусов с окнами, напоминающими ярангу, весом в несколько тонн (Woodhead, 1982). По оценкам ихтиологов, в районе искусственного рифа биомасса рыб возрастает на порядок величин. Соответственно вблизи них повышаются и уловы рыбаков-любителей, которых в США насчитывается

несколько миллионов. Экономический эффект, который приносят искусственные рифы в США, оценивают в 85 млн долларов в год.

В умеренных водах у побережья США искусственные рифы появились 100 лет назад. Первый крупный искусственный риф был построен из четырех затопленных кораблей и всякого железного и бетонного хлама в Нью-Джерси Ассоциацией рыболовов в 1935 г. В 1953 г. был построен искусственный риф в штате Нью-Йорк из 14 тыс. пивных бочек, залитых до половины цементом, и из автопокрышек. Уловы рыбы вскоре возросли здесь в 15 раз (Stone, 1978). В США использование искусственных рифов считают перспективным. При Институте спортивного рыболовства в Вашингтоне работает Центр по развитию искусственных рифов, который консультирует по вопросам их строительства и использования и издает специальный бюллетень: "Reef Brefs". Организована также проектно-строительная компания, работающая в этой области ("Artificial Reef Corporation"). Искусственные рифы широко применяются и японцами, которые считают перспективным их строительство даже рядом с естественными рифами с целью повышения их рыбопродуктивности. Они полагают, что при постройке искусственного рифа рядом с естественным запасы рыбы на последнем не снижаются (Ogawa, 1973; Stone et al., 1979). Имеется и противоположная точка зрения, разделяемая крупными специалистами по рыболовству на рифах (Munro, Williams, 1985). Обобщая результаты работы специального симпозиума, они заключают, что перспективность их строительства в зоне естественных рифов пока нельзя считать доказанной.

ЛИТЕРАТУРА*

Андрусов Н.И. Онкоиды и стратоиды // Геол. вестн. 1915. Т. 1, № 3. С. 134–139.

Арифджанов М.Х. Образование нефти в рифовых комплексах и их диагностическая характеристика: Автореф. дис. . . . д-ра геол.-минерал. наук Ташкент, 1978. 45 с.

Асташкин В.А. Органогенные конструкции в кембрийской рифовой системе Алдана // Геология рифовых систем кембрия западной Якутии. Новосибирск, 1979. С. 19–30. (Науч. тр. СНИИГГ и МС. Вып. 270).

Будин И.Н. Некоторые данные по распределению иглокожих на рифах // Биология коралловых рифов. М.: Наука, 1980. С. 55–64.

Бужинская Г.Н., Обут А.М., Потин В.В. Эррантные полихеты коралловых рифов // Там же. 1980. С. 225–266.

Виноградова К.Л., Калугина-Гутник А.А. Макрофиты коралловых рифов // Отчет 6-го рейса нис "Александр Несмеянов" / Океаногр. комис. АН СССР. М., 1985.

Волкова К.Н., Латыпов Ю.Я., Хайзникова К.Б. Ордовик и силур Южного Верхоянья. М.: Наука, 1978. 220 с.

Вологдин А.Г. Археоциатиды. М.: Гл. геол.-развед. упр., 1983. 192 с.

Воскобойников Г.М., Машанский В.Ф., Ле Нгуен Хиеу. Строение зооксантелл герматипных кораллов // Биология моря. 1983. № 3. С. 54–60.

Галкин С.Б. Усоногие раки рода Cantellius // Биология коралловых рифов. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. С. 31–56.

Гептнер М.В. Атолл как единое целое // Журн. общ. биологии. 1979. Т. 40. С. 544–553.

Гульбин В.В., Виноградова К.Л., Нгуен Ван Чунг. Макробентос литорали островов Южного Вьетнама // Биология моря. 1987. № 3. С. 59–65.

Дарвин Ч. Строение и распределение коралловых рифов. М.: Биомедгиз, 1936. С. 285–446. (Сочинения; Т. 2).

Евсеев Г.А. Брюхоногие и двустворчатые моллюски банки Фантом // Биология коралловых рифов. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. С. 20–30.

Евсеев Г.А., Силина А.В. Экология сверлящего моллюска Lithophaga // Там же. 1982. С. 15–25.

Жариков В.В. Трофодинамика прибрежных подводных ландшафтов Сейшельских островов // Тез. докл. 6-го симпоз. по современ. и древ. рифовым системам. Владивосток, 1987. С. 28–30.

Журавлева И.Т. Археоциатиды Сибирской платформы. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 210 с.

Журавлева И.Т., Мягкова Е.И. О классификации современных и древних органогенных формирований // Условия среды и жизнь в течение геологических эпох. Новосибирск, 1979. С. 117–128.

Звалинский В.И. и др. Адаптация кораллов к свету // Биология коралловых рифов. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. С. 29–53.

Златарский В.Н., Эсталелла Н.М. Склерактинии Кубы и сопутствующие организмы. София: Изд-во Болг. АН, 1980. 330 с.

Ивановский А.Б. Ругозы. М.: Наука, 1975. 121 с.

Каплин П.А. Новейшая история побережий Мирового океана. М.: Изд-во МГУ, 1973. 266 с.

Карнаухов В.Н., Яшин В.А. Спектральный анализ микропланктона / Науч. центр биол. исслед. АН СССР: Препринт. Пущино, 1980. 54 с.

Келлер Н.Б. Мадрепоровые кораллы из рода Flabellum // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1974. Т. 98. С. 199–212.

Келлер Н.Б. Глубоководные кораллы Fungiacyathus // Там же. 1976. Т. 99. С. 31–44.

Келлер Н.Б. Роль агерматипных кораллов в осадкообразовании и экологии коралловых банок // Океанология. 1985. Т. 25. С. 113–116.

Колебания уровня Мирового океана в плейстоцене / Под ред. В.А. Зубакова. М.: Наука, 1975. 123 с.

*В списке литературы использованы сокращенные названия изданий трудов Международных симпозиумов и конгрессов по коралловым рифам: PCRS-1 – Труды 1-го симпозиума в г. Кочине, Индия, 1972 г.; PCRS-2 – Труды 2-го симпозиума, Брисбен, Австралия, 1974.; PCRS-3 – Труды 3-го симпозиума, Майами, США, 1977.; PCRS-4 – Труды 4-го симпозиума, Манила, Филиппины, 1981 г.; PCP-5 – Труды 5-го конгресса, Таити, Французская Полинезия, 1985 г. Название Большого барьерного рифа Австралии в списке иностранных авторов приводится в сокращенном виде.

Коннов В.А., Щербинин А.Д. Распределение биогенов и водообмен между лагуной и водами океана // Химико-океанографические исследования морей и океанов, М.: Наука, 1975. С. 171–174.

Копылов А.И. Планктон коралловых рифов // Отчет 6-го рейса нис "Александр Несмеянов " // Океаногр. комис. АН СССР. М., 1985. С. 24.

Королюк И.К. и др. Ископаемые органогенные постройки, рифы, их нефтегазоносность. М.: Наука, 1975. 236 с.

Королюк И.К., Михайлова М.В. Этапность рифообразования // Фанерозойские рифы и кораллы. М.: Наука, 1986. С. 134–142.

Космынин В.Н., Леонтьев О.К., Никифоров Л.Г. Геоморфология и экология коралловых рифов // Острова западной части Индийского океана. М.: Изд-во МГУ, 1982. С. 95–161.

Краснов Е.В. К изучению рифовых фаций Мальма СССР // Ископаемые рифы и методы их изучения / Труды III Палеоэколого-литологической сессии Института геологии и геохимии Уральского филиала АН СССР. Свердловск, 1968. С. 170–175.

Краснов Е.В. О центрах происхождения и гетерогенности склерактиний // Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Л.: Наука, 1976. С. 36–48.

Краснов Е.В. О направленности процессов индивидуального и исторического развития морских организмов // Folia Bacriana. 1978. P. 168–176.

Краснов Е.В., Преображенский Б.В. Жизненные формы у табулят и колониальных склерактиний // Палеонтол. журн. 1982. № 2. С. 136–140.

Кубанин А.А., Мурахвери А.М. Жизненные формы мшанок // Биология коралловых рифов. М.: Наука, 1980. С. 204–211.

Кузнецов В.Г. Карбонатонакопление и его роль в истории Земли // Фанерозойские рифы и кораллы. М.: Наука, 1986. С. 110–123.

Латыпов Ю.Я. Физиографическая зональность и распределение склерактиний // Биология коралловых рифов: Исследования на банке Фантом. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983. С. 36–42.

Левин В.С. Голотурии на коралловых рифах Тихого океана // Тез. 14-го Тихоокеан. конгр. Секция "д". Хабаровск, 1979. С. 6–7.

Лелеткин В.А. Поглощение света зооксантеллами кораллов // Отчет 6-го рейса нис "Александр Несмеянов" / Океаногр. комиссия АН СССР. М., 1985.

Лелеткин В.А., Звалинский В.Н., Титлянов Э.А. Фотосинтез зооксантелл кораллов с разных глубин // Физиология растений. 1980. Т. 27. С. 1163–1171.

Лелеткин В.А. и др. Адаптация массовых видов рифостроящих кораллов к свету // Отчет 6-го рейса нис "Александр Несмеянов" / Океаногр. комиссия АН СССР. М., 1985.

Леонтьев О.К., Белоденденко М.В., Космынин В.Н. О геоморфологической терминологии коралловых рифов. М., 1979. Деп. в МГУ. 1979. 17 с. № 2129.

Линдберг Г.У. Определитель и характеристика рыб мировой фауны. Л.: Наука, 1971. 460 с.

Мантейфель Б.П., Радаков Д.В. Адаптационное значение стайного поведения у рыб // Успехи соврем. биологии. 1961. Т. 50. С. 338–345.

Марфенин Н.Н. Морфология колоний и распределительная система кораллов Acropora // Зоол. журн. 1984. Т. 12. С. 5–13.

Машанский В.Ф., Ли С.Е., Титлянов Е.А., Преображенский Б.В. Корреляция ультраструктуры клеток зооксантелл в зависимости от освещенности // Биология моря. 1979. № 4. С. 80–82.

Моисеев Е.В. Планктон коралловых рифов // Отчет 6-го рейса нис "Академик Несмеянов" / Океаногр. комис. АН СССР. М., 1985.

Мурахвери А.М., Преображенский Б.В. Физиологические светосуммы и жизненные формы герматипных кораллов // Биология коралловых рифов. М.: Наука, 1980. С. 192–208.

Наливкин В.Д. Связь рифовых массивов Урала с тектоническими структурами // Значение биосферы в геологических процессах. М.: Госгеолтехиздат, 1962. С. 154–161.

Наумов Д.В. и др. Кораллобионты // Биология и геологические исследования на островах западной части Тихого океана. М.: Наука, 1980. С. 8–28.

Новожилов А.В. Придонная турбулентность водного потока на рифах Индийского океана // Биология коралловых рифов. М.: Наука, 1980. С. 211–217.

Новожилов А.В. Гидрология коралловых рифов // Отчет 6-го рейса нис "Александр Несмеянов" / Океаногр. комис. АН СССР. М., 1985.

Орлова Т.П. Планктон коралловых рифов // Там же. 1985.

Павельева Е.Б., Сорокин Ю.И. Уловистость зоопланктона различными орудиями лова // Бюл. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР. № 15. С. 75–79.

Пастернак Ф.А. Восьмилучевые кораллы // Морфология и терминология кишечнополостных. М.: Наука, 1972. С. 23–32.

Петипа Т.С., Павлова Е.В., Сорокин Ю.И. Питание массовых видов зоопланктона тропических вод Тихого океана // Функционирование сообществ пелагиали тропических вод океана. М.: Наука, 1971. С. 123–141.

Преображенский Б.В. О номенклатуре жизненных форм кораллов // Биология моря: Систематика и экология. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975. Т. 1. С. 23–30.

Преображенский Б.В. Морфология и палеоэкология табулятоморфных кораллов. М.: Наука, 1982. 157 с.

Преображенский Б.В. Современные рифы. М.: Наука, 1986. 243 с.

Преображенский Б.В., Иванов Н.А. Влияние света на скелетный рост и жизненные формы рифостроящих кораллов // Биология коралловых рифов: Сообщества приавстралийских вод. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. С. 82–90.

Преображенский Б.В., Латыпов Ю.Я. Процессы регенерации экосистемы на коралловых рифах // Биология коралловых рифов. М.: Наука, 1980. С. 7–15.

Примакова Г.А. Планктон коралловых рифов // Отчет 6-го рейса нис "Александр Несмеянов" / Океаногр. комис. АН СССР. М., 1985.

Пропп М.В. Выделение и поглощение аммиака нитратов и ортофосфата кораллами // Биология моря. 1981. № 3. С. 55–62.

Пропп М.В. Метаболизм прибрежных морских экосистем: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Севастополь, 1982. 23 с.

Пропп М.В. Гидрохимические и продукционные характеристики вод // Биология коралловых рифов: Исследования на банке Фантом. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983. С. 10–19.

Пропп М.В. Метаболизм кораллов // Отчет 6-го рейса нис "Александр Несмеянов" / Океаногр. комис. АН СССР. М., 1985.

Пропп М.В., Тарасов В.Г., Чабарджи И.И. Метаболизм донных сообществ // Биология коралловых рифов: Исследования на банке Фантом. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983. С. 75–102.

Равикович А.И. Современные и ископаемые рифы. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 290 с.

Равикович А.И. Рифы и роль тектонических движений в их происхождении // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1960. Т. 35. С. 47–68.

Равикович А.И. Морфология современных рифов и экология их строителей // Ископаемые рифы и методика их изучения. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1968. 172 стр.

Рифы и рифообразующие кораллы / Под ред. Б. Соколова, А. Ивановского. М.: Наука, 1987. 292 с.

Романкевич Е.А. Органическое вещество // Химия океана. М.: Наука, 1979. Т. 1. С. 266–277.

Ростомов С.А. Макробентос мягких грунтов побережья Южного Вьетнама //Тез. докл. 6-го симпоз. по ископаемым книдариям и рифам. Владивосток, 1987. С. 69–70.

Савицкий В.С., Асташкин В.А. Роль и масштабы рифообразования в кембрийской истории Сибирской платформы // Сов. геология. 1978. № 6. С. 87–112.

Сиренко Б.И. Брюхоногие моллюски рифа Скотта // Биология коралловых рифов. М.: Наука, 1980. С. 87–112.

Скопинцев Б.А. Органическое вещество в море // Океанология. 1971. Т. 11. С. 775–790.

Соколов Б.С. Табуляты палеозоя европейской части СССР. М.: Гостоптехиздат, 1955. 525 с.

Соколов Б.С. Жизнь и геология. М.: Знание, 1982. 47 с.

Сорокин Ю.И. Об агрегированности морского бактериопланктона // ДАН СССР. 1970а. Т. 192. С. 905–907.

Сорокин Ю.И. Бактерии в донных осадках центральной части Тихого океана // Океанология. 1970б. Т. 10. С. 853–863.

Сорокин Ю.И. О роли микрофлоры в продуктивности коралловых рифов // Журн. общ. биологии. 1971а. Т. 32. С. 168–185.

Сорокин Ю.И. Роль бактерий в продуктивности тропических вод океана // Функционирование сообществ пелагиали тропических вод. М.: Наука, 1971б. С. 92–122.

Сорокин Ю.И. Бактерии как пища фауны кораллового рифа // Океанология. 1972а. Т. 12. С. 95–104.

Сорокин Ю.И. Исследование фильтрационного и осмотического питания кораллов // Журн. общ. биологии. 1972б. Т. 38. С. 123–128.

Сорокин Ю.И. Биологическая продуктивность // Рыбинское водохранилище. М.: Наука, 1972в. С. 267–289.

Сорокин Ю.И. О продуктивности прибрежных тропических вод западной части Тихого океана // Океанология. 1973а. Т. 13. С. 669–675.

Сорокин Ю.И. О роли микрофлоры в метаболизме и продуктивности Гавайского рифа // Там же. 1973б. Т. 13. С. 321–326.

Сорокин Ю.И. Продукция микрофлоры, перифитона и фитопланктона коралловых биоценозов атолла Маджуро // Там же. 1973в. Т. 13. С. 487–491.

Сорокин Ю.И. Сообщества коралловых рифов // Биология океана. М.: Наука, 1977а. Т. 2. С. 133–154.

Сорокин Ю.И. Микрофлора // Там же. 1977б. Т. 2. С. 133–155.

Сорокин Ю.И. О механизме потребления растворенных органических веществ водными беспозвоночными // Журн. общ. биологии. 1977в. Т. 38. С. 185–197.

Сорокин Ю.И. Фитопланктон и микрофлора в сообществах коралловых рифов // Там же. 1979. Т. 40. С. 677–688.

Сорокин Ю.И. Камера для количественного учета планктонных простейших // Гидробиол. журн. 1980. Т. 16. С. 84–85.

Сорокин Ю.И. Морской гетеротрофный микропланктон // Успехи соврем. биологии. 1982. Т. 93. С. 236–252.

Сорокин Ю.И. Проблемы изучения тропического шельфа // Вестн. АН СССР. 1984а. № 1. С. 60–67.

Сорокин Ю.И. Биомасса и метаболизм кораллов // Журн. общ. биологии. 1984б. Т. 45. С. 203–216.

Сорокин Ю.И. О роли гетеротрофного питания в энергетическом балансе кораллов // Там же. 1984в. Т. 45. С. 813–828.

Сорокин Ю.И. Потоки фосфата в планктонных сообществах океана // Там же. 1985. Т. 46. С. 606–624.

Сорокин Ю.И. Вопросы продуктивности, трофологии и энергетического баланса экосистемы кораллового рифа // Биология моря. 1986. № 6. С. 3–14.

Сорокин Ю.И. Оценка радиоуглеродного метода определения первичной продукции в море // Океанология. 1987. Т. 27. С. 676–682.

Сорокин Ю.И., Мамаева Т.И. Бактериальная продукция и деструкция органического вещества // Экосистемы пелагиали перуанского района. М.: Наука, 1980. С. 104–115.

Сорокин Ю.И., Тяпкин В.С. Микрогетеротрофные организмы в прибрежных водах центрального Вьетнама // Биология моря. 1984. № 4. С. 15–23.

Сорокин Ю.И., Тяпкин В.С., Кузнецов А.А. Фотосинтез и дыхание микрофитобентоса донных осадков коралловых рифов Вьетнама // Там же. 1990. № 1.

Сорокин Ю.И., Тяпкин В.С., Нгуен Так Ан. Первичная продукция в водах Центрального Вьетнама // Там же. 1982. № 6. С. 12–17.

Сорокин Ю.И., Тяпкин В.С., Нгуен Так Ан. Энергетическая взаимосвязь донных биоценозов кораллового рифа и прибрежных вод Южно-Китайского моря // Там же. 1983. № 3. С. 29–38.

Сорокин Ю.И., Цветкова А.М. Структура и продуктивность сообществ фитопланктона в западной части Тихого океана // Океанология. 1972. Т. 12. С. 1047–1056.

Сошкина Е.Д. Девонские ругозы Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1947. 160 с.

Титлянов Э.А. Адаптация водорослей и кораллов к свету. Дис. ... д-ра биол. наук. Севастополь, 1983. 606 с.

Титлянов Э.А. Структурно-морфологические различия колоний кораллов, обитающих в разных световых условиях // Биология моря. 1987. № 3. С. 32–40.

Титлянов Э.А. Изменения в структуре и функции фотосинтетического аппарата зооксантелл // Отчет 6-го рейса нис "Академик Несмеянов" /Океаногр. комиссия АН СССР. М., 1985а.

Титлянов Э.А., Звалинский В.И., Шапошникова М.И., Лелеткин В.А. Адаптация кораллов к интенсивности света // Биология моря. 1981. № 2. С. 22–31.

Титлянов Э.А. и др. Суточные изменения фотосинтеза и дыхания у саргассов // Там же. 1983а. № 3. С. 39–48.

Титлянов Э.А. и др. Фотосинтез зооксантелл кораллов в разных условиях освещения // Биология коралловых рифов: Исследования на банке Фантом. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983б. С. 51–73.

Титлянов Э.А. и др. Влияние света на распределение склерактиний. // Отчет 6-го рейса нис "Александр Несмеянов" / Океаногр. комиссия АН СССР. М., 1985.

Титлянов Э.А. и др. Структура и продукционная функция колоний кораллов рода Pocillora в пределах светового диапазона их обитания // Отчет 6-го рейса нис "Александр Несмеянов" АН СССР. М., 1985б.

Титлянов Э.А. и др. Первичная продукция зооксантелл и ее использование в дыхании полипов у кораллов // Там же. 1985в.

Трофимук А.Л. Нефтеносность палеозоя Башкирии. М.: Гостоптехиздат, 1950. 248 с.

Фадеев В.И., Лукин В.И. Макробентос предрифовой зоны Южного Вьетнама // Тез. 6-го симпоз. "Современные и древние рифовые системы". Владивосток, 1987. С. 76–78.

Фанерозойские рифы и кораллы СССР / Под ред. Б.С. Соколова. М.: Наука, 1986. 232 с.

Христофорова Н.К., Богданова Н.Н., Обухов А.Н. Металлы в тканях тридакн // Биология моря. 1979. № 3. С. 67–73.

Царева Л.А. Состав и экология десятиногих раков рифа Скотта // Биология моря. М.: Наука, 1980. С. 11–130.

Чабарджи И.И. Метаболизм кораллов // Отчет 6-го рейса нис "Александр Несмеянов" / Океаногр. комиссия АН СССР. М., 1985.

Шорников Е.И. Новые виды остракод коралловых рифов Красного моря // Биология коралловых рифов. М.: Наука, 1980. С. 131–158.

Штокман В.Б. Причины аномальной циркуляции вокруг океанических островов // Изв. АН СССР. Сер. физ. 1966. Т. 2, № 11. С. 1050–1056.

Шуйский В.П., Мухина В.П. Палеогеография, литология нижнедевонских рифов Урала // Ископаемые рифы. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1968. С. 89–115.

Яковлев Н.Н., Рябинин В.Н. К геологии Соликамского Урала // Тр. Геол. ком. 1915. Вып. 123. 165 с.

Яруллин К.С., Якунов И.А. Нефтегазоносность нижнепермских рифов Предуралья // Ископаемые рифы. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1968. С. 157–168.

Abe N. Survey of Iwayama Bay // Palao Trop. Biol. Stn. Stud. 1937. Vol. 1. P. 217–324.

Abe N. Feeding behavior and the nematocysts of corals // Ibid. 1937. Vol. 1. P. 469–521.

Abel D.J. et al. A new numerical model for coral distribution // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1983. Vol. 12. P. 257–265.

Abel E.F. Rhythmic bei Anthozoen // Neptun. 1963. Vol. 12. P. 331–333.
Abel E.F. Uber Tentakelapparat der Corallum rubrum // Oecologia. 1970. Vol. 4. P. 133–142.
Abele L.G. The community structure of coral associated decapod crustaceans // Ecology processes in marine and coastal systems. N.Y.: Plenum press, 1979. P. 265–287.
Abele L.G., Patton W.K. Size of corals and community of associated decapods // J. Biogeogr. 1976. Vol. 3. P. 35–47.
Abrams R.W., Abrams M.D., Schein M.W. Behavioral ecology of muraenides // Coral Reefs. 1983. Vol. 1. P. 185–192.
Adey W.H. Reefs of St. Croix: Their structure and Holocene development // Atoll. Res. Bull. 1975. Vol. 187. P. 1–167.
Adey W.H. A model of coral reef morphogenesis // Science. 1978. Vol. 1. P. 193–201.
Adey W.H., Macintyre I.G. Crustose coralline algae // Bull. Geol. Soc. Amer. 1973. Vol. 84. P. 883–904.
Adey W.H., Steneck R.S. Highly productive Caribbean reefs // Coral Reefs. 1985. Vol. 3. P. 163–187.
Adey W.H., Vassar I.M. Colonization, succession and growth rates of tropical crustose coralline algae // Phycologia. 1975. Vol. 14. P. 55–69.
Agegian C.R. Growth of the branched coralline Porolithon // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 419–423.
Albaladejo V.D., Corpuz V.T. Market of aguarium fish in Phillipines // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 75–81.
Alberte R.S., Cheng L., Levin R.A. Photosynthetic characteristics of Prochloron-ascidian symbioses // Mar. Biol. 1986. Vol. 90. P. 575–587.
Alcala A.C. Fish productivity of Sumilon. 1. Reserve // Abstr. 14th Pacif. sci. congr. Khabarovsk, 1979. P. 16–17.
Alcala A.C. Standing stock and growth of tridacnids // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 757.
Alcala A.C., Luchavez T.F. Fish yeld at Apo I reef // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 69–74.
Alcala A.C. et al. Growth of benthic animals and fish in artificial reefs // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 215–220.
Alexandersson T. Carbonate cementation in coralline algae nodules // J. Sediment. Petrol. 1974. Vol. 44. P. 7–26.
Alexandersson T. Marks of unknown carbonate decomposing organelles in cyanophyte borings // Nature. 1975. Vol. 254. P. 237–238.
Alldredge A.L., Hamner W.M. Aggregation of zooplankton by a tidal current // Estuar. and Coast. Mar. Sci. 1980. Vol. 10. P. 31–37.
Alldredge A.L., King J.M. Demersal reef zooplankton at Lizard Island Laggon // Mar. Biol. 1977. Vol. 41. P. 317–333.
Alldredge A.L., King J.M. Effects of moonlight on the vertical migration of demersal zooplankton // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1980. Vol. 44. P. 133–150.
Allen M.J. The breeding of polychaetes // Biol. Bull. 1957. Vol. 113. P. 79–84.
Allen T.M., Sharma A., Dubin R.E. Anticancer drugs from reef animals of Enivetak atoll // Bull. Mar. Sci. 1986. Vol. 38. P. 4–8.
Amade P., Pesando D. Antibiotic properties of polynesian sponges // PCRC-5. 1985. Vol. 5. P. 131–137.
Amesbury S.S. Effects of turbidity on reef fishes // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 155–159.
Anderson G.R. et al. The community structure of coral reef fishes // Amer. Natur. 1981. Vol. 117. P. 479–495.
Andrews J.C. Thermal waves on the Quennsland Shelf // Austral. J. Mar. and Freshwater Res. 1983a. Vol. 34. P. 81–86.
Andrews J.C. Water masses, nutrient level and seasonal drift on the central GBR // Ibid. 1983b. Vol. 34. P. 821–834.
Andrews J.C., Gentien P. Upwelling as a source of nutrients for GBR // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1982. Vol. 8. P. 257–269.
Andrews J.C., Muller H.R. Space-time variability of nutrients in a lagoonal patch reef // Limnol. and Oceanogr. 1983. Vol. 28. P. 215–227.
Angeles L. Potential of coral reefs species in biomedical research // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 759–760.
Angot M. La production primaire aux environs de Nosy-Be (Madagascar) en 1965 // Cah. ORSTOM. Oceanogr. 1968. Vol. 6. P. 3–31.
Antonius A. Coral mortality in reef // PCRS-4. 1977. Vol. 2. P. 618–622.
Antonius A. Coral reef pathology: a review // PCRS-4. 1981a. Vol. 2. P. 3–6.
Antonius A. The "band" diseases in coral reefs // PCRS-4. 1981b. Vol. 2. P. 7–14.
Antonius A. Coral diseases in Indo-Pacific // Mar. Ecol. 1984. Vol. 6. P. 197–218.
Appukutan K.K. Coral boring bivalves of Mannar and Park Bay // PCRS-1. 1972. P. 379–389.
Aronson R.B. Foraging behaviour of the Trumpet fish Aulostomus maculatus // Bull. Mar. Sci. 1983. Vol. 33. P. 166–171.
Arx W.S. von. The circulation systems of Bikini and Rongelap Lagoons // Trans. Amer. Geophys. Union. 1948. Vol. 29. P. 861–871.
Atkinson M. Phosphate flux as a measure of net coral reef flat productivity // PCRS-4. 1981a. Vol. 1. P. 417–418.
Atkinson M. Phosphate metabolism of coral reef flats: Ph.D. Thesis. Honolulu, 1981b. 90 p.

Atkinson M. Phosphorus in coral reef ecosystems // Proc. GBR congr. Townsville, 1983. P. 271–273.

Atkinson M.J., Grigg R.W. Model of coral reef ecosystem. 2. Gross and net benthic primary production at French Frigate Shoals, Hawaii // Coral Reefs. 1984. Vol. 3. P. 13–22.

Atkinson M.J., Smith S.V., Stroup E.D. Circulation in Enivetak Atoll lagoon // Limnol. and Oceanogr. 1981. Vol. 26. P. 1074–1083.

Atlantic Barrier Reef Belize / Ed. K.J. Rützler, J.G. Macintyre. Wash. (D.C.), 1982. 380 p.

Atoda K. The larva and postlarval development of Pocillopora // Sci. Rep. Tohoku Univ. Ser. 4. 1947. Vol. 18. P. 24–47.

Atoda K. The larva and postlarval development Galaxea//J. Morphol. 1951. Vol. 89. P. 17–36.

Austin A., Austin S., Sale P. Fauna associated with coral Pocillopora // Austral. J. Mar. and Freshwater Res. 1980. Vol. 31. P. 163–174.

Ayre D.J., Reising J.M. Sexual and asexual production of planulae in reef corals // Mar. Biol. 1986. Vol. 90. P. 187–190.

Babcock R.C. Reproduction and distribution of two species of Goniastrea from GBR // Coral Reefs. 1984. Vol. 2. P. 187–195.

Babcock R.C. Growth and mortality in Juvenile corals // PCRC-5. 1985. Vol. 4. P. 355–361.

Babcock R.C. et al. Synchronous spawnings of 105 scleractinian coral species on GBR // Mar. Biol. 1986. Vol. 90. P. 379–394.

Bak R.P.M. The growth of corals and roles of crustose coralline algae and burrowing sponges // Netherl. J. Sea Res. 1976. Vol. 10. P. 285–337.

Bak R.P.M. Lethal effects of dredging on corals // Mar. Pollut. Bull. 1978. Vol. 9. P. 14–16.

Bak R.P.M., Criens S.R. Survival of corals after fragmentation and impact of disease // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 221–226.

Bak R.P.M., Elgershuizen J.H. Patterns of oil-sediment rejection in coral // Mar. Biol. 1976. Vol. 37. P. 105–113.

Bak R.P.M., Engel M.S. Life history strategies in the parent coral community // Ibid. 1979. Vol. 54. P. 341–352.

Bak R.P.M., Luckhurst B. Coral reef habitats along depth gradients at Curacao // Oecologia. 1980. Vol. 47. P. 145–155.

Bak R.P.M., Termaat R.N., Dekker R. Complexity of coral interactions // Mar. Biol. 1982. Vol. 69. P. 215–222.

Bak R.P.M., Van Eys G. Predation of sea urchin Diadema corals // Oecologia. 1975. Vol. 20. P. 111–115.

Bak R.P.M., Van Eys G. Regeneration of damage in coral Agaricia and Porites // Bull. Mar. Sci. 1980. Vol. 30. P. 883–887.

Bak R.P.M. et al. Regeneration and spatial competition in corals // PCRS-4. 1977. Vol. 1. P. 144–148.

Baker P.A., Weber J.N. Coral growth rate // Phys. Earth and Planet. Inter. 1975. Vol. 10. P. 135–139.

Bakus G.J. Fish grazing and invertebrate evolution in tropical waters // Occac. Pap. Allan Handcock Found. 1964. Vol. 27. P. 1–29.

Bakus G.J. The feeding habits of fishes and primary production at Enivetak atoll // Micronesica. 1967. Vol. 3. P. 135–149.

Bakus G.J. Defense and ecology of holothurians // Mar. Biol. 1968. Vol. 2. P. 23–32.

Bakus G.J. Energetics and feeding in shallow marine waters // Intern. Rev. Gen. Exp. Zool. 1969. Vol. 4. P. 275–269.

Bakus G.J. The biology and ecology of tropical Holothurians // Biology and geology of coral reefs / Ed. O. Jones, R. Endean. N.Y.: Acad. press, 1973. Vol. 2. P. 326–363.

Bakus G.J. Chemical defence mechanisms on GBR // Science. 1981. Vol. 211. P. 497–499.

Bakus G.J. Selection and management of coral reef preserve // Ocean management. Amsterdam: Elsevier, 1982. P. 305–316.

Balzam W.Z. Archaeocyantha: Cambrian reef builders? // Geol. Soc. Amer. Abstr. 1971. Vol. 3. P. 16.

Banner A.H. A fresh water "kill" on the coral reefs of Hawaii // Hawaii Inst. Mar. Biol. Tech. Rep. 1968. N 15.

Banner A.H. Urban pollution in Kaneohe Bay and coral reefs // PCRS-2. 1974. Vol. 2. P. 285–702.

Banner A.H. Siguaterra-disease from coral fish // Biology and geology of coral reefs / Ed. O. Jones, R. Endean. N.Y.: Acad. press, 1976. Vol. 3. P. 177–213.

Bardach J.E. Standing crop of fish on a Bermuda reef // Limnol. and Oceanogr. 1959. Vol. 4. P. 77–85.

Bardach J.E. Transport of calcareous fragments by reef fishes // Science. 1961. Vol. 133. P. 98–99.

Barham J.M. et al. Acanthaster in Hawaii // Science. 1971. Vol. 172. P. 1151–1157.

Barlow G.W. Social grouping among surgeon fishes // J. Zool. 1975a. Vol. 174.

Barlow G.W. On sociobiology of some hermaproditic serranid fishes in Puerto Rico // Mar. Biol. 1975b. Vol. 33. P. 295–300.

Barnes D.J. Growth in colonial scleractinians // Bull. Mar. Sci. 1973. Vol. 23. P. 280–298.

Barnes D.J. Profiling coral reef productivity and calcification using pH and oxygen electrodes // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1983. Vol. 66. P. 149–161.

Barnes D.J., Brauer R.W., Jordan M.R. Response of Acanthaster planci to various species of corals // Nature. 1970. Vol. 228. P. 342–344.

Barnes D.J., Crossland C.J. Productivity and C^{14}-calcification in coral Acropora // Comp. Biochem. and Physiol. A. 1978. Vol. 59. P. 133–138.

Barnes D.J., Devereux M.J. Productivity and calcification on a coral reef: a survey techniques // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1984. Vol. 79. P. 213–231.

Barnes D.J., Taylor D.L. In situ studies of calcification and photosynthesis in coral Montastrea // Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch. 1973. Bd. 24. S. 284–291.

Barnes D.J. et al. Metabolic processes of coral reef communities at Lizard Island // Search. 1976. Vol. 7, N 1. P. 463–468.

Barnes J.H. The crown of thorns starfish as a distroyer of corals // Austral. J. Natur. Hist. 1966. Vol. 15. P. 257–261.

Barnes J.H., Endean R. A dangerous starfish Acanthaster // Med. J. Austral. 1964. Vol. 1. P. 592–594.

Barnes J.H. et al. Morphology and ecology of the reef front of Aldabra // Symp. Zool. Soc. London. 1971. Vol. 28. P. 87–114.

Barnes R.B. Filtration feeding of Chaetopterus // Biol. Bull. 1964. Vol. 129. P. 217–233.

Barther K.W. Lithophaga reef dwelling and cementing plecipod // PCRS-2. 1981. Vol. 2. P. 649–659.

Batlistini R. et al. Elements de terminologie recifale // Tethys. 1975. Vol. 7. P. 1–111.

Bauer J.A., Bauer S.E. Reproductive biology of Centropyge // Bull. Mar. Sci. 1981. Vol. 31. P. 495–513.

Bavendamm W. Die microbiologische Kalkfallung in der tropischen Sea // Arch. Microbiol. 1932. Vol. 3. P. 205–206.

Bayer F.M. The shallow water Octocorallia of the West Indies / Ed. M. Nijhoft. The Hague. 1961. 373 p.

Bayer F.M. Colonia organization in octocorals // Animal colonies. Dowden Inc., Pennsylvania, 1973. P. 69–92.

Bayer F.M. Key to genera Octocorallia // Proc. Biol. Soc. Wash. 1981. Vol. 94. P. 902–947.

Baylor R.E., Sutcliffe W.H. Dissolved organic matter as a source of particulater food // Limnol. and Oceanogr. 1963. Vol. 8. P. 369–371.

Beauvais L., Beauvais M. Studies of the world dictribution of the upper cretaceous corals // PCRS-2. 1974. Vol. 1. P. 475–485.

Benayahu Y. Faunistic composition and distribution of soft corals in Sinai // PCRC-5. 1985. Vol. 6. P. 255–260.

Benayahu Y., Loya Y. Space partitioning by stony corals, soft corals and benthic algae on coral reefs // Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch. 1977. Bd. 30. S. 362–382.

Benayahu Y., Loya Y. Competition for space among coral reef sessile organisms // Bull. Mar. Sci. 1981. Vol. 31. P. 514–521.

Benayahu Y., Loya Y. Surface brooding soft coral Parerythropodium // Biol. Bull. 1983. Vol. 165. P. 253–269.

Benayahu Y., Loya Y. Life history of soft coral Xenia // Ibid. 1984. Vol. 166. P. 44–53.

Benner R., Hodson R.E. Microbial degradation of mangroves // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1985. Vol. 23. P. 221–230.

Bennett I. The Great Barrier Reef. Sydney, 1984. 384 p.

Benson A.A., Muscatine L. Wax in coral mucus // Limnol. and Oceanogr. 1974. Vol. 19. P. 810–814.

Benson A.A., Patton J.S., Abrahams A. Energy exchange in coral reef ecosystem // Atoll. Res. Bull. 1978. Vol. 220. P. 35–55.

Bergmann W. Sterols in Octocorallia // Comp. Biochem. and Physiol. A. 1962. Vol. 3. P. 103–162.

Bernard J.L. Amphipoda in Indo-Pacific // Micronesica. 1976. Vol. 12. P. 169–181.

Beyers R.J. Metabolic similarities between symbiotic coelenterates and aquatic ecosystems // Arch. Hydrobiol. 1966. Vol. 62. P. 273–284.

Binet D. Copepodes planktoniques du lagon de Nouvelle Caledonie // Mar. Biol. 1984. Vol. 82. P. 143–156.

Bird E.C.F. Coasts: An introduction to systematic geomorphology. Canberra: Austral. Nat. Univ. press, 1976. Vol. 4. 282 p.

Birkeland C. The effect of waves action on the population dynamics of Gorgonia ventalina // Stud. Trop. Oceanogr. 1974. Vol. 12. P. 115–126.

Birkeland C. Importance of biomass accumulation for survival of coral recruits // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 15–22.

Birkeland C. Terrestrial runoff and Acanthaster outbreaks // Amer. Zool. 1980. Vol. 20. P. 811.

Birkeland C. Terrestrial runoff as a source of outbreaks of Acantaster // Mar. Biol. 1982. Vol. 69. P. 175–185.

Birkeland C., Gregory B. Foraging behaviour and rates of feeding of the gastropod Cyphoma gibbosum // Bull. Natur. Hist. Mus. Los Angeles. 1975. Vol. 20. P. 56–68.

Birkeland C., Neudecker S. Foraging behaviour of chaetodontides // Copeia. 1981. Vol. 198. P. 169–178.

Birkeland C., Randall R. Facilitation of coral recruitment by echinoid excavation // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 696–698.

Birkeland C., Rowley D., Randall R.H. Coral recruitment patterns at Guam // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 339–344.

Birkeland C., Smalley D. Demersal plankton from a nigh island and an atoll // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 437–445.

Bittaker H.F., Iverson R.L. Thalassia productivity: comparison of methods// Mar. Biol. 1976. Vol. 37. P. 39–46.

Black M. The precipitation of coracalcium carbonate on the Great Bahama Bank // Geol. Mag. 1933. Vol. 70. P. 455–466.

Blackshell D.G. et al. Drowned dolines – the blue holes of the Pompey reefs // Austral. J. Geol. and Geophys. 1979. Vol. 4. P. 99–109.

Blank R.J., Trench R.K. Symbiodinium microadriaticum: a single species // PCRS-5. 1985. Vol. 4. P. 113–117.

Blanquet R.S., Newenzel J.C., Benson A.A. Acetate incorporation into lipids of zooxanthellae // Mar. Biol. 1979. Vol. 54. P. 185–194.

Bloom A.I. Geomorphology of reef complexes // Reefs in time and space. Tulsa (Okla), 1974. P. 1–8.

Bode L., Starck K. Numerical modelling region GBR // Proc. GBR conf. Townsville, 1983. P. 409–414.

Bohm E.L., Goreau T.F. Turnover of calcium in Halimeda // Intern. Rev. Ges. Hydrobiol. 1973. Vol. 58. P. 723–740.

Bohnsack J.A. Order versus chaos controversy in reef fish community // Coral Reefs. 1983. Vol. 1. P. 223–228.

Bonem R.M., Stanley G.D. Zonation a lagoonal patch reef // PCRS-3. 1977. Vol. 2. P. 175–181.

Bonham K., Held E.E. Ecology holothurians at the Rongelap atoll// Pacif. Sci. 1963. Vol. 17. P. 305–314.

Borawitzka M.A. Algal calcification // Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. 1977. Vol. 15. P. 189–223.

Borawitzka M.A. Calcium exhange and calcification rates in coralline alga Amphiroa // Mar. Biol. 1979. Vol. 50. P. 299–347.

Borowitzka M.A. Calcium carbonate deposition by reef algae // Perspectives on coral reefs. Townsville, 1983. P. 16–21.

Borawitzka M.A., Day R., Larkum A.W.D. Primary production by turf and crustose algae in One Tree lagoon // Proc. GBR conf. Townsville, 1983. P. 287–292.

Borowitzka M.A., Larkum A.W.D. Calcification in green alga Halimeda // J. Exp. Bot. 1976. Vol. 27. P. 879–893.

Borawitzka M.A., Larkum A.W. D., Day R. Seasonal aspects of the productivity of coral reef turf algal communities // J. Phycol. 1977. Vol. 13. P. 6–16.

Boschma H. Feeding reaction in coral polyps of Astrangia and its zooxanthellae // Biol. Bull. Mar. Lab. 1925. Vol. 49. P. 407–439.

Boschma H. On the postlarval development of the coral Manicina // Carnegie Inst. Wash. Publ. 1929. Vol. 391. P. 129–147.

Boschma H. Milleporina and Stylasterina // Treatise on invertebrate paleontology. Lawrence, 1956. Pt f: Coelenterata. P. 90–106.

Bothwell A.M. Fragmentation: a mean of asexual reproduction in coral Acropora // PCRS-4. 1981.. Vol. 2. P. 137–141.

Bothwell A.M. Toppling, contact overgrowth and extracoelenteric digestion among corals // Abstr. Annu. Sci. Meet. Austral. Coral Reef Soc. Brisbane, 1983a. P. 616–621.

Bothwell A.M. Recruitment of scleractinian corals on Heron Island // Ibid. 1983b. P. 8–11.

Bothwell A.M. Community organization and biology of scleractinian corals of Heron I: Ph. D. Thesis. Brisbane, 1984. 390 p.

Boto K.G., Bunt J.S., Wellington J.T. Mangrove forest productivity // Estuar. Coact. and Shelf Sci. 1984. Vol. 19. P. 321–329.

Bottjer D.J. Branching morphology of the reef coral Acropora // J. Paleontol. 1980. Vol. 54. P. 1102–1107.

Bouchon C. Scleractinian coral communities of Reunion Island // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1981. Vol. 4. P. 273–288.

Bowden B.F., Coll J.C. Soft coral chemistry and its implication // Proc. GBR conf Townsville, 1983. P. 281–287.

Bowden B.F. et al. Some chemical aspects of spawning on alcyonacean corals // PCRS-5. 1985. Vol. 4. P. 325–329.

Bowman T.E., Lancaster L.J. A bloom of the blue green alga Trichodesmium in the Tonga Islands // Limnol. and Oceanogr. 1965. Vol. 10. P. 291–292.

Bradbury R.H. Towards a theory of coral reef communities // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 1–7.

Bradbury R.H., Loya Y. Spatial patterns of hermatypic corals at Eilat // Amer. Natur. 1978. Vol. 112. P. 493–507.

Bradbury R.H., Reichelt R. Reef and man: management via ecology // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 219–223.

Bradbury R.H., Reichelt R.E., Green D.G. Models for control of coral reef ecosystems // Proc. GBR conf. Townsville, 1983. P. 165–169.

Bradbury R.H., Young P.C. The effects of wave energy on a coral reef system // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1981. Vol. 5. P. 229–241.

Brakel W.H. Depth relation changes of colony form of coral Porites asteroides // Ecology of deep and shallow coral reefs. Wash. (D.C.), 1983. Vol. 1. P. 24–25.

Brander K.M., McLeod H.A., Humphrey W.F. Species diversity of reef invertebrates on Adabra atoll // Symp. Zool. Soc. London. 1971. Vol. 28. P. 397–415.

Brandon D.E. Waters of the Great Barrier Reef province // Biology and geology of coral reefs / Ed. O. Jones, R. Endean. N.Y.: Acad. press, 1973. Vol. 1. P. 187–232.

Bray R.D. Rubble dwelling ophiuroid Ophiocoma of Barbados // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 619–629.

Breder C.M., Rosen D.E. Modes of reproduction in fishes. N.Y.: Natur. Hist. press, 1966. 941 p.

Briggs J.C. Marine zoogeography. N.Y.: McGraw-Hill, 1974. 475 p.

Bright T. et al. Hermatypes of the Flower Bank, Gulf of Mexico // Bull. Mar. Sci. 1984. Vol. 34. P. 361–376.

Britton E.B. A new beetle from Great Barrier Reef // J. Entomol. B. 1971. Vol. 40. P. 83–91.

Brock R.E. Grazing by parrotfishes and role of refuges in benthic community structure // Mar. Biol. 1979. Vol. 51. P. 381–388.

Brock R.E., Smith S.V. Response of coral reef cryptofaunal communities to food and space // Coral Reefs. 1983. Vol. 1. P. 179–183.

Brock V.E. A method of estimating reef fish population // J. Wildlife Manag. 1954. Vol. 18. P. 284–308.

Brock V.E. The introduction of aquatic animals into Hawaiian waters // Intern. Rev. Ges. Hydrobiol. 1960. Vol. 45. P. 463–480.

Broecker W.S., Takahashi T. Calcium carbonate precipitation on the Bahama Banks // J. Geophys. Res. Vol. 71. P. 1575–1602.

Broecker W.S., Thurber D.L. Uranium dating of corals from Bahamas // Science. 1965. Vol. 149. P. 58–60.

Bromley R.G. Bioerosion on Bermuda reefs // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1978. Vol. 23. P. 169–197.

Brothers E.B., Williams D., Sale P.F. Length of larval life in some coral reef fishes // Mar. Biol. 1983. Vol. 76. P. 319–324.

Bruce A.J. Shrimps and prawns of coral reefs // Biology and geology of coral reefs / Ed. O. Jones, R. Endean. N.Y.: Acad. press, 1976a. Vol. 3. P. 37–94.

Bruce A.J. Pontoniinid shrimps from Seychelles // Zool. J. Linn. Soc. 1976b. Vol. 59. P. 89–153.

Buckley R.C. North Queensland mangrove vegetation // Austral. J. Ecol. 1982. Vol. 7. P. 103–106.

Buckman N.S., Ogden J.C. Territorial behaviour of parrotfish Scarus croicensis // Ecology. 1973. Vol. 54. P. 589–596.

Buddemeier R.W., Kinzie R.A. Coral growth // Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. 1976. Vol. 14. P. 183–225.

Buddemeier R.W., Maragos J.E., Knutson D.W. Rates and patterns of coral growth // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1974. Vol. 14. P. 179–200.

Bull G.D. Coral communities of two fringing reefs at Magnetic Island // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1983. Vol. 7. P. 267–272.

Bunt J.S., Boto K.G., Boto G. A survey method for Mangroves primary production // Mar. Biol. 1979. Vol. 52. P. 123–128.

Bunt J.S., Mount Z., Pepper S. Stock of organic carbon in Bahamian reefs. Miami, 1975. 10 p.

Burkholder P.R. The ecology of marine antibiotics // Geology and biology of coral reefs / Ed. O. Jones, R. Endean. N.E.: Acad. press, 1973. Vol. 2. P. 117–180.

Burkholder P.R., Burkholder L.M. Photosynthesis in Caribbean hermatypic gorgonians // Amer. J. Bot. 1960. Vol. 47. P. 866–874.

Burkholder P.R., Bukholder L.M., Almodovar L.R. Carbon assimilation in neritic waters of southern Puerto Rico // Bull. Mar. Sci. 1967. Vol. 17. P. 1–15.

Burns D. et al. Microbial biomass and carbon production in Kaneohe Bay // Ibid. 1984. Vol. 34. P. 346–357.

Burris R.H. Nitrogen fixation by blue-green algae of the Lizard island area // Austral. J. Plant Physiol. 1976. Vol. 3. P. 41–51.

Burris R.H. Uptake and assimilation of $^{15}NH_4^+$ by a variety of corals // Mar. Biol. 1983. Vol. 75. P. 151–155.

Byrne M., Fontaine A.R. The feeding behaviour of Florometra // Canad. J. Zool. 1981. Vol. 59. P. 11–18.

Cabanban A.S., White A.T. Marine conservation program at Apo Island // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 317–321.

Cabioch J. Nouvelle classification des corallinacees // C. r. Acad. sci. D. 1971. Vol. 212, N 12. P. 1616–1619.

Cairns S.D. Guide to gorgonians. Miami, 1977. (Sea Grant Field Guide Ser.; N 6).

Cairns S.D. Antarctic and subantarctic Scleractinia // Antarct. Res. Ser. 1982. Vol. 38. P. 161–164.

Cairns S.D., Stanley G.D. Apermatypic coral banks // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 611–617.

Calvez Y., Salvat B. Foraminiferes des recifs de Moorea // Cah. Micropaleontol. 1980. Vol. 4. P. 1–15.

Cameron A.M. Toxisity of coral reef fishes // Biology and geology of coral reefs / Ed. O. Jones, R. Endean. N.Y.: Acad. press, 1976. Vol. 3. P. 155–176.

Cameron A.M. Acanthaster and coral reefs // PCRS-3. 1977. P. 193–198.

Cameron A., Endean R. Renewed outbreaks of Acanthaster in GBR // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 593–596.

Cameron A., Endean R. Do long species structure coral reef ecosystem? // PCRC-5. 1985. Vol. 5. P. 211–215.

Campbell A.C., Ormond R. Acanthaster in the Red Sea// Biol. Conserv. 1970. Vol. 2. P. 246–251.
Campbell D.G. Bahaman chlorine bleach fishing // PCRS-3. 1977. Vol. 2. P. 594–594.
Caperon J.W., Harvey W., Steinhilper F. Organic C, N and chlorophyll in Kaneohe Bay // Pacif. Sci. 1976. Vol. 30 P. 317–327.
Capone D. N_2 fixation by microalgal epiphytes // PRCS-3. 1977. Vol. 1. P. 337–342.
Capone D.G. et al. N_2-fixation and productiivity of Thalassia // Limnol. and Oceanogr. 1979. Vol. 24. P. 117–125.
Carefoot T.H. Utilization of food in Aplysia // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1970. Vol. 5. P. 47–62.
Carefoot T.H. Nutrition of Aphysia // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 665–670.
Carey J. Nickel mining in coral reef environs // PCRS-4. 1981. Vol. 7. P. 137–146.
Carpenter E.J., McCarthy J.J. Nitrogen fixation and uptake of combined nitrogenous nutrients by Oscillatoria thiebautii in the Sargasso Sea // Limnol. and Oceanogr. 1975. Vol. 20. P. 387–401.
Carpenter F.W. Feeding reactions of coral Isophyllia // Proc. Amer. Acad. Art. Sci. 1970. Vol. 46. P. 149–169.
Carpenter K.E. Philippine coral reefs fisheries // Philipp. J. Fish. 1977. Vol. 17. P. 95–125.
Carpenter K.E., Alcala A.S. Philippine reef fisheries resources // Ibid. 1977. Vol. 15. P. 217–235.
Carpenter K.E. et al. The influence of substrate structure on divercity of reef fishes // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 497–502.
Cary L.R. Growth-rate and oecology of gorgonians // Carnegie Inst. Wash. Publ. 1914. Vol. 184. P. 79–90.
Cary L.R. The gorgonaceae as a factor in the formation of coral reefs // Carnegie Inst. Wash. Pap. Tortugas Lab. 1918. Vol. 18. P. 343–362.
Cary L.R. Alcyonaria in coral reefs of Tutuila, Samoa // Carnegie Inst. Wash Pap. Depth Mar. Biol. 1931. Vol. 27. P. 53–98.
Castro P. Brachyuran crabs symbiotic with scleractinian corals// Micronesica. 1976. Vol. 12. P. 99–110.
Catala R. L'etude ecologique des coralliens du Pacifique sud // Bull. biol. France et Belg. 1950. Vol. 84. P. 234–310.
Chalker B.E. Calcification by corals and other animals of the reef // Perspectives on coral reefs. Townsville, 1983. P. 29–38.
Chalker B.E., Carr K., Gill E. Primary production and calcification on coral reefs measured by electrode techniques // PCRC-5. 1985. Vol. 6. P. 167–172.
Chalker B.E., Dunlap W.C., Oliver J.K. Bathymetric adaptations of corals // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1983. Vol. 73. P. 37–56.
Chalker B.E., Taylor D.L. Light enhanced calcification in coral Acropora cervicornis // Proc. Roy. Soc. London B. 1975. Vol. 190. P. 323–331.
Champalbert G. Plankton in Noumea lagoon // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 454.
Chan M.O. Species diversity and zonation of epiphytes on Sargassum // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 385–390.
Chappell J. Geology of coral terraces, Huon Peninsula, New Guinea // Bull. Geol. Soc. Amer. 1974. Vol. 85. P. 553–570.
Chappell J. Sea level changes // Intern. Assoc. Hydrol. Sci. Publ. 1981. N 131. P. 411–430.
Chappell J. Sea-level changes and coral reef growth // Perspectives on coral reefs. Townsville, 1983. P. 46–53.
Chappell J., Polach H.A. Holocene sea-level change coral reef frowth // Bull. Geol. Soc. Amer. 1976. Vol. 87. P. 235–240.
Chappell J., Veeh H.H. Late Quaternary tectonic movements and sea-level changes at Timor and Ataro island // Ibid. 1978. Vol. 89. P. 356–368.
Chave K.E., Smith S.V., Roy K.J. Carbonate production by coral reefs // Mar. Geol. 1972. Vol. 12. P. 123–140.
Chave K.E., Suess E. Calcium carbonate saturation in seawater: effects of DOM // Limnol. and Oceanogr. 1970. Vol. 15. P. 633–637.
Cheney D.P. Spawning and aggregation of Acanthaster in Micronesia// PCRS-2. 1974. Vol. 1. P. 591–595.
Cheng L. Insects in marine environments // Marine insects. Amsterdam, 1976. P. 1–4.
Cheng L. Insects of the reef // PCRC-5. 1985a. Vol. 5. P. 263–265.
Cheng L. Biology of Halobates // Annu. Rev. Entomol. 1985b. Vol. 30. P. 111–135.
Chesher R.H. Destruction of pacific corals by Acanthaster // Science. 1969. Vol. 165. P. 280–283.
Chesher R.H. Coral reef management of Tonga // PCRC-5. 1985. Vol. 4. P. 213–217.
Chester W.M. The structure of the gorgonian coral Pseudoplaxaura crassa // Proc. Amer. Acad. Arts. Sci. 1913. Vol. 48. P. 737–773.
Chevalier J.P. La faune corallienne de la Polynesie Francaise // Cah. Indo-Pacif. 1979. Vol. 1, N 2. P. 129–151.
Chevalier J.P., Denizot M. Les organismes construeurs de l'atoll de Takapoto // J. Soc. Ocean. 1979. Vol. 35. P. 31–34.
Chevalier J.P. et al. Etude geo morphologique de l'atoll de Moruroa // Cah. Pacif. 1968. Vol. 12. P. 1–144.
Chiang Y. Cultivation of Gracilaria in Taiwan // Proc. 10th Intern. seaweed symp. B.; N.Y., 1981. P. 569–580.

Christienses B. Biomass and production of a mangrove Rhizophora apiculata // Aquat. Bot. 1978. Vol. 4. P. 43–52.

Cieresko L.S., Karns T. Competitive biochemistry of coral reef coelenterates // Biology and geology of coral reefs / Ed. O. Jones, R. Endean. N.Y.: Acad. press, 1973. Vol. 2. P. 183–201.

Cieresko L.S., Sifford D.H., Weinheimer A.J. Occurence of terpenoid compounds in Gorgonian corals // Ann. N.Y. Acad. Sci. 1960. Vol. 90. P. 917–920.

Clark A.M. Tropical echinoderms and their distribution // Micronesica. 1974. Vol. 12. P. 111–117.

Clark A.M. Echinoderms of coral reefs // Biology and geology of coral reefs / Ed. O. Jones, R. Endean. N.Y.: Acad. press, 1976a. Vol. 2. P. 95–100.

Clark A.M. Tropical epizoic echinoderms // Micronesica. 1976b. Vol. 12. P. 111–117.

Clark A.M., Taylor J.D. Echinoderms from Diego Garcia // Atoll. Res. Bull. 1971. Vol. 149. P. 89–92.

Clark J.A., Farrell W.E., Peltier W.R. Global changes in post glacial sea level // Quatern. Res. 1978. Vol. 9. P. 265–287.

Clark K.B., Busacca M. Feeding and chloroplast retention in four tropical Ascoglossa // J. Molluscan Stud. 1978. Vol. 44. P. 272–282.

Clarke R.D. Habitats and species diversity of chaetodontid and pomaaentrid fishes near Bimini, Bahamas // Mar. Biol. 1977. Vol. 40. P. 277–289.

Clausen C.D., Roth A.A. Effects of temperature on calcification rate in coral Pocillopora // Ibid. 1975. Vol. 33. P. 93–100.

Cloud P.C. Carbonate precipitation and dissolution in marine environments // Chem. Oceanogr. 1965. Vol. 2. P. 127–158.

Cloud P.C., Semiktov M.A. Proterozoic stromatolithic zonation // Amer. J. Sci. 1969. Vol. 267. P. 1017–1061.

Cloud P.E. Geology of Saipan // US Geol. Surv. Prof. Pap. 1959. Vol. 280-K. P. 361–445.

Cloud P.E. Environmental factors of calcium carbonate deposition // Ibid. 1962. Vol. 360. P. 1–138.

Coates A.G., Oliver W.A. Coloniality in zoantharian corals // Animal colonies / Ed. R. Broadman. Dowden Inc., Pennsylvania, 1973. P. 3–25.

Coffroth M.A. Ingestion of coral mucus aggregates by a gorgonian coral // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1984. Vol. 17. P. 193–199.

Coffroth M.A. Mucous sheet formation on poritid corals // PCRC-5. 1985. Vol. 4. P. 165–171.

Cook C.B. Metabolic interchange in algae invertebrate symbiosis // Intern. Rev. Cytol. 1983. Vol. 14. P. 177–210.

Cooke W.J. Reproduction and growth of Zoanthus pacificus and Palythoa vestitus in Kaneohe bay // Ecology and behavior. N.Y.: Plenum press, 1976. P. 281–288.

Coles S.L. On feeding and respiration of some corals // Limnol. and Oceanogr. 1969. Vol. 14. P. 949–953.

Coles S.L. Decapod associated with corals // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1980. Vol. 2. P. 281–291.

Coles S.L. Colonization of reef corals in vicinity of power station // Coral Reefs. 1984. Vol. 3. P. 123–130.

Coles S.L. The effects of elevated temperature coral planula settlement // PCRC-5. 1985. Vol. 4. P. 171–176.

Coles S.L., Jokiel P.L. Effects of temperature on photosynthesis and respiration in corals // Mar. Biol. 1977. Vol. 43. P. 209–216.

Coles S.L., Jokiel P.L. Synergistic effects of t°, salinity and light on coral Montipora // Ibid. 1978. Vol. 49. P. 187–195.

Coles S.L., Strathmann R. Coral mucus "flocs" and their trophic significance // Limnol. and Oceanogr. 1973. Vol. 18. P. 673–678.

Colgan M.W. Recovery of a coral reef after predation by Acanthaster // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 333–338.

Colinvaux L.H. Ecology of Halimeda // Adv. Mar. Biol. 1980. Vol. 17. P. 1–35.

Coll J.C. et al. Chemical defences in soft corals of Great Barrier Reef // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1982. Vol. 8. P. 271–278.

Coll J.C. et al. Terpenoid chemistry of soft corals and its implications // Tetrahedron. 1985. Vol. 41. P. 1085–1092.

Collette B.P., Earle S.A. Ecology of coral reef fishes // Bull. Natur. Hist. Mus. Los Angeles. 1972. Vol. 14. P. 179.

Collette B.P., Talbot F.H. Activity patterns of coral reef fishes // Ibid. 1972. Vol. 14. P. 98–178.

Colley F., Odum H.T., Wilson R.F. Structure and metabolism of Mangrove forest // Ecology. 1962. Vol. 43. P. 9–29.

Colley N.J., Trench R.K. Reestablishment of a symbiosis between a marine dinoflagellate and a coelenterate // Cell Tissue Res. 1985. Vol. 239. P. 93–103.

Conand C. Sexual cycle of commercial Holothurian species // Bull. Mar. Sci. 1981. Vol. 31. P. 523–543.

Conand C. Holothurians as indicators of reefal feature // PCRC-5. 1985. Vol. 5. P. 291–295.

Connell J.H. Population ecology of reef building corals // Biology and geology of coral reefs/ Ed. O. Jones, R. Endean. N.Y.: Acad. press, 1973. Vol. 2. P. 205–245.

Connell J.H. Competitive interaction and the species diversity of corals // Coelenterate ecology and behaviour. N.Y.: Plenum press, 1976. P. 51–58.

Connell J.H. Diversity in tropical forests and in coral reefs // Science. 1978. Vol. 199. P. 1302–1310.

Connell J.H. Dicturbance and patch dynamics of reef corals // Proc. GBR conf. Townsville, 1983. P. 179–190.

Connor J.L., Adey W.H. Benthic algae composition and productivity of a Carribbean algal ridge // Atoll. Res. Bull. 1977. Vol. 211. P. 15.

Cope M. Interspecific coral interactions // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 557–562.

Copper P. Structure and development of early Paleozoic reefs // PCRS-2. 1974. Vol. 1. P. 365–380.

Crossland C. Coral faunas of Red Sea and Tahiti // Proc. Zool. Soc. London. 1935. Vol. 105. P. 499–504.

Crossland C. Coral reefs at Ghardaga // Proc. Roy. Soc. London A. 1938. Vol. 108. P. 513–523.

Crossland C. Madreporaria, Hydrocorallia, Heliopora and Tubipora // Sci. Rep. GBR Exped. 1952. Vol. 6. P. 85–257.

Crossland C. Release of organic carbon from coral Acropora acuminata // Endocytobiology, endosymbiosis and cell biology. B.: De Gruyter, 1980. Vol. 1. P. 163–172.

Crossland C. Seasonal growth of Acropora and Pocillopora on a high latitude reef // PCRS-4. 1981. P. 663–666.

Crossland C. Dissolved nutrients in coral reef waters // Perspectives on coral reefs. Townsville, 1983, P. 56–68.

Crossland C. J., Barnes D.J. The role of metabolic nitrogen in coral calcification // Mar. Biol. 1974. Vol. 28. P. 325–332.

Crossland C.J., Barnes D.J. Calcification in coral Acropora acuminata: Variations due to different methods // Ibid. 1977a. Vol. 43. P. 57–62.

Crossland C.J., Barnes D.J. Gas exchange studies with the staghorn coral Acropora acuminata // Ibid. 1977b. Vol. 40. P. 411–421.

Crossland C.J., Barnes D.J., Borowitzka M.A. Lipid and mucus production in coral Acropora // Ibid. 1980a. Vol. 60. P. 81–90.

Crossland C.J., Barnes D.J., Cox T., Devereux M. Turnover of organic carbon in coral Acropora // Ibid. 1980b. Vol. 59. P. 181–187.

Crossland C.J. et al. Nutrients of a high latitude coral reef // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1984. Vol. 14. P. 159–163.

Cuffey R.J. Bryozoans in modern reefs // Geol. Rdsch. 1972. Vol. 61. P. 542–550.

Cuffey R.J. Bryozoans in Enivetok atoll // Pacif. Geol. 1973. Vol. 6. P. 25–50.

Cuffey R.J. Bryozoans reef-constructional roles // PCRS-2. 1974. Vol. 1. P. 357–364.

Cuffey R.J. Bryozoan contributions to reefs // Reefs and related carbonates. Tulsa (Okla), 1977. P. 181–191.

Cumings E.R. Reefs or bioherms? // Bull. Geol. Soc. Amer. 1932. Vol. 43. P. 331–352.

Cushing D.H. Resources of Indian Ocean and Indonesia // FAO–JOC Rep. 1971. N 72. P. 2–20.

Cushman J., Todd R., Post R. Foraminifera of Marschall Islands // US Geol. Surv. Prof. Pap. 1954. Vol. 260-H. P. 319–384.

Dahl A.L. Quantification of benthic algae on coral reefs // Mar. Biol. 1973. Vol. 23. P. 239–249.

Dahl A.L. Benthic algae in coral reef ecosystem // PCRS-2. 1974. Vol. 1. P. 21–25.

Dahl A.L. Photosynthetic surface area in reef algae // Micronesica. 1976. Vol. 12. P. 43–47.

Dahl A.L. Monitoring of coral reef for urban impact // Bull. Mar. Sci. 1981. Vol. 31. P. 544–551.

Dahl A.L. Conservation and status of South Pacific coral // PCRC-5. 1985. Vol. 6. P. 509–512.

Dahl A.L. et al. A preliminary coral reef ecosystem model // Atoll. Res. Bull. 1987. Vol. 172. P. 7–36.

Dale G. A model for coral reef fish coexistence // Environ. Biol. Fish. 1978. Vol. 3. P. 103–108.

Daly R.A. The glacial-control theory on coral reefs // Proc. Amer. Acad. Arts. Sci. 1915. Vol. 51. p. 155–251.

Dana T.F. Reef-coral dispersion patterns and environments on a coral reef // Bull. Mar. Sci. 1976. Vol. 26. P. 1–13.

Dana T.F., Newman W.A., Fager E.W. Acanthaster aggregations natural phenomena // Pacif. Sci. 1972. Vol. 26. P. 355–372.

Darnell R.M. The organic detritus problem // Estuaries. Wash. (D.C.), 1967. P. 374–375.

Darnell R.M., Soniat T.M. Estuary – continental shelf as an interactive system // Ecology processes in marine and coastal systems. N.Y.: Plenum press, 1979. P. 487–525.

Daumas R., Thomassin B.A. Protein fractions in coral and zoantharian mucus // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 517–523.

Davies P.J. Sub-surface solution unconformities at Heron Island // PCRS-2. 1974. Vol. 2. P. 573–578.

Davies P.J. Modern reef growth – Great Barrier Reef // PCRS-3. 1977. Vol. 2. P. 325–330.

Davies P.J. Reef growth // Perspectives on coral reefs. Townsville, 1983. P. 69–95.

Davies P.J., Kinsey D.W. Holocene reef growth – One Tree Island // Mar. Geol. 1977. Vol. 24. P. M1–M11.

Davies P.J., Marschall J. Aspects of Holocene reef grewth // Search. 1979. Vol. 10. P. 276–279.

Davies P.J., Marschall J.P., Hopley D. Reef growth and sea level at Great Barrier Reef // PCRC-5. 1985. Vol. 3. P. 95–103.

Davies P.J. et al. Reef development, GBR // PCRS-3. 1977. Vol. 2. P. 331–337.

Davies P.S. Carbon budgets and vertical zonation of Atlantic reef corals // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 391–396.

Davies P.S. Respiration of some Atlantic reef corals // Biol. Bull. 1980. Vol. 158. P. 187–194.

Davies P.S. Role of zooxanthellae in energy requirements of Pocillopora eydouxi // Coral Reefs. 1984. Vol. 2. P. 181–186.

Davis W.M. The coral reef problem // Amer. Geogr. Soc. Spec. Publ. 1928. N 9. P. 596.

Davis W.P., Birdsong R.S. Coral reef fishes which forage in the water column // Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch. 1973. Bd. 24. S. 292–306.

Dawson E.Y. An annotated list of marine algae from Enivetak atoll // Pacif. Sci. 1957. Vol. 11. P. 92–132.

Dawson E.Y. Marine red algae of Pacific Mexico // Pacif. Natur. 1960. Vol. 2. P. 1–125.

Day J.H. Tropical Polychaeta. L., 1967. 858 p. (Publ. Brit. Mus. Natur. Hist.; N 656).

Dayton P.K., Hessler R.R. Biological disturbances and maintaining diversity in deep sea // Deep-Sea Res. 1972. Vol. 19. P. 199–208.

Deichmann E. The Alcyonaria of Western Atlantic Ocean. London, 1936. 317 p. (Mem. Mus. Comp. Zool.).

D'Elia C.F. Uptake and release of dissolved phosphorus by reef corals //Limnol. and Oceanogr. 1977. Vol. 22. P. 301–315.

D'Elia C.F., Webb K.L. The dissolved nitrogen flux of reef corals // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 325–330.

D'Elia C.F. et al. Nitrate-rich ground water inputs to the Discovery Bay, Yamaica // Bull. Mar. Sci. 1981. Vol. 31. P. 903–910.

Demond J. Micronesian reef-associated gastropods // Pacif. Sci. 1957. Vol. 11. P. 275–336.

Desrosieres R., Wauthy B. Phytoplankton et hydrologie des Tuamotu // Cah. ORSTOM. Océanogr. 1972. Vol. 10. P. 275–287.

Devanly D.M. Shallow water Ophiuroidea in Polynesia // Micronesica. 1974. Vol. 10. P. 105–204.

Dinesen Z.D. The coral fauna of the Chagos archipelago // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 155–160.

Dinesen Z.D. Shade-dwelling corals of Great Barrier Reef // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1982. Vol. 7. P. 117–123.

Dinesen Z.D. Soft corals of central Great Barrier Reef // Coral Reefs. 1983. Vol. 1. P. 229–236.

Di Salvo L.H. Coral reef regenerative sediments // Pacif. Sci. 1969. Vol. 23. P. 129.

Di Salvo L.H. Regenerative function and microbial ecology of coral reefs; labelled bacteria in a coral reef microcosm // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1971a. Vol. 7. P. 123–136.

Di Salvo L.H. Assimilation of bacteria by two coral species // Experimental coelenterate biology. Honolulu: Univ. press, 1971b. P. 129–139.

Di Salvo L.H. Microbial ecology of coral reefs. 2. Oxygen metabolism // Canad. J. Microbiol. 1971c. Vol. 17. P. 1091–1100.

Di Salvo L.H. Microbial ecology of coral reefs // Biology and geology of coral reefs / Ed. O. Jones, R. Endean. N.Y.: Acad. press, 1973. P. 1–14.

Di Salvo L.H., Gundersen K. Microbial ecology of coral reefs. 1. Microbial population // Canad. J. Microbiol. 1971. Vol. 17. P. 1081–1090.

Di Salvo L.H. Phosphorus and nitrogen released by recovery reef regenerative sediments // PCRS-2. 1974. Vol. 1. P. 11–19.

Ditlev H. Zonation of corals on reef flats at Ko-Phuket // Mar. Biol. 1978. Vol. 47. P. 29–39.

Dodge R.E. Growth characteristics of reef-building corals // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 241–248.

Dodge R.E. Effects of drilling mud on coral Montastrea // Mar. Biol. 1982. Vol. 71. P. 141–147.

Dodge R.E., Aller R.C., Thomson J. Coral growth related to resuspension of bottom sediments // Nature. 1974. Vol. 247. P. 574–577.

Dodge R.E., Vaisnys J.R. Coral population and growth patterns responses to dredging // J. Mar. Res. 1977. Vol. 14. P. 32–35.

Doherty P. Recruitment surveys of coral reef fisches as tools for science and management // Proc. GBR conf. Townsville, 1983. P. 191–196.

Dollar S. Wave stress and coral community structure in Hawaii // Coral Reefs. 1982. Vol. 1. P. 71–81.

Domm S.B., Domm A.J. Appearance of some coral reef fishes at dawn // Pacif. Sci. 1973. Vol. 27. P. 128–135.

Done T.J. Photogrammetry in study of change in coral communities // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 315–320.

Done T.J. Distribution of coral communities across GBR // Coral Reefs. 1982. Vol. 1. P. 95–105.

Done T.J. Coral zonation // Perspectives on coral reefs. Townsville, 1983. P. 107–139.

Done T.J. Effects of two Acanthaster outbreaks on coral community // PCRC-5. 1985. Vol. 5. P. 315–319.

Doty M.S. Physical factors in production of tropical marine algae // Fertility of the sea. N.Y.: Gordon, Breach, 1971. Vol. 1. P. 99–121.

Doty M.S. Coral reef roles played by free living algae // PCRS-2. 1974. Vol. 1. P. 27–33.

Doty M.S. The diversified farming of coral reefs // Arboreus Lect. Univ. Hawaii. 1981. N 11. P. 1–29.

Doty M.S., Capurro R.A. Productivity measurements in the World Ocean. 1 // IGY World Data Center "A". Oceanogr. Rep. 1956. Vol. 4. P. 1–625.

Doty M.S., Gilbert W.J., Abbott I.A. Hawaiian marine algae from algal ridge // Phycologia. 1973. Vol. 12. P. 345–356.

Doty M.S., Morrison J.P. Interrelationship of organisms on Raroria aride from man // Atoll. Res. Bull. 1954. Vol. 35. P. 1–50.

Doty M.S., Oquri M. The island mass effect // J. Cons. Perm. Explor. Mer. 1961. Vol. 22. P. 33–37.

Drew C.H. On precipitation of Ca-carbonate by marine bacteria // Carnegie Inst. Wash. Pap. Tortugas Lab. 1914. Vol. 5. P. 7–45.

Drew E.A. Density of symbiotic algae in corals and alcyonarians from various depths // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1972. Vol. 9. P. 71–75.

Drew E.A. In sity measurements of photosynthesis and calcification in some coral // Ibid. 1973. Vol. 13. P. 165–179.

Draw E.A., Abel K.M. Growth of Halimeda in reefal environments // Proc. GBR conf. Townsville, 1983. P. 299–304.

Dubinsky Z. et al. Absorption and utilization of radiant energy by light and shade-adapted colonies of coral Stylopora // Proc. Roy. Soc. London B. 1984. Vol. 82. P. 203–214.

Ducklow H.W., Mitchell R. Naturally and artificially diseased corals // Microb. Ecol. 1979a. Vol. 5. P. 215–223.

Ducklow H.W., Mitchell R. Bacteria in mucus layers on living corals // Limnol. and Oceanogr. 1979b. Vol. 24. P. 715–725.

Duerden J.E. Role of mucus in corals // Quart. J. Microsc. Sci. 1906. Vol. 49.

Duguay L.E., Taylor D.L. Primary production and calcification and by foraminiferan Archais // J. Protozool. 1978. Vol. 25. P. 356–361.

Dumont J. Bryozoa of the Red Sea // J. Natur. Hist. 1981. Vol. 15. P. 623–637.

Dungan M.L., Miller T.E., Thomson D.A. Catastrophic decline of a top carnivore in Gulf of California // Science. 1982. Vol. 216. P. 989–991.

Dustan P. Growth and form in the reef-building coral Montastrea annularis // Mar. Biol. 1975. Vol. 33. P. 101–107.

Dustan P. Zooxanthellae and photosynthetic pigments in coral Montastrea // Bull. Mar. Sci. 1979. Vol. 29. P. 79–95.

Dustan P. Depth dependent photoadaptation by zooxanthellae of the coral Montastrea//Mar. Biol. 1982. Vol. 68. P. 253–264.

Earle S.A. Influence of herbivores on marine plants // Bull. Natur. Hist. Mus. Los Angeles, 1972. Vol. 14. P. 18–35.

Ebbs N.K. Coral inhabiting polychaetes of Florida reefs // Bull. Mar. Sci. 1966. Vol. 16. P. 485–555.

Edmondson C.H. Growth of Hawaiian corals // Bull. Bishop Mus. Honolulu. 1929. Vol. 58. P. 1–38.

Edmondson C.H. Copepods in waters of Hawaii Fiji and Tahiti // Occas. Pap. Bishop. Mus. Honolulu. 1937. Vol. 13. P. 131–146.

Edmunds M. Protective mechanisms in the Eolidacea // J. Zool. Soc. London. 1966. Vol. 46. P. 27–72.

Edmunds P.J., Davies P.S. An energy budjet for Porites porites // Mar. Biol. 1986. Vol. 92. P. 339–347.

Egana A.S., Di Salvo L.H. Mass expulsion of zooxanthellae by Easter Island corals // Pacif. Sci. 1982. Vol. 36. P. 61–63.

Ehrlich P.R. Population ecology of reef fishes // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1975. Vol. 6. P. 21–247.

Ehrlich P.R., Ehrlich A.H. Coevolution in Carribbean reef fishes // Amer. Natur. 1973. Vol. 107. P. 157–160.

Ehrlich P.R. et al. Behaviour of Chaetodontids // J. Zool. Soc. London. 1977. Vol. 183. P. 213–228.

Eldredge L.G. Indo-Pacific didemnid ascidians // Micronesica. 1967. Vol. 1. P. 161–261.

Emery A.R. On coral reef plankton // Limnol. and Oceanogr. 1968. Vol. 13. P. 293–303.

Emery A.R. Ecology and functional osteology of a damselfish // Bull. Mar. Sci. 1973. Vol. 23. P. 651–770.

Emery K.O. Geology of the Johnston Island // Bull. Geol. Soc. Amer. 1956. Vol. 67. P. 1505–1520.

Emery K.O., Tracey J.T., Ladd H.S. Geology of Bikini and nearly atolls // US Geol. Surv. Prof. Pap. 1954. Vol. 260-A. P. 1–150.

Endean R. The biogeography of Queenslands Echinoderm fauna // Austral. J. Mar. and Freshwater Res. 1957. Vol. 8. P. 233–273.

Endean R. The recovery of coral reefs to Acanthaster plagues // J. Mar. Biol. Assoc. Ind. 1971. Vol. 13. P. 1–13.

Endean R. Population explosions of Acanthaster and destruction of corals in Indo-Pacific // Biology and geology of coral reefs / Ed. O. Jones, R. Endean. N.Y.: Acad. press, 1973. Vol. 2. P. 389–452.

Endean R. Acanthaster on GBR // PCRS-2. 1974. Vol. 1. P. 563–576.

Endean R. Destruction and recovery of coral reefs // Biology and geology of coral reefs / Ed. O. Jenes, R. Endean. N.Y.: Acad. press, 1976. Vol. 3. P. 215–254.

Endean R. Acanthaster infestations of GBR // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 186–191.

Endean R. Australia Great Barrier Reef. Brisbane, 1982. 348 p.

Endean R., Cameron A.M. Ecocatastrophe on GBR // PCRC-5. 1985. Vol. 5. P. 309–326.

Endean R., Checher R.H. Acanthaster population explosions in Indo-Pacific // Biol. Conserv. 1973. Vol. 5. P. 87–95.

Endean R., Stablum W. Aspects of Acanthaster infestation of GBR // Atoll. Res. Bull. 1973. Vol. 167. P. 1–62.

Endean R., Stablum W. Population explosions of Acanthaster destruction of coral cover of reef of GBR // Environ. Conserv. 1975. Vol. 2. P. 247–256.

Endean R., Stephenson W., Kenny R. Intertidal organisms islands of Queensland coast // Austral. J. Mar. and Freshwater Res. 1956. Vol. 7. P. 317–342.

Entsch B. et al. Phosphorus and nitrogen in coral reef sediments // Limnol. and Oceanogr. 1983. Vol. 28. P. 465–476.

Entsch B., Sim R.G., Hatcher B.G. Iron as a limiting nutrient on coral reefs // Mar. Biol. 1983a. Vol. 73. P. 7–30.

Eppley R.W. Autotrophic production of particulate matter // Analysis of marine ecosystems. L.: Acad. press, 1981. P. 343–357.

Evseev G.A. Ecology of coral boring bivalve Lithophaga // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 661–663.

Fadallah Y.H. Reproduction and larval biology of corals // Coral Reefs. 1983. Vol. 2. P. 129–150.

Fadallah Y.H., Karlson R.H., Sebens K.P. Sexual reproduction of zoanthids // Bull. Mar. Sci. 1984. Vol. 35. P. 80–89.

Fairbridge R.W. Recent and Pleistocene coral reef of Australia // J. Geol. 1950. Vol. 58. P. 330–401.

Fairbridge R.W. Wold sea level and climatic changes // Quarternaria. 1962. Vol. 6. P. 111–133.

Fairbridge R.W. Coral reefs of Australian region // Landform studies from Australia and New Guinea. Canberra, 1967. P. 386–417.

Falkowski P.G., Dubinsky Z. Light-shade adaptation of coral Stylophora // Nature. 1981. Vol. 289. P. 172–174.

Falkowsky P.G. et al. Light and bioenergetics of a symbiotic coral // BioScience. 1984. Vol. 34. P. 705–709.

Fankboner P.W. Intracellular digestion of zooxanthellae in Tridacna // Biol. Bull. 1971. Vol. 141. P. 222–234.

Fankboner P.W. Accumulation of dissolved carbon by soitary coral Balanophylla // Coelenterate biology. N.Y.: Plenum press, 1976. P. 111–116.

Fanning K.A., Garder K.L., Betzer P.R. Sediment resuspension and nutrients recycling on the ocean margins // Deep-Sea Res. 1982. Vol. 29. P. 953–965.

Farran G.P. The seasonal and vertical distribution of copepods // Sci. Rep. Great Barrier Reef. 1949. Vol. 1. P. 291–312.

Farrant P. Reproduction in temperate soft coral Capnella // PCRC-5. 1985. Vol. 4. P. 319–325.

Fauchald K. Review of Polychaete of Indo-Pacific coral reefs // Micronesica. 1974. Vol. 12. P. 163–167.

Fauchald K., Jumars P.A. The diet of polychaete worms // Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. 1979. Vol. 17. P. 193–284.

Faure G. Morphology and bionomy of the coral reefs in Rodriguez Island // PCRS-2. 1974. Vol. 2. P. 161–172.

Faure G. et al. Sur un phenomene de mortalite massive des madreporaries de l'ile Mayotte // C.r. Acad. sci. D. 1984. Vol. 299. P. 637–642.

Feder H.M. Cleaning symbiosis in marine environments // Symbiosis. N.Y.: Acad. press. 1966. Vol. 1. P. 327–380.

Fenchel T. Ciliated protozoa in benthic ecosystem // Ophelia. 1969. Vol. 6. P. 182.

Ferraris J.D. Surface zooplankton at Carrie Bow Cay, Belize // The Atlantic Barrier Reef Belize. Wash. (D.C.), 1982. P. 143–151.

Finks R.M. The evolution and ecological history of sponges during Paleozoic time // Symp. Zool. Soc. London. 1970. Vol. 25. P. 3–25.

Finks R.M., Hill D. Porifera and Archaeocyathidae // Ibid. 1967. Vol. 16. P. 333–345.

Finshelson L. Protogynous sex reversal in fish Anthias // Nature. 1970a. Vol. 227. P. 90–91.

Finshelson L. Non-scleractinian anthozoans of shallow waters of the Red Sea // Mar. Biol. 1970b. Vol. 6. P. 106–116.

Finshelson L. Phenomena influencing coral-species composition in the reefs of Eilat // Ibid. 1973a. Vol. 19. P. 183–196.

Finshelson L. Ecology of coral reefs influenced by pollution // Oecologia. 1973b. Vol. 12. P. 55–67.

Finshelson L. Ecology of Red Sea crinoids // Mar. Biol. 1974. Vol. 26. P. 183–192.

Fisk D.A. Sediment shedding and feeding in two sediment-dwelling corals // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 21–26.

Fisk D.A. Free living corals // Mar. Biol. 1983. Vol. 74. P. 287–294.

Fisk D.A., Done T.J. Bleaching in corals of Myrmidon reef // PCRC-5. 1985. Vol. 6. P. 149–155.

Fitt W.K., Trench R.K. Infection of coelenterats with symbiotic dinoflagellates // Endocytobiology. B.: De Gruyter, 1980. P. 675–680.

Fletcher M., Marshall K.C. Solid surface and aquatic bacteria // Adv. Microb. Ecol. 1982. Vol. 6. P. 199–235.

Flood P.G., Orme G.R. A sedimentation model for platform reefs of GBR // PCRS-3. 1977. Vol. 2. P. 111–117.

Fontaine A.R. Feeding mechanisms of ophiuroid Ophiocoma nigra // J. Mar. Biol. Assoc. UK. 1965. Vol. 45. P. 373–385.

Fontaine M. et al. Riboflavin contents in corals // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 75–80.

Ford W.L. Radiological and salinity relationships in waters at Bikini atoll // Trans. Amer. Geophys. Union. 1949. Vol. 30. P. 46–52.

Forsberg F.R. Coral island vegetation // Biology and geology of coral reefs / Ed. O. Jones. R. Endean. N.Y.: Acad. press, 1976. Vol. 4. P. 256–280.

Fortes M.D. Community structure and productivity of microphytic algae in Phillippine reefs // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 393–398.

Foster A.B. Phenotypic plasticity in corals Montastrea and Siderastrea // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1979. Vol. 39. P. 25–54.

Foster A.B. Environmental variations in morphology of Carribbean corals Montastrea and Siderastrea // Bull. Mar. Sci. 1980. Vol. 30. P. 678–709.

Fraizier A. et al. Pollution of Tahiti lagoon // PCRC-5. 1985. Vol. 6. P. 445–452.

Frankel E. Previous Acanthaster aggregations in GBR // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 201–206.

Franziskett L. Atrophy of hermatypic corals maintained in dark // Intern. Rev. Ges. Hydrobiol. 1970. Vol. 55. P. 1–12.

Freudenthal H.D. Symbiodinium, a zooxanthella: taxonomy, life cycle and morphology // J. Protozool. 1962. Vol. 9. P. 45–52.

Fricke H.W. Behaviour as part of ecological adaptation // Helgoland. Wiss. Meeresuntersuch. 1973. Bd. 24. S. 120–144.

Fricke H.W., Hottinger L. Coral bioherms below the euphotic zone in the Red Sea // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1983. Vol. 11. P. 113–117.

Fricke H.W., Meischner D. Depth limited of Bermudan Scleractinian corals // Mar. Biol. 1985. Vol. 88. P. 175–185.

Fricke H.W., Schuhmacher H. The depth limits of Red Sea stony corals // Mar. Ecol. 1983. Vol. 4. P. 163–194.

Fricke H.W., Vareshi E. A scleractinian coral Plerogyra with photosynthetic organs // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1982. Vol. 7. P. 273–278.

Friedman G.M. The making and unmaking of lime stones // J. Sediment. Petrol. 1975. Vol. 45. P. 379–398.

Frith C.A. Windward reef circulation on Davies reef, GBR // Proc. GBR conf. Townsville, 1983. P. 435–440.

Frost S.H. Cenozoic reef systems of Caribbean // Reefs and related carbonates. Tulsa (Okla), 1977. P. 93–110.

Fry W.G. The evolution of sponges during Paleozoic time // Symp. Zool. Soc. London. 1970. Vol. 25. P. 3–22.

Frydl P., Stearn C.W. Rate of bioerosion by parrot fish in Barbados // J. Sediment. Petrol. 1978. Vol. 48. P. 1149–1158.

Futterer D.K. Boring sponge Cliona production fine grained carbonate material // Ibid. 1974. Vol. 44. P. 79–84.

Gallagher B.S. et al. Tides and currents in Fanning Atoll lagoon // Pacif. Sci. 1971. Vol. 25. P. 191–205.

Galzin R. Effects of dredjing on fish fauna // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 115–121.

Gardiner J.S. The Maldive and Laccadive groups of coral reefs of Indian Ocean // The fauna and geography of Maldive and Laccadine Archipelagos. London, 1903. Vol. 1. P. III.

Garrett P., Ducklow H.W. Coral disease in Bermuda // Nature. 1975. Vol. 253. P. 349–350.

Garrett P. et al. Ecology and sediments of two Bermuda patch reefs // J. Geol. 1971. Vol. 79. P. 647–668.

Gattuso J.P. Features of depth on coral Stylopora // PCRS-5. 1985. Vol. 6. P. 95–100.

Geddes P. The yellow cells of radiolarians and coelenterates // Proc. Roy. Soc. Edinburgh, 1882. Vol. 11. P. 377–396.

Geer J.E., Kjerfve B. Water Currents adjacent to Carry Bow, Belize // Smithsonian Contrib. Mar. Sci. 1982. N 12. P. 321–330.

Geister J. Influence of wave exposure on zonation of Carribbean coral reefs // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 23–29.

George R.W. Rock lobster in Indo-Pacific // PCRS-2. 1974. Vol. 2. P. 321–324.

Gerber R., Marshall N. Reef pseudoplankton in lagoon tropic system // PCRS-2. 1974a. Vol. 1. P. 105–107.

Gerber R., Marshall N. Ingestion of detritus by pelagic community at Eniwetok Atoll // Limnol. and Oceanogr. 1974b. Vol. 19. P. 815–824.

Gerhardt D.J. Prostaglandin A_2 an agent of chemical defense of gorgonian Plexaura // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1984. Vol. 19. P. 181–187.

Gerhardt D.J. Prostaglandins in gorgonian Plexaura // PCRC-5. 1985. Vol. 6. P. 57–63.

Gerhardt D.J. Gorgonian-eating gastropod Cyphoma // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1986. Vol. 31. P. 255–263.

Gibbs P.E. Macrofauna of sand flats on low islands of GBR // Philos. Trans. Roy. Soc. London B. 1978. Vol. 284. P. 81–97.

Gibson R. Nemereteans of GBR // Zool. J. Linn. Soc. 1982. Vol. 75. P. 269–296.

Gill G.A., Coates A.G. Mobility, growth and substrate in some fossil and recent corals // Lethaia. 1977. Vol. 10. P. 119–134.

Gillhurst S.L. Hermit crab corallovore activity // PCRC-5. 1985. Vol. 5. P. 211–214.

Gilmartin M., Relevante N. The "island mass" effect on primary production of two Hawaiian islands // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1974. Vol. 16. P. 181–204.

Ginsburg R.N. Constituents particles in Florida carbonate sediments // Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol. 1956. Vol. 40. P. 2384–2427.

Ginsburg R.N. Geological and biological roles of cavities in coral reefs // Perspectives on coral reefs. Townsville, 1983. P. 148–152.

Ginsburg R.N., LowenstamH.A. The influence of marine bottom communities on deposition of sediments // J. Geol. 1958. Vol. 66. P. 310–318.

Gladfelter E.H., Monahan R.K., Gladfelter W.B. Growth rates of five reef coral // Bull. Mar. Sci. 1978. Vol. 28. P. 728–734.

Gladfelter W.B. Nishe overlap in the utilization of food and space in a quid of tropical reef fishes // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 589.

Gladfelter W.B. White band disease in Acropora palmata // Bull. Mar. Sci. 1982. Vol. 32. P. 639–643.

Gladfelter W.B., Ogden J.C., Gladfelter E.H. Similary and diversity among coral reef fish communities // Ecology 1980. Vol. 61. P. 1156–1168.

Glenn C., McManus J., Alino P. Foraminiferans of Apo reef // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 775–780.

Gli-Turnes S., Corredor J. Studies of photosynthetic pigments of zooxanthellae // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 51–54.

Glynn P.W. Aspects of ecology of coral reefs // Mar. Biol. 1973a. Vol. 20. P. 297–318.

Glynn P.W. Reef plankton community with evidence for depletion // Ibid. 1973b. Vol. 22. P. 1–23.

Glynn P.W. Mobile coralliths in the Gulf of Panama // PCRS-2. 1974. Vol. 2. P. 183–198.

Glynn P.W. Some determinants of coral community structure in the eastern Pacific // Ecol. Monogr. 1976. Vol. 46. P. 431–456.

Glynn P.W. Coral growth in upwelling and nonupwelling areas off coast of Panama // J. Mar. Res. 1977. Vol. 35. P. 567–585.

Glynn P.W. Acanthaster population regulation by a shrimp and worm // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 607–612.

Glynn P.W. "Bleaching" and death of corals on coast of Panama // Environ. Conserv. 1983a. Vol. 10. P. 149–154.

Glynn P.W. Crustacean symbionts and defence of corals // Coevolution. Chicago: Univ. press, 1983b. P. 111–178.

Glynn P.W. Coral mortality and 1982–83 El Nino warming effect // Environ. Conserv. 1984. Vol. 11. P. 133–146.

Glynn P.W., Stewart R.H. Distribution of coral reefs in Pearl islands and thermal condition // Limnol. and Oceanogr. 1973. Vol. 18. P. 367–379.

Glynn P.W., Stewart R.H., McCosker J.E. Pacific coral reefs of Panama // Geol. Rdsch. 1972. Vol. 61. P. 483–519.

Gohar H.A. Xeniidae of the Red Sea // Publ. Mar. Biol. Stn. Ghardaga. 1940. N 2. P. 25–118.

Gohar H.A. Biological studies of alcyonarian Clavularia hamra // Ibid. 1948. N 6. P. 3–33.

Gohar H.A., Soliman G.N. On the biology of three corallophilids // Ibid. 1963. N 2. P. 99–126.

Goldberg W.M. Octocoral communities off the Florida // Bull. Mar. Sci. 1973a. Vol. 23. P. 465–488.

Goldberg W.M. Salinity and temperature tolerances of some gorgonians from Florida // Caribb. J. Sci. 1973b. Vol. 13. P. 173–177.

Goldberg W.M., Hamilton R.D. The sexual cycle in Plexaura homomalla // Stud. Trop. Oceanogr. 1974. Vol. 12. P. 58–61.

Goldman B., Stroud G., Talbot F. Fish eggs and larvae over a coral reef // Proc. GBR conf. Townsville, 1983. P. 203–207.

Goldman B., Talbot F.H. Ecology of coral fishes // Biology and geology coral reefs / Ed. O. Jones, R. Endean. N.Y.: Acad. press, 1976. Vol. 3. P. 125–154.

Goldring W. Algal barrier reefs in the lower Ozarkian // N.Y. State Mus. Bull. 1938. Vol. 315. P. 5–75.

Gomez E. Degradation and pollution in coral reefs of S-E. Asia // Coral Reefs Newslett. 1981. Vol. 3. P. 28–32.

Gomez E.D. Coral reef research and management in the Pacific // Ocean Manag. 1982. Vol. 8. P. 281–295.

Gomez E.D., Alcala A.C. Survey of Philippine coral reefs using transect and quadrat methods // UNESCO Rep. Mar. Sci. 1984.N 21. P. 93–100.

Gomez E.D., Alcala A.C., San Diego A.C. Status of Philippine coral reefs // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 275–285.

Gordon D.C. Organic carbon budjet of Fanning Island lagoon // Pacif. Sci. 1971. Vol. 25. P. 222–227.

Gordon D.C., Fournier R.Y., Krasnick G.J. Note on the planktonic primary production in Fanning atoll lagoon // Ibid. 1971. Vol. 25. P. 228–233.

Gordon M.S., Kelley H.M. Primary productivity of an Hawaiian coral reef // Ecology. 1962. Vol. 43. P. 473–480.

Goreau N.J., Goreau T.J., Hayes R.M. Survivorship of planulae and juveniles of coral porites // Bull. Mar. Sci. 1981. Vol. 31. P. 424–435.

Goreau T.F. The physiology of skeleton formation in corals // Biol. Bull. 1959a. Vol. 116. P. 59–75.

Goreau T.F. The ecology of Jamaican reefs // Ecology. 1959b. Vol. 40. P. 67–90.

Goreau T.F. Relation of calcification to primary production in reef building organisms // The biology of hydra. Miami, 1961. P. 269–285.

Goreau T.F. Carbonate deposition by coralline algae and hermatypic corals // Ann. N.Y. Acad. Sci. 1963. Vol. 109. P. 127–167.

Goreau T.F. Predation of corals by starfish acanthaster // Bull. Sea Fish Res. Station. Haifa. 1964a. Vol. 35. P. 23–26.

Goreau T.F. Mass expulsion of zooxanthellae from Jamaican corals after hurricane // Science. 1964b. Vol. 145. P. 383–386.

Goreau T.F., Goreau N.J. The physiology of skeleton formation in corals // Biol. Bull. 1960a. Vol. 119. P. 416–427.

Goreau T.F., Goreau N.J. Distribution of labelled carbon in living corals with and without zooxanthellae // Science. 1960b. Vol. 131. P. 668–669.

Goreau T.F., Goreau N.J. The ecology of Jamaican coral reef // Bull. Mar. Sci. 1973. Vol. 23. P. 399–464.

Goreau T.F., Goreau N.J., Yonge C.M. Reef corals autotrophes of heterotrophes // Biol. Bull. 1971. Vol. 141. P. 247–260.

Goreau T.F., Goreau N.J., Yonge C.M. On the utilization of photosynthetic products form zooxanthellae // J. Zool. 1973. Vol. 169. P. 417–454.

Goreau T.F., Hartman W.D. Boring sponges as controlling factors in coral reefs // Mechanism of hard tissues destruction. Wash. (D.C.), 1963. P. 25–54.

Goreau T.F., Hartman W.D. Sponge: effect on the form of reef corals // Science. 1966. Vol. 151. P. 343–344.

Goreau T.F. et al. On feeding of Fungicava living in Fungiid corals // J. Zool. 1970. Vol. 160. P. 159–172.

Goreau T.F. et al. Ecology of Saipan reef and its predation by acanthaster // Bull. Mar. Sci. 1972. Vol. 22. P. 113–152.

Goreau T.F., Land L.S. Fore reef morphology and depositional processes, North Jamaica // Reefs in time and space. Tulsa (Okla), 1974. P. 77–90.

Goreau T.F., Philpott D.E. Study of flagellated epithelia in madreporarian corals // Exp. Cell Res. 1956. Vol. 10. P. 552–556.

Goreau T.F., Yonge C.M. Coral community on muddy sand // Nature. 1968. Vol. 217. P. 421–423.

Gosline W.A. Fanning Island inshore fishes // Pacif. Sci. 1971. Vol. 25. P. 282–287.

Goswami S.C. Production and zooplankton structure in Kawaratti atoll // Ind. J. Mar. Res. 1983. Vol. 12. P. 31–35.

Gottfried M., Roman M.R. Ingestion and incorporation of coral-mucus detritus by reef zooplankton // Mar. Biol. 1983. Vol. 72. P. 211–218.

Grasshoff M. Gorgonaria aus den Riffen von Eilat // Senckenberg. biol. 1976. Vol. 57. P. 155–165.

Grassle J.F. Variety in coral reef communities // Biology and geology of coral reefs / Ed. O. Jones, R. Endean. N.Y.: Acad. press, 1973. Vol. 2. P. 247–269.

Graus R.R., MacIntyre J.G. Light control of growth form in corals: computer simulation // Science. 1976. Vol. 193. P. 895–897.

Graus R.R., Macintyre J.G., Herchenroder B.E. Computer simulation of hurricane disruption and reef zonation // Coral Reefs. 1984. Vol. 3. P. 59–68.

Gravier C. Le laboratorie de biologie tropicale Tortugas, Floride // Rev. gen. sci. 1913. Vol. 24. P. 15–21.

Greenfield D.W., Greenfield T.A. Resource partitioning between two species of Acanthemblemaria // Smithsonian Contrib. Mar. Sci. 1982. N 12. P. 499–507.

Greenway M. The grazing of Thalassia in Kingston harbour // Aquat. Bot. 1976. Vol. 2. P. 117–126.

Grelet Y. Meyobenthos and nematods of the Gulf of Aquaba // PCRC-5. 1985. Vol. 5. P. 251–256.

Gribb A.-B. The algae of GBR // Biology and geology of coral reefs / Ed. O. Jones, R. Endean. N.Y.: Acad. press, 1973. Vol. 2. P. 47–75.

Griffiths D.J. Photosynthetic activity of phytoplankton in the reef waters // Austral. J. Plant Physiol. 1976. Vol. 3. P. 53–56.

Grigg R.W. Ecological studies of black corals in Hawaii // Pacif. Sci. 1965. Vol. 19. P. 244–260.

Grigg R.W. Orientation and growth of sea fans // Limnol. and Oceanogr. 1972. Vol. 17. P. 185–192.

Grigg R.W. Population dynamics of two gorgonian corals // Ecology. 1977. Vol. 58. P. 278–290.

Grigg R.W. Coral reef resources management in Hawaii // PCRS-4. 1981a. Vol. 1. P. 243–246.

Grigg R.W. Reef development and community structure of Hawaiian coral reefs // Bull. Mar. Sci. 1981b. Vol. 31. P. 809.

Grigg R.W. Darwin's point: a treshhold for atoll formation // Coral Reefs. 1982. Vol. 1. P. 29–34.

Grigg R.W. Community structure succession and development of coral reef in Hawaii // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1983. Vol. 11. P. 1–14.

Grigg R.W. Resource management of precious corals // Mar. Ecol. 1984. Vol. 5. P. 57–73.

Grigg R.W., Maragas J.E. Recolonization of corals on lava in Hawaii // Ecology. 1974. Vol. 55. P. 387–395.

Grigg R.W., Polovina J.J., Atkinson M.J. Model of a coral reef ecosystem. 3. Resource limitation, community regulation, fischeries yield and resource management // Coral Reefs. 1984. Vol. 3. P. 23–27.

Gygi R.A. A parrotfish as a major sediment produced of Bermuda reefs // Eclog. geol. helv. 1975. Vol. 68. P. 327–359.

Hadfield M.C. Molluscs associated with living tropical corals // Micronesica. 1976. Vol. 12. P. 133–148.

Hadfield M.C. et al. Vermetidae of Hawaii // Mar. Biol. 1972. Vol. 11. P. 12–22.

Haig J. Decapods of Pacific coral reefs // Micronesica. 1976. Vol. 12. P. 183–185.

Halldall P. Photosynthetic spectra of endozoic algae of the coral Favia // Biol. Bull. 1968. Vol. 134. P. 411–424.

Hammond L.S., Britles R.A., Reichelt R.E. Holothurians across the GBR // PCRC-5. 1985. Vol. 2. P. 285–297.

Hamner W.M., Carleton J.H. Copepod swarms in coral ecology // Limnol. and Oceanogr. 1979. Vol. 24. P. 1–14.

Hamner W.M., Hauri I.K. Water flow and plankton patterns around a reef in GBR lagoon // Ibid. 1981. Vol. 26. P. 1084–1112.

Hanson R.B. Pelagic Sargassum community metabolism // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1977. Vol. 29. P. 107–119.

Hanson R.B., Gundersen K. Influence of sewages on nitrogen cycle in coral reefs of Kaneohe Bay, Hawaii // Appl. Environ. Microb. 1976. Vol. 31. P. 942–948.

Hargraves P.E. Plankton diatoms from Carrie Bow Cay, Belize // The Atlantic Barrier Reef Belize. Wash. (D.C.), 1982. P. 153–165.

Harmelin-Vivien M.L. Distribution of fishes on outer slope of Tulear Reef // PCRS-3. 1977. P. 289–295.

Harmilin-Vivien M.L. Tropic relationships of reef fishes in Tulear (Madagascar) // Oceanol. acta. 1981. Vol. 4. P. 365–376.

Harmelin-Vivien M.L., Bouchon-Navaro Y. Trophic relationships among chaetodontid fishes in Gulf of Agaba // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 537–542.

Harrigan J.F. Behaviour of planula larva of coral Pocillopora // Amer. Zool. 1972. Vol. 12. P. 723–726.

Harriott V.J. Reproductive strategies and seasonality in four scleractinian species of Lizard Island // Coral Reefs. 1982. Vol. 2. P. 9–19.

Harriott V.J. Population dynamics in a scleractinian community // Abstr. Ann. Sci. Meet. Austral. Coral Reef Soc. Brisbane, 1983. P. 13.

Harriott V.J. Mortality and bleaching of corals // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1985. Vol. 21. P. 81–88.

Harris L.G. Life history of coral eating nudibranchs Phestilla // Biol. Bull. 1975. Vol. 149. P. 539–550.

Harrison J.T. Metabolism of interreef sediment communities // Ecology of deep and shallow coral reefs. Davies, 1983. Vol. 1. P. 145–150.

Harrison P.L. Sexual characteristics of scleractinian corals // PCRC-5. 1985. Vol. 4. P. 337–342.

Harrison P.L. et al. On the sexual reproduction in tropical reef corals // Proc. GBR conf. Townsville, 1983. P. 217–219.

Harrison P.L. et al. Mass spawning of tropical reef corals // Science. 1984. Vol. 223. P. 1186–1189.

Hartman W.D. Sponges as reef builders and shapers // Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol. 1977. Vol. 4. P. 127–134.

Hartman W.D., Goreau T.F. Jamaican coralline sponges // Symp. Zool. Soc. London. 1970. Vol. 25. P. 205–243.

Hartmann G. Ostracoda des Roten Meers // Kiel. Meeresforsch. 1964. Bd. 20. S. 35–117.

Hartog J.C. Sweeper tentacles of Montastrea cavernosa // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 463–469.

Harvey N.P., Davies P.J., Marshall J.F. Seismic refraction study of reef growth // Austral. J. Geol. and Geophys. 1979. Vol. 4. P. 141–147.

Hashimoto Y., Fusetani N. Toxic algae on coral reefs // Proc. 7th Intern. Seaweed symp. Sect. IV. Tokyo: Univ. press, 1972. P. 569–572.

Hashimoto Y. et al. Aluterina toxin of filefish Alatera, originating from a Zoantharian // Bull. Jap. Soc. Sish. 1969. Vol. 35. P. 1086–1096.

Hastings R.W. Fish fauna of oil drilling platforms // Fish. Bull. 1976. Vol. 74. P. 387–402.

Hatcher A.I. Coral reef structure and nitrogen dynamics // PCRC-5. 1985. Vol. 3. P. 407–413.

Hatcher A.I., Hatcher B.Y. Seasonal and spatial variation in DOM in One Tree Reef lagoon // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 419–424.

Hatcher B.G. Interaction between grazing organisms and epilithic reef algal community // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 515–520.

Hatcher B.G. Grazing in coral reef ecosystems // Perspectives on coral reefs. Townsville, 1983a. P. 164–172.

Hatcher B.G. Detritus in metabolism and secondary production of coral reef ecosystems // Proc. GBR. conf. Townsville, 1983b. P. 317–327.

Hatcher B.G., Rimmer D.W. Role of grazing in controlling of benthic community structure // PCRC-4. 1985. Vol. 6. P. 229–236.

Hawkins C.M., Lewis J.B. Benthic primary production of a fringing coral reef in Barbados // Aquat. Bot. 1982. Vol. 12. P. 355–363.

Heck K.L., McCoy E.D. Long distance dispersal and reef building corals of the eastern Pacific // Mar. Biol. 1978. Vol. 48. P. 349–356.

Heckel P.H. Carbonate buildups in the geologic record // Reefs in time and space. Tulsa (Okla), 1974. P. 90–154.

Hedley R.H. Biology of Foraminifera // Intern. Rev. Gen. and Exp. Zool. 1964. Vol. 1. P. 1–45.

Hein F.J., Risk M.J. Bioerosion of coral heads // Bull. Mar. Sci. 1975. Vol. 25. P. 133–138.

Helfman G.S. Patterns of community structure in fishes // Environ. Biol. Fish. 1978. Vol. 3. P. 129–149.

Helsinga G.A. Growth of Trochus niloticus // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 39–45.

Helsinga G.A., Hillman A. Culture of snail Trochus niloticus // Aquaculture. 1981. Vol. 22. P. 35–42.

Helsinga G.A. et al. Mass culture of Tridacna in Palau // Ibid. 1984. Vol. 39. P. 197–215.

Henderson B.S. In situ and microcosm studies of diel metabolism of reef flat communities // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 678–686.

Hentig R.T. Plankton distribution // Scientists in the sea / Ed. J. Miller. Wash. (D.C.), 1971. P. 279–284.

Herberts C. Contribution à l'étude écologique de quelques zoanthaires // Mar. Biol. 1972. Vol. 13. P. 127–136.

Hernandez M.L., Roberts M.M., Rouse L.J. Hurricane generated boulder rampart formation // PCRS-3. 1977. Vol. 2. P. 71–78.

Herriott A.B., Immerman F.W. Endoparasitic copepods in stony corals // Crustaceana. 1979. Vol. 36. P. 166–172.

Heyward A.J., Badcock R.C. Self and crossfertilisation in scleractinian corals // Mar. Biol. 1986. Vol. 90. P. 191–195.

Heyward A.J., Collins J.D. Fragmentation in Montipora ramosa // Coral Reefs. 1985. Vol. 4. P. 35–40.

Hiatt R., Strasburg D. Ecology of reef fish fauna of Marshall Island // Ecol. Monogr. 1960. Vol. 30. P. 65–127.

Hickel W. Seston composition in the Great Lameshur Bay // Scientists in the sea / Ed. J. Miller. Wash. (D.C.), 1972. P. 275–279.

Hickson S.J. Feeding of soft coral Alcyonium digitatum // Quart. J. Microsc. Sci. 1895. Vol. 37. P. 343–348.

Hidaka M., Yamazato K. Intraspecific interactions in coral Galaxea fascicularis // Coral Reefs. 1984. Vol. 3. P. 77–85.

Highsmith R.C. Coral growth rate and environmental control of density banging // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1979. Vol. 37. P. 105–125.

Highsmith R.C. Asexual reproduction in Porites lutea // Ibid. 1980. Vol. 47. P. 55–67.

Highsmith R.C. Reproduction by fragmentation in corals // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1982. Vol. 7. P. 207–226.

Highsmith R.C., Riggs A.C., D'Antonio M.D. Survival of hurricanegenerated coral fragments and a disturbance model of reef calcification growth rates // Oecologia. 1980. Vol. 46. P. 322–329.

Hill D. Rugosa // Treatise on invertebrate paleontology. Lawrence, 1956. Pt. F. P. 232–323.

Hill D. Archeocyatha // Ibid. Lawrence, 1972. Pt E. P. 1–158.

Hill D., Stumm E. Tabulata // Ibid. 1956. Pt F. P. 444–479.

Hillis-Colinvaux L. Productivity of reef alga Halimeda // PCRS-2. 1974. Vol. 1. P. 35–42.

Hillis-Colinvaux L. Ecology and taxonomy of Halimeda // Adv. Mar. Biol. 1980. Vol. 17. P. 1–327.

Hirshfield H., Charmatz R., Nelson L. Foraminifera from Enivetok atoll // J. Protozool. 1968. Vol. 15. P. 497–502.

Hixon M.A. Coral reef community structure and function // Ecology of deep and shallow coral reefs. Wash. (D.C.), 1985. Vol. 1. P. 27–33.

Hixon M.A., Brostoff W.N. Fish grazing and community structure of Hawaiian reef algae // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 507–511.

Hobson E.S. Diurnal activity of some inshore fishes in the Gulf of California // Copeia. 1965. P. 291–302.

Hobson E.S. On cleaning symbiosis in fishes // Pacif. Sci. 1969. Vol. 23. P. 35–39.

Hobson E.S. Activity of reef fishes during tansitions between daylight and dackness // Fish. Bull. US. 1972. Vol. 70. P. 715–740.

Hobson E.S. Diel feeding migrations in tropical reef fishes // Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch. 1973. Bd. 24. S. 361–370.

Hobson E.S. Feeding of coral reef fishes in Kona, Hawaii // Fish. Bull. US. 1974. Vol. 72. P. 915–1031.

Hobson E.S. Feeding patterns among tropical reef fishes // Amer. Sci. 1975. Vol. 63. P. 382–392.

Hobson E.S., Chess J.R. Trophic relationships among fishes and plankton in lagoon of Enivetak Atoll // Fish. Bull. US. 1978. Vol. 76. P. 133–153.

Hobson E.S., Chess J.R. Zooplankton emerging from lagoon's floor at night at Midway Atoll // Ibid. 1979. Vol. 77. P. 275–280.

Hoffman P. Proterozoic carbonate reef complex // Abstr. VIII Intern. sedimentol. congr. Heideberg, 1971. P. 42–44.

Hopley D. Morphological classifications of shelf reefs // Perspectives on coral reefs. Townsville, 1983. P. 180–196.

Hopley D. et al. Holocene–Pleistocene boundary in Hayman Island reef // Search. 1978. Vol. 9. P. 323–325.

Horridge G.A. Coordination of protectine reaction of coral polyps // Philos. Trans. Roy. Soc. London B. 1956. Vol. 240. P. 495–529.

Hoskin C.M. Coral pinnacle sedimentation, Alcaran reef lagoon, Mexico // J. Sediment. Petrol. 1966. Vol. 36. P. 1058–1074.

Hotchkiss F.H. Ophiuroidea from Carrie Bow Cay, Belize // Atlantic Barrier Reef Belize. Wash. (D.C.), 1982. P. 261–280.

Howe M.A. Eocene marine algae (Lithothamnieae) // Bull. Geol. Soc. Amer. 1934. Vol. 45. P. 507–518.

Hubbard D.K. et al. Fate of detritus in basin of St. Crois, Virgine Islands // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 382–387.

Hubbard D.K., Sadd J.L., Roberts H.H. Role of physical factors in controlling sediment transport on St. Croix // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 399–404.

Hubbard J.A. Diaseris distoria an "acrobatic" coral // Nature. 1972. Vol. 236. P. 457–459.

Hubbard J.A. Sediment shifting by colonial corals // Animal colonies. Pennsylvania, Dowden Inc., 1973. P. 31–42.

Hubbard J.A. Scleractinian corals behaviour and currents // PCRS-2. 1974. Vol. 2. P. 107–126.

Hubbard J.A., Pocock G.P. Sediment rejection by corals // Geol. Rdsch. 1972. Vol. 61. P. 598–626.

Hudson J.H. Long-term bioerosion rates on a Florida reef // PCRS-3. 1977. Vol. 2. P. 491–497.

Hudson J.H. Response of Montastrea annularis to environmental change // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 233–240.

Hudson J.H., Shinn E.A., Robbin D.M. Effects of oil drilling on Philippine reef coral // Bull. Mar. Sci. 1982. Vol. 32. P. 890–908.

Hudson R.C. Behaviour of Gobi signigobius biocellatus and its burrowing behaviour // Ztschr. Tierpsychol. 1977. Bd. 43. S. 214–220.

Huges R.N. Evolutionary ecology of colonial reef organisms // Biol. J. Linn. Soc. London. 1983. Vol. 20. P. 39–58.

Hughes T.P., Jackson J.B.C. Do corals lie about their ages? // Science. 1980. Vol. 209. P. 713–715.

Human damage to coral reefs // UNESCO Rep. Mar. Sci. 1986. N 140. P. 176.

Huntsman G.R. Biological bases of reef fishery // Proc. Gulf Carribb. Fish Inst. 1980. N 32.

Huston M. Variation in coral growth rates with depth at Discovery Bay, Jamaica // Coral Reefs. 1985. Vol. 4. P. 19–25.

Hutchings P.A. Distribution of invertebrates of coral reefs // PCRS-2. 1974. Vol. 1. P. 285–296.

Hutchings P.A. Polychaete recruitment onto dead corals // Bull. Mar. Sci. 1981. Vol. 31. P. 410–423.

Hutchings P.A. Cryprofauna of coral reefs // Perspectives on coral reefs. Townsville, 1983. P. 200–205.

Hutchings P.A. Recruitment of polychaetes in GBR // PCRC-5. 1985. Vol. 5. P. 245–250.

Hutchings P.A., Weate P.B. Techniques of acid dissolution of coral rock to extract cryptolithic fauna // Austral. Zool. 1978. Vol. 19. P. 315–319.

Ikeda T. et al. Ammonia and phosphate excretion by zooplankton from inshore waters of the GBR // Austral. J. Mar. and Freshwater Res. 1982. Vol. 33. P. 55–70.

Isdale P. Geographical patterns in coral growth rates in GBR province // Proc. GBR conf. Townsville, 1983. P. 327–330.

Isdale P.J. Fluorescent bands in massive corals record centuries of coastal rainfall // Nature. 1984. Vol. 310. P. 578–579.

Jaap W.C. Zooxanthellae expulsion at Florida reefs // Bull. Mar. Sci. 1979. Vol. 29. P. 414–422.

Jaap W.C. Zooxanthellae expultion in 1983 in Florida reefs // PCRC-5. 1985. Vol. 6. P. 143–148.

Jackson J.B. Competition on marine hard substrata // Amer. Natur. 1977. Vol. 111. P. 743–767.

Jackson J.B. Ecology of criptic coral reef bryozoa // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1984. Vol. 75. P. 37–57.

Jackson J.B., Buss L. Allelopathy and competition among reef invertebrates // Proc. Nat. Acad. Sci. US. 1975. Vol. 72. P. 5160–5163.

Jamieson B. Oligochaeta from Heron reef // Zool. J. Linn. Soc. 1977. Vol. 61. P. 329–349.

Jaubert J. Light, metabolism and growth forms of coral Synarea convexa // PCRS-3. 1977a. Vol. 1. P. 489–494.

Jaubert J. Light, metabolism and distribution of Tridacna maxima in Takapoto atoll // PCRS-3. 1977b. Vol. 1. P. 502–507.

Jaubert J. Lignt dependent growth forms of Caulerpa urwilliana // PCRS-4. 1981a. Vol. 2. P. 425–429.

Jaubert J. Variations of the shape and of chlorophyll concentration of coral Synarea convexa and its adaptation // PCRS-4. 1981b. Vol. 2. P. 55–58.

Jeffrey S.W. Photosynthetic pigments of phytoplankton of some coral reef waters // Limnol. and Oceanogr. 1968. Vol. 12. P. 189–195.

Johannes R.E. Ecology of organic aggregates in the vicinity of a coral reef // Limnol. and Oceanogr. 1967. Vol. 12. P. 189–195.

Johannes R.E. Coral reefs and pollution // FAO Techn. conf. on mar. pollution. Rome, 1970. P. 1–15.
Johannes R.E. Some roles of detritus in the energy flux and nutrients in coral reef communities // Mem. Ist. ital. idrobiol. 1972a. Vol. 29, suppl. P. 525–527.
Johannes R.E. Oil damages coral exposed to air // Pollut. Bull. 1972b. Vol. 3. P. 29–30.
Johannes R.E. Sources of nutritional energy for reef corals // PCRS-2. 1974. Vol. 1. P. 133–137.
Johannes R.E. Pollution and degradation of coral reefs // Trop. Mar. pollut. 1975. Vol. 12. P. 13–51.
Johannes R.E. Coral reefs // Coastal ecosystem namagement. N.Y.: Wiley, 1977a. P. 593–595.
Johannes R.E. Traditional law of the sea in Micronesia // Micronesica. 1977b. Vol. 13. P. 121–127.
Johannes R.E. Traditional marine conservation methods in Oceania // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1978a. Vol. 9. P. 349–369.
Johannes R.E. Reproductive strategy of coastal fishes in tropics // Environ. Biol. Fish. 1978b. Vol. 3. P. 65–84.
Johannes R.E. Ecological significance of submarine discharge of ground-water // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1980. Vol. 3. P. 365–373.
Johannes R.E. Words of the lagoon. Berkeley: Univ. Cal. press, 1981a. 245 p.
Johannes R.E. Working with fishermen to improve reef fisheries // Bull. Mar. Sci. 1981b. Vol. 31. P. 673–680.
Johannes R.E. Traditional conservation methods in Oceania // AMBIO. 1982. Vol. 11. P. 258–261.
Johannes R.E., Coles S.L., Kuenzel N.T. Zooplankton in the nutrition of some corals // Limnol. and Oceanogr. 1970. Vol. 15. P. 579–586.
Johannes R.E., Coward S.J., Webb K.L. Are dissolved aminoacids an energy source for marine invertebrates // Comp. Biochem. and Physiol. 1969. Vol. 29. P. 283–288.
Johannes R.E., Gerber R. Import and export of net plankton by an Enivetok coral reef community // PCRS-2. 1974. Vol. 1. P. 97–104.
Johannes R.E., Maragos J., Coles S.L. Oil damages corals exposed to air // Mar. Pollut. Bull. 1972. Vol. 3. P. 29–30.
Johannes R.E., Tepley L. Examination of feeding of coral Porites lobata in situ // PCRS-2. 1974. Vol. 1. P. 127–132.
Johannes R.E. Wiebe W.J. Method for determination of coral tissue biomass and composition // Limnol. and Oceanogr. 1970. Vol. 15. P. 822–824.
Johannes R.E., Wiebe W.J., Crossland C.J. Three patterns of nutrient flux in a coral reef community // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1983. Vol. 12. P. 131–136.
Johannes R.E. et al. The metabolism of some coral reef communities at Enivetok // BioScience. 1972. Vol. 22. P. 541–543.
Johannes R.E. et al. Latitudinal limits of coral reef growth // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1983. Vol. 11. P. 105–111.
John B.E. Heavy metals in the sceletal carbonate of scleractinian corals // PCRS-2. 1974. Vol. 2. P. 461–469.
Johnson B.D., Cooke R.C. Organic particle resulting from dissolution of bubbles in seawater // Limnol. and Oceanogr. 1980. Vol. 25. P. 653–661.
Johnson M.W. Zooplankton as an index of water exchange between Bikini lagoon and open sea // Trans. Amer. Geophys. Union. 1949. Vol. 30. P. 238–244.
Johnson M.W. Plankton of Northern Marshall Islands // US Geol. Surv. Prof. Pap. 1954. Vol. 200-E. P. 301–311.
Johnson P.W., Sieburth J.Mc.N. Chroococcoid cyanobacteria in the sea // Limnol. and Oceanogr. 1979. Vol. 24. P. 928–935.
Johnston I.S. Structural organic matrix in sceleton of corals // Scanning electron microscopy. Chicago, 1979. Pt 2. P. 421–431.
Jokiel P.L. Effects of water motion on reef corals // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1978. Vol. 38. P. 87–97.
Jokiel P.L. Long distance dispersal of corals by rafting // Coral Reefs. 1984. Vol. 3. P. 113–116.
Jokiel P.L. Lunar periodicity of planula release in the reef coral Pocillopora // PCRC-5. 1985. Vol. 4. P. 307–312.
Jokiel P.L., Coles S.L. Effects of heated effluents on corals // Pacif. Sci. 1974. Vol. 28. P. 1–18.
Jokiel P.L., Coles S.L. Effects of temperature on coral mortality // Mar. Biol. 1977. Vol. 43. P. 201–208.
Jokiel P.L., Ito R.Y., Liu P.M. Night irradiance and synchronisation of lunar release of planula in coral Pocillopora // Ibid. 1985. Vol. 88. P. 167–174.
Jokiel P.L., Maragos J.E., Franzisket L. Coral growth – buoyant weight technique // Coral reef research methods. P.: UNESCO, 1978. P. 529–541.
Jokiel P.L., Morrissey J.J. Size and primary production in reef coral Pocillopora // Mar. Biol. 1986. Vol. 91. P. 15–26.
Jones A.R. Benthic crustaceans in sediments of Lizard Island // Coral Reefs. 1984. Vol. 3. P. 101–111.
Jones J.A. Ecological studies of Florida patch reefs // Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb. 1963. Vol. 13. P. 282–307.
Jones O., Endean R. Biology and geology of coral reefs. N.Y.: Acad. press, 1973–1977. Vol. 1–4.
Jones R.S. Ecological relationships in Hawaiian and Johnston Island Acanthuridae // Micronesica. 1968. Vol. 4. P. 309–361.

Jones R.S., Chase J.A. Community structure of fishes in Guam // Ibid. 1975. Vol. 11. P. 127–148.
Jorgensen C.B. Biology of filter feeding. L., 1967. 357 p.
Jupp D. Remote sensing use for management of GBR // Proc. GBR conf. Townsville, 1983. P. 509–516.
Kanwisher J.W., Wainwright S.A. Oxygen balance in some corals // Biol. Bull. 1967. Vol. 133. P. 378–390.
Karl D.M. DNA synthesis use for estimation of microbial growth and cell division in aquatic communities // Appl. Environ. Microbiol. 1981. Vol. 42. P. 802–810.
Karlson R.H. Alternative competition strategies in a disturbed habitat // Bull. Mar. Sci. 1980. Vol. 30. P. 894–900.
Karlson R.H. Reproductive patterns in Zoanthus spp. from Discovery Bay // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 699–704.
Karlson R.H. Monopolization of a spatial resourse by Zoanthus sociatus // Bull. Mar. Sci. 1983. Vol. 33. P. 118–131.
Karlson R.H., Jackson J.B. Competitive networks and community structure // Ecology. 1981. Vol. 62. P. 670–678.
Kaufman L. Damselfish effect on benthic biota of Caribbean // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 559–564.
Kawaguti S. On the oxygen exchanges of reef corals // Palao Trop. Biol. Stn. Stud. 1937. Vol. 1. P. 187–198.
Kawaguti S. Growth of coral Goniastrea // Ibid. 1941. Vol. 2. P. 309–317.
Kawaguti S. Heart cockle Corculum cardissa: asscociation with zooxanthellae // Pacif. Sci. 1950. Vol. 4. P. 43–49.
Kawaguti S. Ammonium metabolism in corals // Biol. J. Okayama Univ. 1953. Vol. 1. P. 171–176.
Kawaguti S. Electron microscopy of a soft coral Heteroxenia // Ibid. 1964a. Vol. 15. P. 25–35.
Kawaguti S. Electron microscopy of spicules and polyps of gorgonian Euplexaura // Ibid. 1964b. Vol. 10. P. 23–38.
Kawaguti S. Survival of coral Oulastrea in filtered water // Proc. Jap. Acad. Sci. 1965. Vol. 40. P. 832–840.
Kawaguti S. Algae sumbiotic with Echiurid worms // Aspects of biology of symbiosis. Baltimore: Univ. Park press, 1971. P. 265–273.
Kawaguti S., Sakamoto D. Effect of light on calcium deposition by corals // Bull. Oceanogr. Inst. Taiwan. 1948. Vol. 4. P. 65–70.
Kay A.M., Liddle M.J. Turist impact of reef corals. Brisbane: Griggith Univ. 1984. 180 p.
Kay E.A. Littoral molluscs of Fanning atoll // Pacif. Sci. 1971. Vol. 28. P. 247–255.
Kay E.A. Molluscan distribution patterns at Canton atoll // Atoll. Res. Bull. 1978. Vol. 221. P. 161–169.
Kay E.A., Switzer M.F. Molluscan distribution patterns in Fanning Island lagoon and seaward reef // Pacif. Sci. 1974. Vol. 28. P. 275–295.
Kelleher G.G. Research for coral management // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 231–236.
Kelleher G.G. Information needs for managing GBR Marine Park // Proc. GBR conf. Townsville, 1983. P. 43–60.
Kelleher G.G., Dutton J.M. Environmental effect of tourism on GBR // PCRC-5. 1985. Vol. 6. P. 525–530.
Kellog R.B., Patton J.S. Lipid droplets medium of energy exchange in anemone Condilactus // Mar. Biol. 1983. Vol. 75. P. 137–149.
Kenchington R.A. Large area survey of coral reefs // UNESCO Rep. Mar. Sci. 1984. N 21. P. 93–160.
Kenchington R.A., Pearson R. Acanthaster of GBR a situation report // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 597–603.
Kendall J.J. et al. Effects of drilling muds on coral Acropora // Bull. Mar. Sci. 1983. Vol. 33. P. 336–352.
Kendrick B. et al. Bioeroding fungi, isolated from live corals // Ibid. 1982. Vol. 32. P. 862–867.
Kensley B. Anthuridea (isopoda) of Belize // Atlantic Barrier Reef Belize. Wash. (D.C.), 1982. P. 236–240.
Kimmerer W.J., Walsh T.W. Tarawa atoll lagoon: circulation, nutrient fluxes and the impact of pollution // Micronesica. 1981. Vol. 17. P. 161–179.
Kimura S., Hashimoto Y., Yamazato K. Toxicity of zoanthid Palythoa tuberculosa // Toxicon. 1972. Vol. 10. P. 611–617.
Kinsey D.W. Community metabolism of a pseudoatoll at One Tree Island GBR // PCRS-1. 1972. P. 13–32.
Kinsey D.W. Seasonality and zonation in coral reef productivity and calcification // PCRS-3. 1977. Vol. 2. P. 383–388.
Kinsey D.W. Alkalinity changes and coral reef calcification // Limnol. and Oceanogr. 1978. Vol. 23. P. 989–991.
Kinsey D.W. Carbon turnover and accumulation by coral reefs: Ph.D. Thesis. Honolulu, 1979. 248 p.
Kinsey D.W. Coral reef primary production and carbon turnover // Perspectives on coral reefs. Townsville, 1983a. P. 209–218.
Kinsey D.W. Short term indicators of gross material flux in coral reefs // Proc. GBR conf. Townsville, 1983b. P. 333–339.
Kinsey D.W. Metabolism calcification and carbon production // PCRC-5. 1985. Vol. 4. P. 505–526.

Kinsey D.W., Davies P.J. Carbon turnover calcification and growth in coral reefs // Biogeochemical cycling of mineral forming elements. Amsterdam: Elecvier, 1979a. P. 131–162.

Kinsey D.W., Davies P.J. Effects of elevated N and P on coral reef growth // Limnol. and Oceanogr. 1979b. Vol. 24. P. 935–940.

Kinsey D.W., Domm A. Effects of fertilization on coral reef primary production // PCRS-2. 1974. Vol. 1. P. 49–66.

Kinsey D.W., Kinsey B.E. Diurnal changes in O_2 content in water over the reef at Heron Island // Austral. J. Mar. and Freshwater Res. 1967. Vol. 18. P. 23–31.

Kinsman D.J. Reef coral tolerance of high temperature and salinities // Nature. 1964. Vol. 202. P. 1280–1282.

Kinzie R.A. The ecology of gorgonians of Discovery Bay, Jamaica: Ph.D. Thesis. Yale, 1970. 130 p.

Kinzie R.A. Zonation of West Indian gorgonians // Bull. Mar. Sci. 1973. Vol. 23. P. 93–155.

Kinzie R.A. Experimental infection of aposymbiotic gorgonian polyps with zooxanthellae // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1974. Vol. 15. P. 335–345.

Kinzie R.A. The biology of Plexaura homomalla // Prostaglandins from Plexaura. Miami, 1974. P. 22–38.

Kirsteuer E. Nemeretean fauna in coral reef // PCRS-1. 1972. P. 363–367.

Kirtley D., Tanner W. Sabellariid worms: builders of a major reef types // J. Sediment. Petrol. 1968. Vol. 38. P. 73–78.

Kissling D.L., Taylor G.T. Habitat factor for reef dwelling ophiuroids // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 317–323.

Kjerfve B., Dinnel S.P. Hindcarst hurricane characteristics on the Belize Barrier Reef // Coral Reefs. 1983. Vol. 1. P. 205–217.

Kjerfve B., Rutzler K., Kierspe G.H. Tides at Carrie Bow Cay, Belize // Atlantic Barrier Reef Belize. Wash. (D.C.), 1982. P. 61–83.

Kleeman K.H. Lithophaga lithophaga in different limestone // Malacologia. 1973. Vol. 14. P. 345–347.

Kleeman K.H. Boring bivalves and their host corals from GBR // J. Mollusk Stud. 1980. Vol. 46. P. 13–54.

Klim D.J. Interaction between sea water and coral reefs in Kaneohe Bay, Hawaii // Hawaii Inst. Geophys. Techn. Rep. 1969. Vol. 16. P. 56.

Kobluk D.R., Risk M.J. Infestation of a carbonate substratum by a boring alga // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1977. Vol. 27. P. 107–115.

Kohn A.J. Microhabitats, abundance and food of Conus on atoll reefs // Ecology. 1968. Vol. 49. P. 1046–1062.

Kohn A.J. Adaptive radiation in shallow-water invertebrates of tropical oceanic islands // Limnol. and Oceanogr. 1971. Vol. 16. P. 332–348.

Kohn A.J., Helfrich P. Primary organic productivity of an Hawaiian coral reef // Ibid. 1957. Vol. 2. P. 241–251.

Kohn A.J., Levitien P.J. Effect of habitat complexity on population density and species abundance of Predatory gastropods // Oecologia. 1976. Vol. 25. P. 199–210.

Kohn A.J., Lloyd M.C. The diet of polychalfe worms // Intern. Rev. Ges. Hydrobiol. 1973. Vol. 58. P. 369–399.

Kohn A.J., White J.K. Polychaete annelids of reef limestone platform at Guam // Micronesica. 1977. Vol. 13. P. 199–215.

Kojis B.L. Sexual reproduction in Acropora species // Mar. Biol. 1986. Vol. 91. P. 291–309.

Kojis B.L., Quinn N.J. Sexual reproduction in some Faviids // Amer. Zool. 1980. Vol. 20. P. 819–825.

Kojis B.L., Quinn N.J. Sexual reproduction and larval development in coral Goniastrea australensis // Bull. Mar. Sci. 1981. Vol. 31. P. 558–573.

Kojis B.L., Quinn N.J. Fecundity of Acropora palifera // Coral Reefs. 1984. Vol. 3. P. 165–172.

Kojis B.L., Quinn N.J. Puberty in Goniastrea // PCRC-5. 1985. Vol. 4. P. 289–293.

Kott P. Didemnid algal symbioses // Micronesica. 1982. Vol. 18. P. 95–127.

Kott P., Parry D.L., Cox G. Procaryotic symbionts with acidians // Bull. Mar. Sci. 1984. Vol. 34. P. 308–312.

Kramer A. Ueber den Bau der Korallenriffe und die Planktonvertheibend. Kiel, 1987. 163 S.

Krasnov E.V. Biogeochemistry of reef corals relative to their growth // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 257–262.

Krebs W. Devonian carbonate complexes of central Europe // Reefs in time and space. Tulsa (Okla), 1974. P. 155–160.

Kropp R.K., Birkeland C. Comparison of crustacean associates of Pocillopora from a High Island and atoll // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 627–632.

Krupp D.S. Sexual reproduction and early development of soliary coral Fungia scutaria // Coral Reefs. 1983. Vol. 2. P. 159–164.

Kublik D.R., Risk M.J. Infestation of carbonate substratum by a boring alga // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1977. Vol. 27. P. 107–115.

Kühlmann D.H. The coral reefs of Cuba // Intern. Rev. Ges. Hydrobiol. B. 1974. Vol. 59. P. 305–325.

Kühlmann D.H. Korallenriffe vor Varacruz (Mexico) // Ibid. 1975. Vol. 60. P. 495–521.

Kühlmann D.H. Ecology of deep-water coral associations // Helgol. wiss. Meeresunters. 1983. Vol. 36. P. 183–204.

Kühlmann D.H. Das lebende Riff. B.: Akad.-Verl., 1985. 420 p.

Kükenthal W. Patürlichen Systems der Octocorallen // S.-Ber. Preuss. Akad. Wiss. 1931. Bd. 4. S. 81–102.

La Barre S., Coll C.J. Movement in soft corals: interaction between Nephthea and Acropora // Mar. Biol. 1986. Vol. 72. P. 119–124.

Ladd H.S. Existing reefs // Reef organisms through time. Tulsa (Okla), 1969. P. 1273–1300.

Ladd H.S., Tracey J.J., Gross M.G. Deep drilling on Midway atoll // US Geol. Surv. Prof. Pap. 1970. Vol. 680-A. P. A1–A22.

Lam R.K. Atoll permeability calculated from tidal diffusion // J. Geophys. Res. 1974. Vol. 79. P. 3073–3084.

Lang L.S., Goreau T.F. Submarine lithification of Jamaican reef // J. Sediment. Petrol. 1970. Vol. 40. P. 457–462.

Lang L.S., Moore C.H. Lithification and diagenesis of biolithes of Jamaican island slope // Ibid. 1980. Vol. 50. P. 357–370.

Lang J. Interspecific aggression by scleractinian corals // Bull. Mar. Sci. 1973. Vol. 23. P. 260–279.

Lang J. Zonation at the base of a reef // Amer. Sci. 1974. Vol. 62. P. 272–281.

Lang J.C., Hartman W.D., Land L.S. Sclerosponges: in the Jamaican deep forereef // J. Mar. Res. 1975. Vol. 33. P. 223–231.

Larcum A.W. The primary productivity of plant communities on coral reefs // Perspectives on coral reefs. Townsville, 1983. P. 221–227.

Lasker H.R. Zooplankton feeding in coral Montastrea cavernosa // Coelenterate ecology and behavior. N.Y.: Plenum press, 1976. P. 101–111.

Lasker H.R. Zooxanthellae distribution and polyp expansion coral Mantastrea // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 607–611.

Lasker H.R. Sediment rejection by reef coral Montastrea // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1980. Vol. 47. P. 77–87.

Lasker H.R. Phenotypic variation in coral Mantastrea cavernosa // Biol. Bull. 1981. Vol. 160. P. 292–302.

Lasker H.R. Vegetative reproduction in the octocoral Briareum // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1983. Vol. 72. P. 157–169.

Lasker H.R. Asexual reproduction and morphology of a plexaurid gorgonian // Mar. Biol. 1984. Vol. 13. P. 261–268.

Lasker H.R. Prey preferences of the Chaetodon capistriatus and pressure on caribbean gorgonians // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1985. Vol. 21. P. 213–220.

Lasker H.R., Coffroth M.A. Octocoral distribution at Carrie Bow Cay, Belize // Ibid. 1983. Vol. 13. P. 21–28.

Lasker H.R., Coffroth M.A. Vegetative reproduction of caribbean gorgonian // PCRC-5. 1985. Vol. 4. P. 331–335.

Lasker H.R., Gottfried M.D., Coffroth M.A. Effects of depth on feeding of two octocorals // Mar. Biol. 1983. Vol. 73. P. 73–78.

Lasker H.R., Peters E.C., Coffroth M.A. Bleaching of coelenterats in San Blass I., Panama // Coral Reefs. 1984. Vol. 3. P. 183–190.

Lassig B.R. Communication and coexistence in a coral community // Mar. Biol. 1977. Vol. 42. P. 85–92.

La Touche R.W., West A.B. Observation on the food of crinoid Antedon // Ibid. 1980. Vol. 60. P. 39–46.

Latypov Yu.Y. Distribution of Acropora in Indo-Pacific reefs // Abstr. 14th Pacif. sci. congr. Khabarovsk, 1979. Pt. G. P. 20.

Latypov Yu.Y. Coral communities of the Namsu Islands (Gulf of Siam) // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1985. Vol. 29. P. 261–270.

Laubenfels M.W.de. The Porifera of Bermuda // Trans. Zool. Soc. London. 1950. Vol. 27. P. 1–154.

Laussy D.R. "Farming" behaviour by pomacentrid mishes and algal community structure // Bull. Mar. Sci. 1980. Vol. 30. P. 304–312.

Lecompte M. Stromatoporoidea // Treatise on invertebrate paleontology. Lawrence, 1956. Pt F. P. 107–144.

Lee C.C., Lee E.L., Bunt J.S. Distribution of biomass in a coral reef transect // Bull. Natur. Hist. Mus. Los Angeles. 1975. Vol. 20. P. 69–75.

Lee J.J. Nutrition and physiology of foraminifera // Biochemistry and physiology of prozoa. N.Y., 1980. Vol. 3. P. 43–66.

Lee J.J. et al. Diatom symbionts from foraminifera // Nature. 1979a. Vol. 280. P. 57–58.

Lee J.J. et al. Structure of foraminiferan shells // Micropaleontology. 1979b. Vol. 25. P. 118–140.

Lee R.K.S. Melobesioid algae of Rongelap Atoll // Canad. J. Bot. 1967. Vol. 45. P. 985–1001.

Lehman J.T., Porter J.W. Chemical activation of feeding coral Montastrea // Biol. Bull. 1973. Vol. 145. P. 140–149.

Lehnhof H.M. Chemical feeding responce and nutrition fo coelenterates // Chemical zoology. N.Y.: Acad. press, 1968. Pt 2. P. 157–221.

Leido J.J. Keynote speech at coral reef symposium // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 5–7.

Leletkin V.A., Zvalinsky V.I. Photosynthesis of coral zooxanthellae from different depth // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 33–37.

Lessios H., Glynn P., Robertson D. Mass mortalities of coral reef organisms // Science. 1983. Vol. 220. P. 222–713.

Lessios H.A., Robertson D.R., Cubit J.D. Diadema mass mortality in Caribbean // Ibid. 1984. Vol. 226. P. 335–337.

Leversee G.J. Effect of currents on feeding of sea whip Leptogorgia // Amer. Zool. 1972. Vol. 12. P. 719–722.

Leversee G.J. Flow and feeding in fan shaped colonies of gorgonian Leptogorgia // Biol. Bull. 1976. Vol. 151. P. 344–351.

Levi C., Levi P. Populations bacteriennes dans les Eponges // J. Microsc. 1965. Vol. 4. P. 151.

Levi C., Levi P. Embryogenese de sponge Chondrosia et transmission des bacteries symbiotique // Ann. Sci. Nat. 1976. Vol. 18. P. 367–380.

Leviten P.J. Resource partitioning by predatory gastropods of the genus Conus the significance of prey size // Ecology. 1978. Vol. 59. P. 614–631.

Lewin R.A. Prochloron, type genus of Prochlorophyta // Phycologia. 1977. Vol. 16. P. 217–219.

Lewin R.A. Prochloron – a status report // Ibid. 1984. Vol. 23. P. 203–208.

Lewin R.A., Cheng L. Prochloron – ascidian symbioses // Micronesica. 1983. Vol. 19. P. 165–170.

Lewin R.A., Cheng L., Lafarque F. Prochlorophytes in Caribbean // Bull. Mar. Sci. 1980. Vol. 3. P. 744–745.

Lewis D.H. Relevance of symbiosis to taxonomy and ecology // Taxonomy and ecology. N.Y.: Acad. press, 1973. P. 151–172.

Lewis D.H., Smith D.C. The autotrophic nutrition of symbiotic marine coelenterates // Proc. Roy. Soc. London B. 1971. Vol. 178. P. 111–129.

Lewis J.B. Coral reefs and coral communities of Barbados // Canad. J. Zool. 1960. Vol. 38. P. 1133–1145.

Lewis J.B. Settlement and growth factors influencing distribution of some Atlantic corals // PCRS-2. 1974a. Vol. 2. P. 201–206.

Lewis J.B. The importance of light and food during the early growth of coral Favia // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1974b. Vol. 15. P. 299–304.

Lewis J.B. Suspension feeding in Atlantic reef corals // Mar. Biol. 1976. Vol. 36. P. 147–150.

Lewis J.B. Organic production of coral reefs // Biol. Rev. 1977. Vol. 52. P. 305–347.

Lewis J.B. Feeding mechanisms in black corals // J. Zool. 1978. Vol. 186. P. 393–396.

Lewis J.B. Secondary production of coral // PCRS-4. 1981a. Vol. 2. P. 369–374.

Lewis J.B. Coral reef ecosystems // Analysis of marine ecosystems. N.Y.: Acad. press, 1981b. P. 127–158.

Lewis J.B. Feeding behaviour of Octocorallia // J. Zool. 1982. Vol. 196. P. 371–384.

Lewis J.B., Post E.E. Respiration and energetics in the West Indian Gorgoniaceae // Comp. Biochem. and Physiol. A. 1982. Vol. 71. P. 457–459.

Lewis J.B., Price W.S. Feeding mechanisms and feeding strategies of Atlantic reef corals // J. Zool. 1975. Vol. 176. P. 527–544.

Lewis J.B., Price W.S. Ciliary currents in Atlantic reef corals and their functional significance // Ibid. 1976. Vol. 178. P. 77–89.

Liddell W.D. Morphology of crinoids // Echinoderms. Tampa, 1982. P. 173–182.

Lilburn B. Management of domestic fisheries // Proc. GBR conf. Townsville, 1983. P. 525–530.

Limbaugh C. Cleaning symbiosis // Sci. Amer. 1961. Vol. 205. P. 42–49.

Limbaugh C., Pederson H., Chase F.A. Fish cleaning shrimps // Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb. 1961. Vol. 11. P. 237–247.

Lip J.R., Porse H. Commercial culture of Euchemia // Proc. 10th Intern. Seaweed symp. B.; N.Y., 1981. P. 601–606.

Lipkin Y. Seagrass communities in Sinai, Red Sea // Aquat. Bot. 1979. Vol. 7. P. 119–128.

Littler M.M. The crustose corallinaceae // Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. 1972. Vol. 10. P. 311–347.

Littler M.M. The Hawaiian fringing reef crustose Corallinaceae // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1973a. Vol. 11. P. 103–120.

Littler M.M. The productivity of Hawaiian reef crustose corallinaceae // Limnol. and Oceanogr. 1973b. Vol. 18. P. 946–952.

Littler M.M. Calcification among microalgae // Micronesica. 1976. Vol. 12. P. 27–41.

Littler M.M., Doty M.S. Distribution and productivity of Porolithon seawarm edges of tropical Pacific reefs // J. Ecol. 1975. Vol. 63. P. 117–129.

Lobel P.S. Hervivory of damselfishes and their role in reef ecology // Bull. Mar. Sci. 1980. Vol. 30. P. 273–275.

Lobel P.S., Ogden J.S. Foraging by herbivorous parrotfish Sparisoma // Mar. Biol. 1981. Vol. 64. P. 173–184.

Logan A. Interspecific aggression in hermatypic corals from Bermuda // Coral Reefs. 1984. Vol. 3. P. 131–138.

Longley W.H., Hildebrandt S.F. Systematic catalog of fishes of Tortugas, Florida // Carnegist Inst. Wash. Publ. 1941. N 535. P. 331.

Lorentz K. The function of colour in coralreef fishes // Proc. Res. Inst. Gr. Brit. 1962. Vol. 39. P. 282–296.

Losey G.S. Ecological importance of cleaning symbiosis // Copeia. 1972. N 4. P. 820–833.

Low R.M. Interspecific territoriality in pomacentrid reef fish // Ecology. 1971. Vol. 52. P. 648–654.

Loya Y. Community structure and species deversity of corals at Eilat // Mar. Biol. 1972. Vol. 13. P. 100–123.

Loya Y. Effects of water pollution on Red Sea corals // Ibid. 1975. Vol. 29. P. 177–185.

Loya Y. Effects of water turbidity on the community structure of Puerto Rican corals // Bull. Mar. Sci. 1976a. Vol. 26. P. 450–466.

Loya Y. Recolonization of Red Sea corals affected by natural catastrophes and man main perturbances // Ecology. 1976b. Vol. 57. P. 278–289.

Loya Y. Settlement, mortality and recruitment of a Red Sea scleractinian coral population // Coelenterate ecology and behavior. N.Y.: Plenum press, 1976c. P. 89–100.

Loya Y. The Red Sea coral Stylophora pistillata is an r-strategist // Nature. 1976d. Vol. 250. P. 478–480.

Loya Y. Plotless and transect methods // Coral reefs research methods. P.: UNESCO, 1978. P. 197–218.

Loya Y., Rinkevich B. Abortion effect in corals induced by oil pollution // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1979. Vol. 1. P. 77–80.

Loya Y., Rinkevich B. Effects of oil pollution on coral reefs // Ibid. 1980. Vol. 3. P. 167–180.

Loya Y., Slobodkin L. The coral reefs of Eilat (Red Sea) // Symp. Zool. Soc. London. 1971. Vol. 21. P. 117–140.

Lubbok H.R., Polunin N. Conservation and tropical marine aquarium trade // Environmental conservation. Geneva, 1975. P. 229–232.

Lucas J.S., Nash W.J. Evolution of Acanthaster planci // PCRC-5. 1985. Vol. 5. P. 327–322.

Luckhurst B.E., Luckhurst K. Influence of substrate variables on reef fish comminities // Mar. Biol. 1978. Vol. 49. P. 317–324.

Lundington C.A. Tides and associated circulation in a platform reef lagoon // Austral. J. Mar. and Freshwater Res. 1979. Vol. 30. P. 425–430.

Macintyre J.G. Distribution of submarine cements in a modern Caribbean fringreefs // J. Sediment. Petrol. 1978. Vol. 48. P. 669–670.

Macintyre J.G., Burke R.B., Stuckenrath R. Thickest recorded Holocene reef section at Alacran Reef, Mexico // Geology. 1977. Vol. 5. P. 749–754.

Macintyre J.G., Glynn P.W. Evolution of modern fringing reef, Galeta Point, Panama // Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol. 1976. Vol. 60. P. 1054–1072.

Macintyre J.G., Smith S.V. X-radiographic studies of sceletal development in coral colonies // PCRS-2. 1974. Vol. 2. P. 277–287.

Macintyre J.G., Smith S.V., Zieman J.C. Carbon flux through a coral reef ecosystem: A conceptual model // J. Geol. 1974. Vol. 82. P. 161–171.

Macintyre J.G., Towe K.M. Skeletal calcyte in living scleractinian corals // Science. 1976. Vol. 193. P. 701–702.

Mackenzie F.T. et al. Homothrema rubrum – a sediment transport indicator // J. Sediment. Petrol. 1965. Vol. 35. P. 265–272.

Macurda D.B. Shallow water crinoids from Belize // Atlantic Barrier Reef Belize. Wash. (D.C.), 1982. P. 412–417.

Macurda D.B., Meyer D.L. Feeding posture of modern stalked crinoids // Nature. 1974. Vol. 247. P. 394–396.

Macurda D.B., Meyer D.L. Crinoids of West Indian Coral Reefs // Stud. Geol. 1977. Vol. 4. P. 231–237.

Maes V.O. The littoral molluscs of Cocos-Keeling Island // Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia. 1967. Vol. 119. P. 93–217.

Maestrini S., Pizarro M.J. L'hydrologie et de la productivite primaire des eaux cotieres de Tulear // Ann. Univ. Madagascar. Ser. Sci. Techn. 1966. Vol. 4. P. 17–34.

Magnus D.B. Ecology of echinoderms in the Red Sea // Stud. Trop. Oceanogr. 1967. Vol. 5. P. 635–663.

Mahoney B.M. Interspecific territoriality in the dusky damselfish // Bull. Mar. Sci. 1981. Vol. 31. P. 141–146.

Mangrove ecosystems in Australia. Canberra: Austral. Inst. Mar. Sci. press, 1982. 302 p.

Manten A.A. Silurian reefs of Gotland. Amsterdam: Elsevier, 1971. 539 p. (Develop. Sedimentol.; Vol. 13).

Maragos J.E. Reef corals of Fanning Island // Pacif. Sci. 1974. Vol. 28. P. 247–255.

Maragos J.E. Measurement of water volume transport and flow // Coral reef research methods. P. UNESCO, 1978. P. 353–361.

Maragos J.E., Baines G., Beveridge P.J. Cyclone Bebe creates a new land on Funafuti atoll // Science. 1973. Vol. 181. P. 1161–1164.

Maragos J.E., Evans C., Holthus P. Corals in Kaneohe Bay before and after sewage discharge // PCRC-5. 1985. Vol. 4. P. 189–193.

Margalef R. Perspectives in ecological theory. Chicago: Univ. press, 1968. 210 p.

Marian R. Aspects of nitrogen metabolism in marine algal-invertebrate symbiotic association: Ph.D. Thesis. Los Angeles, 1979. 90 p.

Mariscal R.N. The nature of the simbiosis between fishes and sea anemone // Mar. Biol. 1970. Vol. 6. P. 58–65.

Mariscal R.N. The chemical control of feeding behaviour in some Hawaiian corals // Experimental coelenterate biology. Honolulu: Univ. Hawaii press, 1971. P. 100–118.

Mariscal R.N., Bigger C.H. Sensory receptors in a anthozoan and a scyphozoan // Coelenterable biology. N.Y.: Plenum press, 1976. P. 559–568.

Mariscal R.N., Bigger C.H. On ecological singificance of octocoral epithelium ultrastructure // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 127–133.

Marsden J.R. A coral-eating polychaeta // Nature. 1962. Vol. 193. P. 598–599.

Marsden M. Dynamic conditions at shore sites of Princess Charlotte Bay // Proc. GBR conf. Townsville, 1983. P. 453–457.

Marsh J.A. Primary productivity of reef building calcareous and red algae // Ecology. 1970. Vol. 51. P. 255–263.

Marsh J.A. On the productivity of a Guam Reef flet community // PCRS-2. 1974a. Vol. 1. P. 139–145.

Marsh J.A. Energetic role of algae in reef ecosystems // Micronesica. 1974b. Vol. 12. P. 13–21.

Marsh J.A. Terrestrial inputs of nitrogen and phosphorus // RCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 331–336.

Marsh J.A., Ross R.M., Zolan W.J. Water circulation on two Guam Reef flats // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 355–360.

Marsh J.A., Smith S.V. Productivity measurements in flowing water // Coral reef research methods. P.: UNESCO, 1978. P. 361–377.

Marsh J.A., Tsuda R.T. Population levels of Acanthates in Mariana and Caroline Islands in 1969–1972 // Atoll. Res. Bull. 1973. Vol. 170. P. 1–16.

Marsh L.M. Shallow water Asterozoans of southern Polynesia // Micronesica. 1974. Vol. 10. P. 66–107.

Marsh L.M., Marshall J.J. Some aspects of Australian echinoderms // Bull. Mar. Sci. 1983. Vol. 33. P. 671–686.

Marshall J.E. Marine lithification in coral reefs // Perspectives on coral reefs. Townsville, 1983. P. 231–238.

Marshall J.F., Davies P.J. Holocene evolution of One Tree Reef // Coral Reefs. 1982. Vol. 1. P. 21–28.

Marshall J.F., Jackobson G. Holocene growth of a mid-Pacific Atoll Tarawa // Ibid. 1985. Vol. 4. P. 11–17.

Marshall K.C. Bacterial adhesion in natural environments // Microbial adhesion to surfaces. L.: Horwood, 1980. P.

Marshall N. Detritus over the reef and in adjacent water of Enivetok Atoll // Ecology. 1965. Vol. 26. P. 343–344.

Marshall N. Organic aggregates in the vicinity of coral reefs // Mar. Biol. 1968. Vol. 2. P. 50–53.

Marshall N. Notes on mucus and zooxanthelae discharged by corals // PRRS-1. 1972. P. 59–65.

Marshall N. Fishery yeld of coral reefs // Stock assessment for tropical fisheries. Kingston: Univ. Rhode Island, 1980. P. 103–109.

Marshall N. et al. Particulate and dissolved organic matter in coral reef areas // Intern. Rev. Ges. Hydrobiol. 1975. Vol. 60. P. 335–345.

Marshall S.M. Notes on oxygen production in coral panulae // Sci. Rep. GBR Exped. 1932. Vol. 1. P. 253–258.

Marshall S.M. The production of microplankton in the GBR region // Ibid. 1933. Vol. 2. P. 111–157.

Marshall S.M., Orr A.P. Sedimentation of Low Isles Reef and coral growth // Ibid. 1931. Vol. 1. P. 94–133.

Marshall S.M., Stevenson T.A. The breeding of corals // Ibid. 1933. Vol. 3. P. 219–245.

Marszalek D.S. Effects of sewage effluents on reef corals // PCRS-4. 1981a. Vol. 1. P. 213.

Marszalek D.S. Impact of dredging on reef comminity // PCRS-4. 1981b. Vol. 1. P. 147–149.

Marten G.G., Polovina J. Fish yields // Theory and management of tropical fisheries. 1985. P. 255–285.

Mastaller M. Marine molluscan assemblages of Port Sudan // Zool. meded. 1978. Vol. 53. P. 117–144.

Mather P., Bennet I. A coral reef handbook. Brisbane, 1984. 143 p.

Matondikar S.G. et al. Heterotrophic bacterial flora from mangrove swamp // Mahasagar. 1981. Vol. 14. P. 325–327.

Matthai G. Hystology of soft parts of astaerid corals // Quart. J. Microsc. Sci. 1923. Vol. 67. P. 101–122.

Matthews R.K. Genesis of recent lime mud in British Honduras // J. Sediment. Petrol. Vol. 66. P. 36. P. 428–454.

Maxwell W.G.H. Atlas of GBR. Amsterdam: Elsevier, 1968. 258 p.

Maxwell W.G.H. Geomorphology of eastern Queensland in relation to the GBR // Biology and geology of coral reefs / Ed. O. Jones, R. Endean. N.Y.: Acad. press, 1973a. Vol. 1. P. 233–272.

Maxwell W.G.H. Sediments of the GBR // Ibid. 1973b. Vol. 1. P. 299–345.

Maxwell W.G.H., Jell J.S., McKellar R.G. Differentiation of carbonate sediments on the Heron Island Reef // J. Sediment. Petrol. 1964. Vol. 34. P. 194–308.

McCloskey L.R. The dynamics of community associated with a marine scleractinian coral // Intern. Rev. Ges. Hydrobiol. 1970. Vol. 55. P. 13–81.

McCloskey L.R., Chester R.H. Effect of man on the dynamics on coral reefs // Scientists in the sea / Ed. J. Miller. Wash. (D.C.), 1971. Pt 4. P. 229–238.

McCloskey L.R., Muscatyne L. Production and respiration in the Red Sea coral Stylopora as a function of depth // Proc. Roy. Soc. London B. 1984. Vol. 222. P. 215–230.

McCloskey L.R., Wethey D.S., Porter J.W. Measurement and interpertation of photosynthesis and respiration in coral reefs // Coral reefs research methods. P.: UNESCO, 1978. P. 379–394.

McCoy E.D., Heck K.L. Biogeography of corals // Syst. Zool. 1976. Vol. 25. P. 201–210.

McIntosh G.S. Artificial reefs as a fishery management tools in USA // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 99–103.

McKee E.D., Chronic J., Leopold E.B. Sedimentary belts in lagoon of Kapingamarangi atoll // Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol. 1959. Vol. 43. P. 501–562.

McLaughlin J.J., Zahl P.A. Endozoic algae // Symbiosis. N.Y.: Acad. press, 1966. Vol. 1. P. 257–290.

McLean R.F. et al. Sea level change in the Holocene on the northern GBR // Philos. Trans. Roy. Soc. London A. 1978. Vol. 291. P. 167–186.

McMichael D.F. Growth rate and population size of Tridacna maxima at One Tree Island // PCRS-2. 1974. Vol. 1. P. 241–255.

McWilliam P.S., Sale P.F., Anderson D.T. Seasonal changes in resident zooplankton in One Tree Lagoon, GBR // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1981. Vol. 52. P. 185–203.

Meñez E.G., Calumpong H.P. Phycological results of the expedition in central Visayas, Phillippines // PCRS-4. Vol. 2. P. 379–385.

Mergner H. Structure and zonation of Red Sea reefs // Symp. Zool. Soc. London. 1971. Vol. 28. P. 141–161.

Mergner H. Man made and natural changes in Aqaba reefs // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 193–207.

Mergner H. Ecology of coral reefs in the Red Sea // Deep-Sea Res. 1984. Vol. 31. P. 855–884.

Meyer D.L. Distribution of crinoids near Discovery Bay, Jamaica // Bull. Mar. Sci. 1973a. Vol. 23. P. 255–259.

Meyer D.L. Feeding behaviour of crinoids // Mar. Biol. 1973b. Vol. 22. P. 105–129.

Meyer D.L. Role of tube feet of crinoids in suspension feeding // Ibid. 1979. Vol. 51. P. 361–369.

Meyer D.L., Messing C.G., Macurda D.B. Zoogeography of Western Atlantic Crinoidea // Bull. Mar. Sci. 1978. Vol. 28. P. 412–444.

Meyer D.L., Schultz E.T., Helfman G.S. Fish schools: an asset to corals // Science. 1983. Vol. 220. P. 1047–1049.

Michel A. Plankton del'atoll de Moruroa // Cah. Pacif. 1969. Vol. 13. P. 81–132.

Michel A. et al. L'hydrologie et de plancton de l'Atoll de Rangiroa // Cah. ORSTOM. Oceanogr. 1972. Vol. 9. P. 375–402.

Milliman J.D. Carbonate sedimentation on a Bahaman atoll // J. Sediment. Petrol. 1967. Vol. 37. P. 658–676.

Milliman J.D. Four south-western Caribbean atolls // Atoll. Res. Bull. 1969. Vol. 129. P. 26.

Milliman J.D. Marine carbonates. B.: Springer, 1974. 375 p.

Milliman J.D., Mahnken C. Reef productivity measurements // Atoll. Res. Bull. 1972. Vol. 129. P. 23–27.

Mitchell R., Chet I. Bacterial attack on corals in polluted waters // Microb. Ecol. 1975. Vol. 2. P. 227–233.

Montaggoni L. Structure d'un resif corallien Holocene // Mém. Bur. rech. géol. et minières. 1977. Vol. 89. P. 456–466.

Montgomery R.T. et al. Diatoms in reef habitats of the Florida Keys // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 357–365.

Montgomery W.L., Gerrodette T., Marshall L.D. Surgeonfish Prionurus grazing on algae // Bull. Mar. Sci. 1980. Vol. 30. P. 901–908.

Moore C.H., Shedd W.W. Bioerosion by sponges as a function of carbonate production // PCRS-3. 1977. Vol. 2. P. 499–506.

Moore D.R., Bullis H.R. A deep water coral reef in Gulf of Mexico // Mull. Mar. Sci. Gulf. Caribb. 1960. Vol. 10. P. 125–128.

Moore E., Sander F. The zooplankton at two Caribbean coral reefs // Estuar. and Coast. Mar. Sci. 1976. Vol. 4. P. 589–607.

Moore N.H. Annual hydrographic cycle of a tropical lagoon // RCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 361–367.

Moore R.E., Scheuer R.J. Palytoxin from a coelenterate // Comp. Biochem. and Physiol. 1971. Vol. 39. P. 793–759.

Moran P.J., Bradbury R.H., Reichelt R.E. On crown of thorns: coral interaction // PCRC-5. 1985. Vol. 5. P. 321–326.

Morelock J., Koenig K.J. Terrigenous sedimentation in a coral reef // J. Sediment. Petrol. 1967. Vol. 37. P. 1001–1005.

Moriarty D.J.W. Biomass of bacteria over coral reefs // Mar. Biol. 1979. Vol. 53. P. 193–200.

Moriarty D.J.W. Feeding of Holothurians on bacteria // Austal. J. Mar. and Freshwater Res. 1982. Vol. 33. P. 255–263.

Moriarty D.J.W., Haywad A.C. Ultrastructure of bacteria from marine sediments // Microb. Ecol. 1982. Vol. 8. P. 1–14.

Moriarty D.J.W., Pollard P.C. Diel variation of bacterial productivity in seagrass beds measured by thumidine method // Mar. Biol. 1982. Vol. 72. P. 165–173.

Moriarty D.J.W., Pollard P.C., Hunt W.G. Bacterial production in water over coral reef // Ibid. 1985b. Vol. 85. P. 285–229.

Moriarty D.J.W. et al. Productivity of bacteria and microalgae, and effect of holothurians in sediments on a coral reef flat // Ibid. 1958b. Vol. 85. P. 293–300.

Morrisey J. Zonation of algae and corals on a fringing reef flat of Magnetic Island, QLD // Austral. Aquat. Bot. 1980. Vol. 8. P. 91–139.

Morrissey J. Primary production of coral reef benthic macroalgae // PCRC-5. 1985. Vol. 5. P. 77–83.

Morton J. Coral reefs Solomon Islands // PCRS-2. 1974. Vol. 2. P. 31–53.

Motoda S. Organic matter in seawater off Palao // Trans. Natur. Hist. Soc. Sapporo. 1940. Vol. 16. P. 100–104.

Moulton J.M. The acoustical behaviour of some fishes // Biol. Bull. 1958. Vol. 114. P. 357–374.

Muller P.H. Sediment production and biology of foraminifer Amphistegina // Limnol. and Oceanogr. 1974. Vol. 19. P. 802–809.

Munk W., Sargent M.C. Ajustment of Bikini atoll to ocean waves // Trans. Amer. Geophys. Union. 1948. Vol. 19. P. 855–860.

Munro J. et al. The spawning season of Caribbean reef fishes // J. Fish. Biol. 1973. Vol. 5. P. 69–84.

Munro J.L., Gwyther J. Growth rate and maricultural potential of tridacnid clams // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 633–638.

Munro J.L., Heslinga G.A. Commercial cultivation of Tridacna // Proc. Fish. Inst. Gulf. Caribb. 1983. Vol. 35. P. 122–134.

Munro J.L., Williams D. Assessment and management of coral reef fisheries // PCRC-5. 1985. Vol. 4. P. 543–580.

Munro J.S.R. The fishes of New Guinea. Moresby, 1967. 689 p.

Murdock G.R. Digestion of food by gorgonian coral // Bull. Mar. Sci. 1978. Vol. 28. P. 354–362.

Murphey R.C., Kremer J.N. Community metabolism of Clipperton atoll lagoon // Ibid. 1983. Vol. 33. P. 152–164.

Muscatine L. Glycerol excretion by symbiotic algae and its control by host // Science. 1967. Vol. 156. P. 516–519.

Muscatine L. Calcification in corals // Experimental coelenterate biology. Honolulu: Univ. Hawaii press, 1971. P. 227–238.

Muscatine L. Nutrition of corals // Biology and geology of coral reefs / Ed. O. Jones, R. Endean. N.Y.: Acad. press, 1973. Vol. 2. P. 77–117.

Muscatine L. Dynamics of nutrients in alga-invertebrate associations // Cellular interactions in symbiosis and parasitism. Columbus: Ohio Univ. press, 1980a. P. 229–242.

Muscatine L. Productivity of zooxanthellae // Primary productivity in the sea. N.Y., 1980b. P. 381–402.

Muscatine L. Fate of photosynthetically fixed carbon in coral Stylophora // Proc. Roy. Soc. London B. 1984. Vol. 222. P. 181–202.

Muscatine L., Cernichiari E. Assimilation of photosynthetic production of zooxanthellae by a reef coral // Biol. Bull. 1969. Vol. 137. P. 506–523.

Muscatine L., D'Elia C.F. Uptake and release of NH_4 by corals // Limnol. and Oceanogr. 1978. Vol. 23. P. 724–734.

Muscatine L., Masuda T.H., Burnap R. Ammonium uptake by symbiotic and aposymbiotic corals // Bull. Mar. Sci. 1979. Vol. 29. P. 572–575.

Muscatine L., McCloskey L.R., Loya Y. A comparison of growth rates zooxanthellae and animal tissue // PCRC-5. 1985. Vol. 6. P. 119–124.

Muscatine L., McCloskey L.R., Marian R.E. Carbon contribution from zooxanthellae to coral animal respiration // Limnol. and Oceanogr. 1981. Vol. 26. P. 601–611.

Muscatine L., Pool R.R., Cernichiari E. Factors influencing release of organic material by zooxanthellae // Mar. Biol. 1972. Vol. 13. P. 298–308.

Muscatine L., Pool R.R., Trench R. Aspects of the symbiont surface and the host-symbiont interface // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1975. Vol. 94. P. 450–469.

Muscatine L., Porter J.W. Reef corals: mutualistic symbiosis adapted to nutrient poor environments // BioScience. 1977. Vol. 27. P. 454–460.

Muzik K.M. A bioluminescent octocoral from Hawaii // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 756.

Muzik K.M. Octocorallia from Belize // Atlantic Barrier Reef Belize. Wash. (D.C.), 1982. P. 303–310.

Muzik K.M. Dying coral reefs of the Ryukyu // PCRC-5. 1985. Vol. 6. P. 483–492.

Muzik K.M., Wainwright S. Morphology and habitat of sea fans // Bull. Mar. Sci. 1977. Vol. 27. P. 308–337.

Nair P.V.R., Pillai C.S.G. Primary productivity of some coral reefs in the Indian area // PCRS-1. 1972. P. 33–40.

Najm O. Effect of coral sand extraction on small mobile fauna // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 122–127.

Nalivkin D.V. Devonian reefs in Ural // Proc. Intern. symp. on Devonian systems. Calgary: Alberta Soc. Petrol. Geol. 1967. Vol. 2. P. 331–332.

Nelson S.G., Tsutsui R.N. Browsing by reef fishes of Gracilaria at Guam // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 503–507

Nemenzo F. Studies on the systematics of scleractinian corals in Philippines // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 25–30.

Neudecker S. The effect of fish grazing on coral distribution // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 317–323.

Neudecker S. Effects of grazing by fishes on the zonation of corals in Guam // Ecology. 1979. Vol. 60. P. 666–672.

Neudecker S., Lobel P. Mating system of chaetodontid and pomacentrid fishes at St. Ceoix // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 588.

Neumann A.C. Recent carbonate sedimentation in Bermuda // Bull. Mar. Sci. 1965. Vol. 15. P. 987–1035.

Neumann A.C. Erosion and biring rate of sponge Cliona // Limnol. and Oceanogr. 1966. Vol. 11. P. 92–108.

Newcomb E., Pugh T. Blue-green algae associated with ascidians // Nature. 1975. Vol. 253. P. 533–534.

Newell N. Geological reconnaissance of Raroria Atoll // Tuamotu Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1956. Vol. 109. P. 311–372.

Newell N. Recent terraces of tropical lime stone shores // Ztschr. Geomorphol. N.F. 1961. Bd. 3, Suppl. S. 87–106.

Newell N. History of tropical organic reefs // Amer. Mus. Novit. 1971. N 2465. P. 1–37.

Newell N.D. The evolution of reefs // Sci. Amer. 1972. Vol. 227. P 54–65.

Nguen Thuong Dao, Le Thi Ngoc Ahn. Seasonal variations of plankton in Bay of Nhatrang // Kuroshio III: Proc. 3d symp. CSK. Bangkok, 1972. P. 280–288.

Nishihira M. Interaction of Alcyonaria with hermatypic corals // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 722.

Nishihira M., Yamazato K. Human interference with the coral reef community and Acanthaster infestation of Okinawa // PCRS-2. 1974. Vol. 2. P. 577–590.

Norris J.N., Bucher K.E. Marine algae and seagrasses from Carrie Bow Cay, Belize // Atlantic Barrier Reef Belize. Wash. (D.C.), 1982. P. 167–233.

Novitsky J.A. Apparent microbial precipitation of calcium carbonate in sea water // Environ. biogeochem.: Proc. 5th Intern. symp. ISEB. Stockholm, 1983. P. 259–265.

Nudebecker S. Survival of corals exposed to thermal effluents at Guam // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 173–180.

Oda D.K., Parrish J.D. Commercial snappers and groupers introduced to Hawaiian reefs // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 59–68.

Odinetz C., Forges B. Crustaceans associated with coral Pocillopora // PCRC-5. 1985. Vol. 5. P. 197–203.

Odum H.T. Primary production in flowing waters // Limnol. and Oceanogr. 1956. Vol. 1. P. 102–107.

Odum H.T. Primary production measurements in marine Turtle grass comminity // Ibid. 1957. Vol. 2. P. 85–97.

Odum H.T., Burholder P.R., Rivero J. Primary productivity of turtle grass flat and reefs in Baja Flooresente // Trans. Inst. Sci. Puerto Rico. 1959. Vol. 6. P. 157–175.

Odum H.T., Hoskin C.M. Comparative studies of metabolism in marine waters // Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Tex. 1958. Vol. 5. P. 16–46.

Odum H.T., McConnell W.A., Abbot W. The chlorophyll "a" of communities // Ibid. 1958. Vol. 5. P. 65–97.

Odum H.T., Odum E.P. Trophic structure and productivity of windward coral reef comminity on Enivetok atoll // Ecol. Monogr. 1955. Vol. 25. P. 291–320.

Odum H.T., Odum E.P. Corals as producers, herbivores and possible decomposers // Ecology. 1956. Vol. 37. P. 385–386.

Ogawa R. Biological problems of artificial reefs // Ocean Age. 1973. Vol. 3. P. 21–30.

Ogden J.C. Herbivore – plant relationships on Carribbean reefs and sea grass beds // Aquat. Bot. 1976. Vol. 2. P. 103–116.

Ogden J.C. Carbonate sediment production by parrot fish and sea urchins // Reefs and related carbonates. Tulsa (Okla.), 1977. P. 281–288.

Ogden J.C., Brown R.A., Salesky N. Grazing by the echinoid diadema of marine grass // Science. 1973. Vol. 182. P. 715–716.

Ogden J.C., Buckman N.S. Behaviour of striped parrotfish // Ecology. 1973. Vol. 54. P. 589–596.

Ogden J.C., Ebersole J.P. Community structure of coral reef fishes of artificial reef // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1981. Vol. 4. P. 97–103.

Ogden J.C., Erlich P.R. Behaviour of resting schools of juvenile grunts // Mar. Biol. 1977. Vol. 40. P. 273–280.

Ogden J.C., Lobel P.S. The role of herbivorous fished and urchins in coral comminities // Environ. Biol. Fish. 1978. Vol. 3. P. 49–63.

Ogden J.C., Tighe S., Miller S. Grazing of seagrass by large herbivores // Amer. Zool. 1980. Vol. 20. P. 949–953.

Ogden J.C., Zieman J.C. Ecological aspects of coral reef – seagrass bed contacts // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 377–382.

Oliver J. Seasonal bleaching and mortality of corals of GBR // PCRC-5. 1985. Vol. 4. P. 201–206.

Oliver J.K., Chalker B.E., Dunlap W.C. Bathymetric adaptations of reef building corals of GBR // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1983. Vol. 73. P. 11–35.

Olson R.R., Porter J.W. Photosynthesis and respiration in simbiotic ascidians // PCRC-5. 1985. Vol. 5. P. 257–262.

Opresko D.M. Gorgonians in the area of Miami, Florida // Bull. Mar. Sci. 1973. Vol. 23. P. 535–558.

Orme G.R., Flood P.G., Ewart A. Sediments and physiography of Lady Mausgrave Reef // PCRS-2. 1974. Vol. 2. P. 371–386.

Ormond R., Campbell A.C. Formation and breakdown of the aggregations of acanthaster // Nature. 1973. Vol. 246. P. 167–179.

Orr A.P. Physical and chemical conditions in the sea around the GBR // Sci. Rep. GBR Exped. 1933. Vol. 2. P. 37–86.

Ostergaard J.M. Opsistobranciate mollusks from Hawaii // Pacif. Sci. 1955. Vol. 9. P. 110–136.

Ott B., Auclair A.N. Cluster-Analytic definition of species ecological groups for a reef in Barbados // Intern. Rev. Ges. Hydrobiol. 1977. Vol. 63. P. 41–51.

Ott B., Lewis J.B. Gastropod Coralliophila and polychaete Hermodice as coral reef predators // Canad. J. Zool. 1972. Vol. 50. P. 1651–1656.

Ott B., Maurer L. Strategies of energy transfer from marine macrophytes to consumer level // Biology of benthic organisms. Oxford: Pergamon press, 1977. P. 493–502.

Paerl H.W. N_2 fixation in Prochloron ascidian assiciation // Mar. Biol. 1984. Vol. 81. P. 251–254.

Paerl H.W. et al. N_2 fixation in waters // Biology of nitrogen fixation. Oxford: Univ. press, 1981. Vol. 1. P. 193–240.

Paine R.T. Food web compexity and species diversity // Amer. Natur. 1966. Vol. 100. P. 65–77.

Paine R.T. Relationship between a dominant competitor and its predator // Oecologia. 1974. Vol. 15. P. 93–120.

Palmieri V. Recruitment of encrusting foraminifers of Heron reef // PCRC-5. 1985. Vol. 5. P. 221–226.

Pang R.K. Ecology of jamaican excavation sponges // Bull. Mar. Sci. 1973. Vol. 23. P. 227–244.

Pardy R.L. Oxygen consumption and production by symbiotic ascidians // Comp. Biochem. and Physiol. 1984. Vol. 194. P. 345–348.

Parker G.M. Dispersal of zooxanthellae on coral reefs by predators on cnidarians // Biol. Bull. 1984. Vol. 167. P. 159–167.

Parker J. et al. Effects of drilling fluids on coral Monthastera // Arch. Environ. Contam. and Toxicol. 1984. Vol. 13. P. 113–118.

Parrish J.D. Effects of exploitation patterns upon reef // Pap. UNESCO, seminar in Papua New Guinea. Madang, 1980. P. 89–119.

Parsons T.R., Takahashi M., Hargrave B. Biological oceanographic processes. Oxford: Pergamon press, 1977.

Pascal H., Vecelet E. Bacterial utilization of coral mucus // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 669–677.

Patterson G. A review of Mesozoic acanthopterigian fishes // Philos. Trans. Roy. Soc. London B. 1964. Vol. 247. P. 213–482.

Patton J.B., Burris J.E. Lipid synthesis and extrusion by zooxanthellae // Mar. Biol. 1983. Vol. 75. P. 131–136.

Patton W.K. Animal associates of living reef corals // Biology and geology of coral reefs / Ed. O. Jones, R. Endean. N.Y.: Acad. press, 1976. Vol. 3. P. 1–37.

Pearse V.B., Muscatine L. Role of algae in coral calcification // Biol. Bull. 1971. Vol. 141. P. 350–362.

Pearson R.G. Recolonization by corals of reefs damaged by Acanthaster // PCRS-2. 1974. Vol. 2. P. 207–215.

Pearson R.G. Recovery and recolonization of coral reefs // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1981. Vol. 4. P. 105–122.

Penhale P.A., Capone D.G. Primary productivity and N_2-fixation in two macroalgae-cyanobacteria associations // Bull. Mar. Sci. 1981. Vol. 31. P. 164–169.

Penhale P.A., Smith W.O. Excretion of dissolved organic matter by Zostera and its epiphytes // Limnol. and Oceanogr. 1977. Vol. 22. P. 400–407.

Penhale P.A., Thayer G.W. Uptake and transfer of carbon and phosphorus by Zostera and its epiphytes // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1980. Vol. 42. P. 113–123.

Peres J.M., Pickard J. Sur la structure trophique des édifices résifaux // Mar. Biol. 1969. Vol. 3. P. 227–232.

Peters E.C. et al. Accumulation and effect of oil on a coral // Mar. Pollut. Bull. 1981. Vol. 12. P. 333–339.

Peters E.C., Oprandy J.E., Yevich P.P. Casual agent of "white band" disease in corals // J. Invertebrate Pathol. 1983. Vol. 41. P. 394–396.

Peterson J., Ohlen H. Pennsylvanian shelf's carbonates // Geol. Soc. Amer. Proc. 4th Field. cong. Chicago, 1963. P. 65–79.

Peyrot-Clausade M. Polychaete cryptofauna of coral reef // PCRS-2. 1977. Vol. 1. P. 269–278.

Peyrot-Clausade M. Cryptofauna crabs of Tulear reef // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 745–750.

Phipps C., Preobrazhensky B. Morphology and general corals of some reefs of the Lau Islands, Fiji // 2nd Intern. symp. on corals and fossil coral reefs RRP. Paris, 1977. P. 440–445.

Pichon M. L'etude de la répartition des madreporales sur le recif de Tulear // Recl. Trav. Stn. Mar. Ednoume. 1964. Vol. 2, suppl. P. 81–203.

Pichon M. Anthozoaries dans les recif de Tulear // Arch. CNRS. 1973. N 9255. P. 284–367.

Pichon M. Free-living corals in the coral reefs of Madagascar // PCRS-2. 1974a. Vol. 2. P. 173–181.

Pichon M. Benthic communities of the coral reefs of Tulear // PCRS-2. 1974b. Vol. 2. P. 55–68.

Pichon M. Reef corals of Phillippine Islands // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 149–155.

Pichon M. Peuplements d'anthozoaries dans les resifs de Tulear // Atoll. Res. Bull. 1978. Vol. 222. P. 1–447.

Pichon M. Coral reef benthic structure and zonation // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 581–591.

Pichon M. Organic production and calcification in some coral reefs of Polynesia // PCRC-5. 1985. Vol. 6. P. 173–177.

Pichon M., Morrisey J. Benthic zonation and community structure of South Island Reef, Lizard Island // Bull. Mar. Sci. 1981. Vol. 31. P. 581–593.

Pichon M., Morrisey J. Bilan metabolique recif de Tulear // C.r. Acad. sci. D. 1985. Vol. 300. P. 99–101.

Pickard G.L. The physical oceanography of the GBR // Proc. GBR conf. Townsville, 1983. P. 63–70.

Pilson M.E.Q., Betzer S.B. Phosphorus flux across a coral reef // Ecology. 1973. Vol. 54. P. 581–588.

Plante R. Benthos dans la région de Nosy Be // Cah. ORSTOM. Oceanogr. 1967. Vol. 5. P. 95–108.

Plante-Cuny M.R. Production primaire benthique en milieu marine tropical // Ibid. 1973. Vol. 11. P. 317–348.

Polovina J.J. Model of coral reef ecosystem // Coral Reefs. 1984. Vol. 3. P. 1–11.

Pomeroy L.R., Pilson M.E., Wieba W.J. Exchange of phosphorus between reef water and organisms of Enivetok atoll // PCRS-2. 1974. Vol. 1. P. 87–96.

Porter J.W. Species diversity in Carribbean reef corals // Ecology 1972a. Vol. 53. P. 745–748.

Porter J.W. Predation by Acanthaster and its effects on coral species diversity // Amer. Natur. 1972b. Vol. 106. P. 487–492.

Porter J.W. Ecology and composition of deep reef communities off Bahama // Discovery. 1973. Vol. 9. P. 3–12.

Porter J.W. Zooplankton feeding by the coral Montastrea cavernosa // PCRS-2. 1974a. Vol. 1. P. 111–125.

Porter J.W. Community structure of coral reefs of Isthmus of Panama // Science. 1974b. Vol. 186. P. 543–545.

Porter J.W. Autotrophy heterotrophy and resource partitioning in Caribbean reef building corals // Amer. Natur. 1976. Vol. 110. P. 731–742.

Porter J.W. Resident reef plankton // Coral reef research methods. P.: UNESCO, 1978a. P. 500–514.

Porter J.W. Coral feeding on zooplankton // Ibid. 1978b. P. 515–521.

Porter J.W. Primary productivity of reef corals in situ // Primary productivity in the sea. N.Y.: Plenum press, 1980. P. 403–410.

Porter J.W., Porter K.G. Quantitative sampling of demersal plankton // Limnol. and Oceanogr. 1977. Vol. 22. P. 553–556.

Porter J.W., Porter K.G., Bataccalan Z. Quantitative sampling of demersal reef plankton // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 105–112.

Porter J.W. et al. Population trends among Jamaican corals // Nature. 1981. Vol. 294. P. 249–250.

Porter J.W. et al. Primary production and photoadaptation in coral Stylopora // Proc. Roy. Soc. London B. 1984. Vol. 222. P. 161–180.

Potts D.C. Differentiation in coral populations // Atoll. Res. Bull. 1979. Vol. 220. P. 55–74.

Potts D.C. Suppression of coral populations by filamentous algae within damselfish territories // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1977. Vol. 28. P. 207–216.

Potts D.C. Evolutionary disequilibrim among Indo-Pacific corals // Bull. Mar. Sci. 1983. Vol. 33. P. 619–632.

Potts D.C. Generation times and Quaternary evolution of reef–building corals // Paleobiology. 1984. Vol. 10. P. 48–58.

Potts D.C., Swart P.K. Water temperature as an indicator of environmental variability on a coral reef // Limnol. and Oceanogr. 1984. Vol. 29. P. 504–518.

Potts D.C. et al. Dominance of coral community by the genus Porites // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1985. Vol. 23. P. 79–84.

Potts G.W. The schooling ethology of fish Lutjanus monostigma // J. Zool. 1970. Vol. 161. P. 223–235.

Potts M., Whitton B.A. N_2 fixation by blue green algae in lagoon of Aldabra atoll // Oecologia. 1977. Vol. 27. P. 275–283.

Powell N.A. Bryozoa in the Red Sea // Isr. J. Zool. 1969. Vol. 18. P. 357–362.

Prahl H. von. Bleaching and death of corals and 1982–1983 El Nino // Bull. ERFEN. 1985. N 12. P. 21–25.

Pratt E.M. Digestive organs of Alcyonaria // Quart. J. Microsc. Sci. 1905. Vol. 49. P. 327–362.

Preston E.M. Diurnal activity patterns of reef gorgonians // Amer. Zool. 1974. Vol. 14. P. 1286.

Preston E.M., Preston J.L. Ecology of West Indian gorgonians // Bull. Mar. Sci. 1975. Vol. 25. P. 248–258.

Propp M.V. Oxygen and nutrient metabolism of clam Tridacna // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 49–50.
Prostaglandins from Plexaura homomalla. Miami, 1974. 165 p. (Stud. Trop. Oceanogr.; Vol. 12).
Purdy E.G. Recent calcium carbonate facies of Great Bahama Bank // J. Geol. 1963. Vol.71. P.334–355.
Purdy E.C. Reefs configurations: cause abd effects // Reefs in time abd space. Tulsa (Okla), 1974. P.9–16.
Quasim S.Z. Some characteristics of a Trichodesmium bloom in Laccadives// Deep-Sea Res. 1970. Vol.17. P. 655–660.
Quasim S.Z. Primary production in some tropical environments // Marine production mechanisms. Cambridge, 1979. P. 31–69.
Quasim S.Z., Bhattathiri P.M. Primary production of a seagrass bed on Kavaratti atoll // Hydrobiologia. 1971. Vol. 31. P. 29–38.
Quasim S.Z., Bhattathiri P.M., Reddy C.V. Primary production of an atoll in the Laccadives // Intern. Rev. Ges. Hydrobiol. 1972. Vol. 57. P. 207–225.
Quasim S.Z., Sankaranarayanan V.N. Production of particulated matter by the reef of Kavaratti atoll // Limnol. and Oceanogr. 1970. Vol. 15. P. 574–578.
Quasim S.Z., Sankaranarayanan V.N. Organic detritus of a tropical estuary // Mar. Biol. 1972. Vol. 15. P. 193–199.
Randall J.E. Overgrazing of algae by herbivorous marine fishes // Ecology. 1961. Vol. 42. P. 812–814.
Randall J.E. Fish-serving stations // Sea Front. 1962. Vol. 8. P. 40–47.
Randall J.E. Fish populations of artificial and natural reefs // Caribb. J. Sci. 1963. Vol. 3. P. 1–16.
Randall J.E. Effect of grazing on sea grasses by herbivorous reef fishes in the West Indies // Ecology. 1965. Vol. 46. P. 255–260.
Randall J.E. Food habits of reef fishes of the West Indies // Stud. Trop. Oceanogr. 1967. Vol. 5. P. 665–847.
Randall J.E. Chemical pollution in the sea and crown of thorns atarfish // Biotropica. 1972. Vol. 4. P. 132–144.
Randall J.E. Effect of fishes on coral reefs // PCRS-2. 1974. Vol. 1. P. 159–166.
Randall J.E., Ben Tuvia A.. A review of the groupers of the Red Sea // Bull. Mar. Sci. 1983. Vol. 33. P. 373–426.
Randall J.E., Randall H.A. Examples of mimicry and protective resemblance in tropical marine fishes // Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb. 1960. Vol. 10. P. 444–480.
Randall R.H. Morphological divesity in genus Acropora // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 157–164.
Randall R.H. Habitat geomorphology and community structure of coral in the Mariana Islands // PCRS-5. 1985. Vol. 6. P. 261–264.
Rasmont R. Nutrition and digestion in sponges // Chemical zoolgy. N.Y.: Acad. press, 1968. Vol. 2. P. 43–51.
Raymond B. Bombs, dredges and reefs // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 216.
Rayner R.F., Drew E.A. Nutrients and primary productivity in the Chagos Archipelago atolls // Estuar. Coast and Shelf Sci. 1984. Vol. 18. P. 121–132.
Redjale R. Light adaptation strategies of hermatypic corals // Pacif. Sci. 1976. Vol. 30. P. 212.
Reed J.K. Deepest distribution of atlantic hermatypic corals // PCRC-5. 1984. Vol. 6. P. 249–253.
Reed S.A. Raising of larvae and polyps of Pocillopora // Experimental coelenterate biology. Honolulu: Hawaii Univ. prees, 1917. P. 66–72.
Rees J.T. Shallow water octocorals of Puerto Rico // Caribb. J. Sci. 1973. Vol. 10. P. 63–69.
Reese E.S. Residence time by coral reef fisles on "home" reef // Copeia. 1973. N 1. P. 145–148.
Reese E.S. Social behaviour and related ecology of reef fishes // Ztschr. Tierpsychol. 1975. Bd. 37. S. 37–61.
Reese E.S. Coevolution of coral and coral feeding Chaetodontid fishes // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 267–274.
Reese E.S. Predation on coral by fishes chaetodontid // Bull. Mar. Sci. 1981. Vol. 31. P. 594–604.
Reichelt R.E. Infaunal polychaetes of reef crest habitats at Heron Island // Micronesica. 1979. Vol. 15. P. 297–307.
Reichelt R.E. Space: a non-limiting resource in the niches of some abundant reef gastropods // Coral Reefs. 1982. Vol. 1. P. 3–11.
Reichelt R.E., Kohn A.J. Feeding and distribution of predatory gastropods on some GBR platforms // PCRC-5. 1985. Vol. 5. P. 191–196.
Reimer A. Uptake of C^{14}-glycine by zoanthids and their coelenteric bacteria // Biology of coelenerates. Honolulu, 1970. P. 209–217.
Reimer A. Relationships between tropical zoanthids abd their zooxanthellae // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1971a. Vol. 7. P. 207–214.
Reimer A. Feeding behaviour of zoanthids // Pacif. Sci. 1971b. Vol. 25. P. 512–520.
Reimer A. Glutatione-proline activation of feeding behaviour in zoanthid Palythoa // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1972. Vol. 10. P. 177–181.
Reinboth R. Dualistic reproductive behaviour in protogynous fish Thalassoma bifasciatum // Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch. 1973. Bd. 24. S. 174–191.
Reiswig H.M. Particle feeding in natural populations of three marine demosponges // Biol. Bull. 1971. Vol. 141. P. 568–591.

Reiswig H.M. Population dynamics of three Jamaican Demospongiae // Bull. Mar. Sci. 1973. Vol. 23. P. 191–226.

Reiswig H.M. Water transport, respiration and energetics of three tropical marine sponges // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1974. Vol. 14. P. 231–249.

Reiswig H.M. Bacteria as food for sponges // Canad. J. Zool. 1975. Vol. 53. P. 582–589.

Relevante N., Gilmartin B. Dynamics of phytoplankton in the GBR Lagoon // J. Plankton Res. 1982. Vol. 4. P. 47–76.

Relevante N., Williams W.T., Bunt J.S. Distribution of diatoms, dinoflagellates and Trichodesmium in waters of GBR // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1982. Vol. 63. P. 27–45.

Renaud-Mornant J. Haloderma atra (Holothuria) dans lagon di Tiahura, Moorea // Cah. Pacif. 1977. Vol. 20. P. 1–6.

Renaud-Mornant J., Salvat B., Boussy C. Macrobenthos and microbenthos of a Polynesian atoll // Biotropica. 1971a. Vol. 3. P. 36–55.

Renau-Mornant J., Salvat B., Boussy C. Macrobenthos et meyobenthos du lagon de Moruroa // Cah. Pacif. 1971b. Vol. 13. P. 303–323.

Renon J.P. Zooplankton du lagoon de l'atoll de Takapoto // Ann. Inst. Oceanogr. 1977. Vol. 53. P. 213–326.

Phyne C.F. Marine algae of Diego Garcia // Atoll. Res. Bull. 1971. Vol. 149. P. 41–65.

Ricard G. Production of Tridacna maxima on the Takapoto lagoon // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 599–605.

Ricard G. Growth and production of reef molluscs in French Polynesia // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 637–642.

Ricard G., Salvat B. Mollusques du lagon de Tiahura, Moorea // C. r. Acad. sce. D. 1972. Vol. 275. P. 1547–1550.

Ricard M. Diatomées et des Dinoflagelles du plancton cotier de Tahiti // Cah. Pacif. 1970. Vol. 14. P. 254–250.

Ricard M. Production primaire planctonique de trois lagons de l'Archipel de la Société // Ibid. 1976. Vol. 19. P. 383–395.

Ricard M. Phytoplankton production in waters off Fiji and French Polynesia // PCRS-3. 1977a. Vol. 1. P. 343–348.

Ricard M. Ecology of diatoms from two Polynesian Lagoons // Proc. 4th Symp. on recent and fossil mar. diatoms. Oslo, 1977b. P. 389–405.

Ricard M. Les Diatomees des lagon de l'archipel de la Societe // Rev. Algol. 1977 c. Vol. 12. P. 141–336.

Ricard M. Phytoplankton and primary productivity off Moorea Island // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 453.

Ricard M., Delesalle B. Phytoplankton and primary production of the Scilly lagoon waters // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 425–429.

Ricard M., Salvat B. Faeces of Tridacna composition and coral reef importance // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 495–502.

Ricard M. et al. Le plankton du lagon de Takapoto // J. Soc. Ocean. 1979. Vol. 62. P. 47–57.

Rice M.E. Sipunculians of coral reefs // Micronesica. 1976. Vol. 12. P. 119–132.

Rice M.E., Macintyre J.G. Distribution of sipuncula in Carria Bow Cay // Atlantic Barrier Reef Belize. Wash. (D.C.), 1982. P. 202–207.

Richards G.N., Meikle P.J., Yellowlees D. Chemical nature of mucus from coral Acropora // Proc. GBR conf. Townsville, 1983. P. 353–360.

Richardson C.A., Dustan P., Lang J.C. Maintenance of living space by sweeper tentacles of Montastrea cavernosa // Mar. Biol. 1979. Vol. 55. P. 181–186.

Richman S., Loya Y., Slobodkin L.B. The rate of mucus production by corals and its assimilation by the copepod Acantia // Limnol. and Oceanogr. 1975. Vol. 20. P. 918–923.

Richmond R. Energetics in the dispersal of Pocillopora planulae // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 153–156.

Richmond R.H. Reversible metamorphosis in coral planula larvae // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1985. Vol. 22. P. 181–185.

Richmond R.H., Jokiel P.L. Lunar periodicity in larva release in coral Pocillopora at Enewetak and Hawaii // Bull. Mar. Sci. 1984. Vol. 34. P. 280–287.

Rieper M. Bacteria as food for marine harpacticoid copepods // Mar. Biol. 1978. Vol. 45. P. 337–346.

Rinkevich B., Loya Y. Harmful effect of chronical oil pollution on corals // PCRS-3. 1977. Vol. 2. P. 585–591.

Rinkevich B., Loya Y. Effects of crude oil on coral Stylophpra // Mar. Pollut. Bull. 1979a. Vol. 10. P. 328–330.

Rinkevich B., Loya Y. Gonads and planulae of coral Stylophora // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1971b. Vol. 1. P. 113–144.

Rinkevich B., Loya Y. Synchronization in breeding and seasonality of planulae shedding by coral Pocillopora // Ibid. 1979c. Vol. 1. P. 145–152.

Roberts H. Variability of reefs with regard to wave power // PCRS-2. 1974. Vol. 2. P. 497–512.

Roberts H.H. Evidence for strong turbulence and currents in deep reef groove // Limnol. and Oceanogr. 1977. Vol. 22. P. 152–156.

Roberts H.H., Murray S.P., Suhayda J.N. Physical processes in a fringing reef system // J. Mar. Res. 1975. Vol. 33. P. 233–259.

Roberts H.H., Rouse L.J., Walker N.D. Evolution of cold water stress conditions in high latitude reef systems // Caribb. J. Sci. 1983. Vol. 19. P. 55–62.

Roberts H.H., Wiseman W.J., Suchanek T.H. Lagoon sediment transport: effect of Callianassa bioturbation // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 459–465.

Robertson D.R. Social control of sex reversal in a coral reef fish // Science. 1972. Vol. 177. P. 1007–1009.

Robertson D.R. Reproduction of Acanthochromis polycanthus // Ztschr. Tierpsychol. 1973. Bd. 32. S. 319–324.

Robertson D.R., Choat J.H. Protogynous hermaphroditism and social system in labrid fish // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 217–225.

Robertson D.R., Lassig B.R. Coexistence of a group of territorial damselfishes from GBR // Bull. Mar. Sci. 1980. Vol. 30. P. 187–203.

Robertson D.R., Polunin N., Leighton K. The behavioural ecology of three Indian Ocean surgeon fishes // Environ. Biol. Fish. 1979. Vol. 4. P. 125–170.

Robertson D.R., Reinboth R., Bruce R.W. Gonochronism, sex change and spawning in three parrot fiches // Bull. Mar. Sci. 1982. Vol. 32. P. 868–879.

Robertson R. Heliacus (Gastropoda) symbiotic with Zoantharia // Science. 1967. Vol. 156. P. 246–250.

Robertson R. Review of the predators and parasite sof stony corals // Pacif. Sci. 1970. Vol. 24. P. 45–54.

Robertson R. Two prosobranch gastropods symbiotic with Palythoa // Ibid. 1980. Vol. 34. P. 1–15.

Robishaux D.M. Nitrogen storage in the phycobilisomes of red algae // PCRC-5. 1985. Vol. 5. P. 83–86.

Robles C.D., Cubit J. Dipteran larvae grazing on algae // Ecology. 1981. Vol. 62. P. 1536–1547.

Roffman B. Oxygen exchange in some Pacific corals // Comp. Biochem. and Physiol. 1968. Vol. 27. P. 405–418.

Rogers C.S. The effect of shading on coral reef structure and function // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1979a. Vol. 41. P. 269–288.

Rogers C.S. The productivity of San Cristobal reef, Puerto Rico // Limnol. and Oceanogr. 1979b. Vol. 24. P. 342–349.

Rogers C.S. Degradation of reef and fisheries in Western Atlantic // PCRC-5. 1985. Vol. 6. P. 491–508.

Rogers C.S., Salesky N.H. Productivity of Acropora palmata and macroscopic algae from Tague Bay reef // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1981. Vol. 49. P. 179–187.

Rogers C.S. et al. Coral recruitment at St. Croix // Coral Reefs. 1984. Vol. 3. P. 69–76.

Rose C.S., Risk M.J. Increase in Cliona on polluted reef // Mar. Ecol. 1985. Vol. 6. P. 345–363.

Rosen B.R. The distribution of reef coral genera in the Indian Ocean // Symp. Zool. Soc. London. 1971a. Vol. 28. P. 263–299.

Rosen B.R. Reef coral ecology of shallow water environments off Mahe Seychalles // Ibid. 1971b. Vol. 28. P. 163–183.

Rosen B.R. Nature and significance of microatolls // Philos. Trans. Roy. Soc. London B. 1978. Vol. 284. P. 115–122.

Rosen B.R. The tropical high diversity enigma // The evoluting biosphere. Cambridge: Univ. press, 1981. P. 103–129.

Rosen B.R. Darwin, coral reefs and global geology // BioScience. 1982. Vol. 32. P. 519–525.

Rosen B.R. Reef coral biogeography and climate through the late Cainozoic // Fossils and climate. L.: Wiley, 1984. P. 201–262.

Rosen B.R., Taylor J.D. A new mode of reproduction of corals from Aldabra // Science. 1969. Vol. 166. P. 119–121.

Ross C.A. Ecology of Marginopora (Foraminifera) // J. Protozool. 1972. Vol. 19. P. 181–192.

Ross C.A. Calcium carbonate fixation by foraminifera // Reefs and relatcd carbonates. Tulsa (Okla), 1977. P. 217–230.

Ross M.A., Hodson G. Hermatypic coral diversity and zonation at Apo reef, Phillippines // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 281–286.

Ross R.M. Ecology of enmonefish Amphiprion // Ztschr. Tierpsychol. 1978. Bd. 46. S. 71–83.

Ross R.M. Sex change in reef fish Thalassoma duppery // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 575–580.

Roth A.A., Clausen C.D., Yahiki R.Y. Effects of light on coral growth // Pacif. Sci. 1982. Vol. 36. P. 65–81.

Röttger R. Die Kultur von Heterostegina depressa // Mar. Biol. 1972. Vol. 15. P. 150–159.

Roushdy H.M., Hansen V.K. Ophiuroids feeding on phytoplankton Nature. 1960. Vol. 188. P. 517–518.

Roushdy H.M., Hansen V.K. Filtration of phytoplankton by the octocoral Acylonium digitatum // Ibid. 1961. Vol. 190. P. 649–650.

Rowe F.W. et al. Comasterid genera from Australia // Zool. J. Linn. Soc. 1986. Vol. 86. P. 197–277.

Roy K.J., Smith S.V. Coral reef development in turbid waters of Fanning atoll // Pacif. Sci. 1971. Vol. 25. P. 234–348.

Rublee P.A. et al. Bacterial colonization of mucus of soft coral Briarium // Bull. Mar. Sci. 1980. Vol. 30. P. 888–893.

Rudman W.B. The anatomy of opistobranch mollusks and their symbiosis with zooxanthellae // J. Linn. Soc. 1981. Vol. 76. P. 29–49.

Ruggieri G.D. Drugs from the sea // Science. 1976. Vol. 194. P. 491–497.

Russ G. Coral reef fisheries // UNESCO Rep. Mar. Sci. 1984. N 27. P. 75–90.

Russell B.C., Allen G.P., Lubbok H.R. Mimicry in marine fishes // J. Zool. 1976. Vol. 180. P. 407–423.

Russell B.C., Talbot F.G., Domm S. Colonization of artificial reefs by coral reef fishes // PCRS-2. 1974. Vol. 1. P. 207–215.

Russell B.C. et al. Collection and sample of reef fish // Coral reefs research methods. P.: UNESCO, 1978. P. 329–345.

Russell E.S. Abundance of zooplankton in the GBR lagoon and in other regions // Sci. Rep. GBR Exped. 1934. Vol. 2. P. 159–201.

Rutman J., Fisbelon L. Feeding of Crinoids at Eilat // Mar. Biol. 1969. Vol. 3. P. 46–57.

Rüzler K. The role of burrowing sponges in bioerosion // Oecologia. 1975. Vol. 19. P. 203–216.

Rützler K.J., Ferraris D., Larson R.J. A new plankton sampler for coral reefs // Mar. Ecol. 1980. Vol. 1. P. 65–71.

Rützler K.J., Riegler G. Mechanisms of sponge's burrowing // Mar. Biol. 1973. Vol. 21. P. 144–162.

Rylaarsdam K.W. Corals on Jamaican reefs // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1983. Vol. 13. P. 249–260.

Sachet M.H. A summary on information on Rose atoll // Atoll. Res. Bull. 1954. Vol. 29. P. 1–25.

Sakai K., Nishihira M. Benthic foraminifera on the Okinawa reef flat // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 763–766.

Sale M.C., McWilliam P.S., Anderson D.T. Composition of the near reef zooplankton at Heron reef // Mar. Biol. 1976. Vol. 34. P. 59–66.

Sale P.F. Agonistic behaviour and spacing mechanism of a reef fish // Ecology. 1972. Vol. 53. P. 753–758.

Sale P.F. Coexistence in a giuld of territorial fishes at Heron Island // PCRS-2. 1974. Vol. 1. P. 193–206.

Sale P.F. Faunal relationships among the near-reef zooplankton // Mar. Biol. 1978a. Vol. 49. P. 133–140.

Sale P.F. Coexistence of coral reef fishes // Environ. Biol. Fish. 1978b. Vol. 3. P. 85–102.

Sale P.F. The ecology of fishes in coral reefs // Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. 1980. Vol. 18. P. 367–421.

Sale P.F. Structure and dynamics of coral reff fish communities // Theory and management of tropical fishes. Murphy; Manila, 1982. P. 241–253.

Sale P.F. Variability in the structure of reef fish comminities // Prc. GBR conf. Townsville, 1983. P. 239–244.

Sale P.F. The structure of communities of fish in coral reefs // Ecological comminities. Princeton: Univ. press, 1984. P. 479–489.

Sale P.F., Potts D.C., Frankel E. Recent studies on Acanthaster // Search. 1976. Vol. 7. P. 334–338.

Sale P.F. et al. Large scale spatial and temporal variations in recruitment to fish population on coral reef // Oecologia. 1984. Vol. 64. P. 191–198.

Salvat B. Importance la faune mulacologique dans les atolls Polynesiens // Cah. Pacif. 1967. Vol. 11. P. 7–49.

Salvat B. Evaluation quantitative totale benthos d'une atoll // C. r. Acad. sci. D. 1971. Vol. 272. P. 211–214.

Salvat B. Mollusques sur les recifs de l'atoll de Fangataufa (Tuamotu) // PCRS-1. 1972. P. 372–378.

Salvat B. Aggressions humaines en milieu corallien // Rev. Intern. Parcs Nat. 1978. Vol. 3. P. 1–4.

Salvat B. Trouble in paradise: Coral reef parks // Parks. 1979. Vol. 4. P. 1–4.

Salvat B. Preservation of coral reefs // PCRS-4. 1981a. Vol. 1. P. 225–229.

Salvat B. Trade on coral reef molluscs on Polinesia // PCRS-4. 1981b. Vol. 1. P. 331.

Salvat B. The living marine resources of the South Pacific // Ecology and environmental protection in the Pacific region: Publ. XIV Pacif. sci. congr. Moscow, 1981c. P. 119–145.

Salvat B. Research to day on the coral reefs in French Polynesia // Oceanis. 1982. Vol. 8. P. 295–353.

Salvat B. Human impacts on coral reefs. Tahiti, 1987. 200 p.

Salvat B., Renaud-Morant J. Etude du benthos du lagon de Moruroa // Cah. Pacif. 1969. Vol. 13. P. 159–189.

Salvat B., Venec-Peyre M. Foraminifera in Scilly atoll lagoon // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 767–774.

Salvat B. et al. Ecological aspects of coral sand dredging on reef // Abstr. 14th Pacif. sci. congr. Khabarovsk. 1979. P. 44–46.

Sammarco P.W. Diadema and its relationship to coral spat mortality // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1980. Vol. 45. P. 245–272.

Sammarco P.W. Echinoid grazing in the structuring of coral communities manipulations // Ibid. 1982a. Vol. 61. P. 31–55.

Sammarco P.W. Polyp bail-out a new means of reproduction in corals // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1982b. Vol. 10. P. 57–65.

Sammarco P.W. Grazers, coral recruitment patterns and reef recovery // PCRC-5. 1985. Vol. 4. P. 391–397.

Sammarco P.W., Carleton J.H. Damselfish territoriality and coral community structure // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 525–530.

Sammarco P.W., Crenshaw H. Plankton community dynamics of central GBR Lagoon // Mar. Biol. 1984. Vol. 82. P. 167–180.

Sammarco P.W., Levinton J.S., Ogden J.C. Grazing and control of coral reef community structure by Diadema antillarum // J. Mar. Res. 1974. Vol. 32. P. 47–53.

Sammarco P.W., Williams A.H. Damselfish territoriality and coral community structure // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1982. Vol. 8. P. 53–59.

Sammarco P.W. et al. Competitve strategies of soft corals // Coral Reefs. 1983. Vol. 1. P. 173–178.

Santavy D.L. Symbiotic blue bacterium from sponge Terpios // PCRC-5. 1985. Vol. 5. P. 135–140.

Sara M. Symbiosis between Aphanocapsa (Cyanophyceae) and Ircinia variabilis (Demospongiae) // Mar. Biol. 1971. Vol. 11. P. 214–221.

Sara M., Liacil L. Symbiosis of sponges Cliona and zooxanthellae // Nature. 1964. Vol. 203. P. 301–302.

Sargent M.C., Austin T.S. Organic productivity of an atoll // Trans. Amer. Geophys. Union. 1949. Vol. 30. P. 245–249.

Sargent M.C., Austin T.S. Biological economy of coral reefs // Geol. Surv. US Dep. Inter. 1954. Vol. 260-E. P. 293–301.

Sato M. Mortality and growth of juvenile coral Pocillopora // Coral Reefs. 1985. Vol. 4. P. 27–33.

Scatterday J. Reefs of Bonaire, Netherlands Antilles, and their bearing on Pleistocene and Recent reef models // PCRS-2. 1974. Vol. 2. P. 85–106.

Scatterday J. Effect of exposure on coral diversity // Reefs and related carbonates. Tulsa (Okla), 1977. P. 155–169.

Scheuer P.J. Zoanthid's palytoxin // Fortschr. Chem. Org. Natur. 1969. Vol. 27. P. 322–326.

Scheuer P.J., Bagnis R. Ciguaterra-seafood posoning // PCRC-5. 1985. Vol. 4. P. 401–411.

Schlichter D. Absorption of dissolved organic material and lost endogenous photosynthates by alcyonarian Heteroxenia // Oecologia. 1982. Vol. 53. P. 40–49.

Schmaljohann R., Rottger R. Die Symbionten des foraminifere Heterostegina sind Diatomeen // Naturwissenschaften. 1976. Bd. 63. S. 486–487.

Schmidt H. Die Nesselkapseln der Anthozoen // Helgoland. Wiss. Meeresuntersuch. 1972. Bd. 23. S. 422–458.

Schmidt H. On the evolution of Authozoa // PCRS-2. 1974. Vol. 1. P. 533–560.

Schneider W.P. et al. Isolation of prostaglandins from Plexaura homomalla // J. Amer. Chem. Soc. 1977. Vol. 99. P. 1222–1232.

Schoenberg D.A. Intraspecific variations in zooxanthellae // Endocytobiology. B., 1980. Vol. 1. P. 155–163.

Schoenberg D.A., Trench R.K. Genetic variation and specificity in Symbiodinium microadriaticum // Proc. Roy. Soc. London B. 1980. Vol. 207. P. 445–460.

Schroeder J.H. Submarine carbonate cements in Holocene Bermuda reef cups // Geol. Rdsch. 1972. Vol. 61. P. 708–730.

Schuhmacher H. Ökologische Anpassungen von Acabaria in Roten Meer // Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch. 1973. Bd. 25. S. 461–472.

Schuhmacher H. The settlements of corals on artificial reefs and grazing by sea urchins // PCRS-2. 1974. Vol. 1. P. 257–267.

Schuhmacher H. Alcyonaceae in der Riffbiozönosen des Roten Meers der GBR // Verh. Dt. Zool. Ges. 1975. Bd. 76. S. 380–384.

Schuhmacher H. Adaptations to sedimentation and substrate in Fungiid corals // Intern. Rev. Ges. Hydrobiol. 1979. Vol. 64. P. 207–243.

Schuhmacher H. Reef building properties of Tubastera // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1984. Vol. 20. P. 93–99.

Schuhmacher H., Zibrowins H. What is hermatypic in coral and other organisms // Coral Reefs. 1985. Vol. 4. P. 1–9.

Scoffin T.P. Fossilization of two Bermuda patch reefs // Science. 1972. Vol. 178. P. 1280–1282.

Scoffin T.P., Dixon J.E. The distrubution and structure of coral reefs // Biol. J. Linn. Sco. 1983. Vol. 20. P. 11–38.

Scoffin T.P., Stoddart D.R. The nature of micro-atolls // Philos. Trans. Roy. Soc. London B. 1978. Vol. 284. P. 99–122.

Scott B.D., Jitts H.R. Photosynthesis of phytoplankton and zooxanthellae on a coral reef // Mar. Biol. 1971. Vol. 41. P. 307–315.

Scott G., Rotondo G. A model to explain the difference between Pacific plate island-atoll types // Coral Reefs. 1983. Vol. 1. P. 139–150.

Sebens K.P. Autotrophic and heterotrophic nutrition of coral reef zoanthids // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 397–404.

Sebens K.P. Intertidal distribution of zoanthids on the Caribbean coast of Panama // Bull. Mar. Sci. 1982. Vol. 32. P. 316–335.

Sebens K.P., De Riemer K. Diel cycles of expansion and contraction in coral reef anthozoans // Mar. Biol. 1977. Vol. 43. P. 247–256.

Sebens K.P., Koehl M.A. Predation on zooplankton by Anthozoans, Alcyonium and Metridia // Ibid. 1984. Vol. 81. P. 855.

Segel L.A., Ducklov H.W. Influence of sublethal stresses on coral bacterial dynamic // Bull. Mar. Sci. 1982. Vol. 32. P. 919–935.

Serene R. Brachyuran fauna of Indo-Pacific coral reefs // PCRS-1. 1972. P. 419–424.

Setchell W.A. Phytogeographical notes on Tahiti // Univ. Cal. Publ. Bot. 1926. Vol. 12. P. 291–324.

Sewell R.B. Studies on coral and coral formations in Indian waters // Mem. Asiat. Soc. Beng. 1935. Vol. 9. P. 461–540.

Shackleton N.J., Opdyke N.J. Stratigraphy of equatorial Pacific in a 10^5-10^6 years scale // Quatern. Res. 1973. Vol. 3. P. 39–55.

Shapiro D.Y. Social groups of hermaphroditic fish Anthias squamipinnus // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 571–576.

Shapiro D.Y. Social behaviour and sex reversal in hermaphroditic fish // Adv. Stud. Behav. 1979. Vol. 10. P. 43–102.

Shapiro D.Y. Coloration changes during sex reversal in fish Anthias squamipinnis // Bull. Mar. Sci. 1981. Vol. 31. P. 383–398.

Shelley C. Growth of Holothurians and their fisheries potential // PCRC-5. 1985. Vol. 5. P. 297–301.

Sheppard A.L. Molluscan fauna of Chagos // Coral Reefs. 1984. Vol. 3. P. 43–50.

Sheppard C.R. Interspecific aggression between reef corals and their distribution // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1979. Vol. 1. P. 237–247.

Sheppard C.R. Coral cover, zonation and diversity in reefs of Chagos // Ibid. 1980. Vol. 2. P. 193–205.

Sheppard C.R. Coral fauna of Chagos // J. Natur. Hist. 1981a. Vol. 15. P. 607–621.

Sheppard C.R. Reach of aggressively interacting corals // PCRS-4. 1981b. Vol. 2. P. 363–369.

Sheppard C.R. Coral populations on reef slopes and their major control // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1982. Vol. 7. P. 83–115.

Sheppard C.R. Unoccupied substrate in the central GBR // Ibid. 1985. Vol. 25. P. 259–268.

Sherr B., Sherr E. Enumeration of microprotozoa by epifluorescent microscopy // Estuar. Coast and Shelf. Sci. 1983. Vol. 16. P. 1–7.

Shinn E.A. Spurs and grove formation on the Florida reef tract // J. Sediment. Petrol. 1963. Vol. 33. P. 291–303.

Shinn E.A. Coral growth rate — an environmental indicator // J. Paleontol. 1966. Vol. 40. P. 233–240.

Shinn E.A. Coral recovery in Florida // Environ. Geol. 1976. Vol. 1. P. 241–254.

Shinn E.A. et al. Spurs and grooves revisted // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 475–483.

Shipp R.L. Feeding behavior of mooray eel Gymnothorax pictus // Copeia. 1971. N 3. P. 570–574.

Shirayama Y., Horikoshi M. Growth forms of corals and coral associated fauna // J. Oceanogr. Soc. Jap. 1982. Vol. 38. P. 193–207.

Shirota H. Plankton of South Vietnam. Tokyo: OTCA, 1966. 466 p.

Shlesinger Y., Loya Y. Coral community reproductive patterns // Science. 1985. Vol. 228. P. 1333–1335.

Siebeck O. Depth-dependent UV tolerance in reef coral in the GBR // Naturwissenschaften. 1981. Bd. 68. S. 426–428.

Sieburth J.McN. Sea microbes. Oxford: Univ. press, 1978. 320 p.

Sieburth J. McN., Jensen A. Production of extracellular organic carbon by littoral marine algae // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1969. Vol. 3. P. 290–309.

Simkiss K. Phosphates as a crystal poisons of calcification // Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. 1964. Vol. 39. P. 487–505.

Simmons J. Particulate organic matter near the reef // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1979. Vol. 1. P. 7–11.

Singh A.P., Mercer E.H. Algal symbiont of a soft coral // J. Phycol. 1976. Vol. 12. P. 464–461.

Skyring G.M. Anaerobic microbial processes in reef sediments // PCRC-5. 1985. Vol. 3. P. 421–425.

Skyring G.M., Chambers L.A. Sulphate reduction in carbonate sediments of a coral reef // Austral. J. Mar. and Freshwater Res. 1976. Vol. 27. P. 595–602.

Slobodkin L.B. Toward a predictive theory of evolution // Population biology and evolution. Syracuse: Univ. press, 1968. P. 187–205.

Smith C.L. Rotenone stations in studying of coral reef fishes // Amer. Mus. Novit. 1973. N 2512. P. 1–21.

Smith C.L. Reef fish communities order and chaos // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 21–23.

Smith C.L. Coral reef fish communities // Environ. Biol. Fish. 1978. Vol. 3. P. 109–178.

Smith C.L., Tyler J.C. Space sharing in a coral reef fish communities // Results of Tektite program. Los Angeles, 1972. P. 125–176.

Smith C.L., Tyler J.C. Resource sharing in coral reefs // Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch. 1973. Bd. 24. S. 264–275.

Smith D.C. Principles of the colonization of cells by symbiotic algae // Endocytobiology. B.: De Gruyter, 1980. P. 317–332.

Smith D.F. Primary production of two foraminifera-zooxanthellae symbionts // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 593–597.

Smith J.R. Traditional fisheries in Philippines // Proc. V Intern. symp. trop. ecol. Miami, 1980. P. 1135–1140.

Smith S.R. Reef damage and recovery after ship grounding // PCRC-5. 1985. Vol. 6. P. 497–508.

Smith S.V. Organic production respiration and calcification in Enivetor reef flat // Limnol. and Oceanogr. 1973. Vol. 18. P. 106–120.

Smith S.V. Coral reef carbon dioxide flux // PCRS-2. 1974. Vol. 1. P. 77–85.

Smith S.V. Responses of coral reef of Keneohe bay to sewage stress // PCRS-3. 1977. Vol. 2. P. 577–582.

Smith S.V. Coral reef area and contribution to ocean's resources // Nature. 1978. Vol. 273. P. 225–226.

Smith S.V. Carbon metabolism of coral reefs at high latitude // Limnol. and Oceanogr. 1981. Vol. 26. P. 612–621.

Smith S.V. Coral reef calcification // Perspectives on coral reefs. Townsville, 1983. P. 240–244.

Smith S.V. Phosphorus versus nitrogen limitation in the marine environment // Limnol. and Oceanogr. 1984. Vol. 29. P. 1149–1160.

Smith S.V., Harrison J.T. $CaCO_3$ production at Enivetok atoll // Science. 1977. Vol. 197. P. 556–559.

Smith S.V., Jokiel P.L. Water composition and biogeochemical gradients in Canton atoll // Atoll. Res. Bull. 1978. Vol. 221. P. 15–53.

Smith S.V. et al. Biogeochemical budjet in coral reef ecosystems // Ibid. 1975. Vol. 220. P. 1–11.

Smith S.V., Kinsey D.W. $CaCO_3$ production, reef growth and sea level change // Science. 1976. Vol. 194. P. 937–939.

Smith S.V., Kinsey D.W. Calcification and organic carbon metabolism as indicated by carbon dioxide // Coral reefs research methods. P.: UNESCO, 1978. P. 469–484.

Smith S.V., March J.A. Organic carbon production on reef flat of Enivetok atoll // Limnol. and Oceanogr. 1973. Vol. 18. P. 953–961.

Smith S.V., Pesret F. Carbon flux in the Fanning Island lagoon // Pacif. Sci. 1974. Vol. 28. P. 225–246.

Smith S.V. et al. Flux suspended $CaCO_3$ in Fanning Island Lagoon // Ibid. 1971. Vol. 25. P. 206–221.

Smith W.A. Cirripedes from Diego Garcia // Atoll. Res. Bull. 1971. Vol. 149. P. 103–123.

Soegirato A. Marine park system in Indonesia // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 287–292.

Soliman G.W. Coral boring molluscs of the Red Sea // Amer Zool. 1969. Vol. 9. P. 887–894.

Sorokin Yu.I. Microbiological aspects of productivity of coral reefs // Biology and geology of coral reefs / Ed. O. Jones, R. Endean. N.Y.: Acad. press, 1973a. Vol. 2. P. 17–45.

Sorokin Yu.I. Feeding of corals with bacteria and DOM // Limnol. and Oceanogr. 1973b. Vol. 18. P. 380–385.

Sorokin Yu.I. Bacteria as a component of coral reef community // PCRS-2. 1974. Vol. 1. P. 3–10.

Sorokin Yu. I. Microbial production in coral reef community // Arch. Hydrobiol. 1978a. Vol. 83. P. 281–323.

Sorokin Yu.I. Decomposition of organic matter and nutrients regeneration // Marine ecology. N.Y.; L.: Interscience. 1978b. Vol. 5. P. 501–616.

Sorokin Yu.I. Mecroheterotrophic organisms in marine ecosystems // Analysis of marine ecosystem. N.Y.: Acad. press, 1981a. P. 293–342.

Sorokin Yu.I. Biomass, feeding and metabolism of corals from GBR // PCRS-4. 1981b. Vol. 2. P. 27–32.

Sorokin Yu.I. Periphytonic and benthic microflora on the reef // PCRS-4. 1981c. Vol. 2. P. 443–447.

Sorokin Yu.I., Wyshkwartzev D.I. Feeding on dissolved organic matter of some marine animals // Aquaculture. 1973. Vol. 2. P. 141–148.

Soule D.F., Soule J.D. Information on reef bryozoans // Micronesica. 1976. Vol. 12. P. 157–164.

Soule J.D. Bryozoan-substrate interface // Living and fossil bryozoa. L.: Acad. press, 1973. P. 343–347.

Soule J.D., Soule D.F. Bryozoan-coral interface // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 335–340.

Sournia A. Phytoplankton marine et production primaire à Tulear // Hydrobiologia. 1968a. Vol. 31. P. 545–560.

Sournia A. Annual cycle of phytoplankton and of primary production in tropical seas // Mar. Biol. 1969. Vol. 3. P. 287–303.

Sournia A. Une période de poussées phytoplanctonique pres de Nosy Be (Madagascar) // Cah. ORSTOM. Océanogr. 1972. Vol. 10. P. 151–159.

Sournia A. Primary production of sands in the lagoon and the role of foraminiferan symbiosis // Mar. Biol. 1976a. Vol. 37. P. 29–32.

Sournia A. Oxygen metabolism of a fringing reef in French Polynesia // Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch. 1976b. Bd. 28. S. 401–410.

Sournia A. Abendance du phytoplancton les côtes des îles Marqueses // C. r. Acad. sci. D. 1976c. Vol. 282. P. 553–555.

Sournia A. Production primaire dans les résifs coralliens // Ann. Inst. Oceanogr. 1977. Vol. 53. P. 47–74.

Sournia A., Delesalle B., Ricard M. Production organique d'un recif barriere de la Polinesie Francaise // Oceanol. acta. 1981. Vol. 4. P. 112–119.

Sournia A., Ricard M. Production primaire planktonique dans lagons de Moorea et de Takapoto // C. r. Acad. sci. D. 1975a. Vol. 280. P. 741–743.

Sournia A., Ricard. M. Phytoplankton and primary productivity Takapoto atoll // Micronesica. 1975b. Vol. 11. P. 159–166.

Sournia A., Ricard M. Phytoplankton and primary production in two reef areas of French Polynesia // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1976a. Vol. 21. P. 129–140.

Sournia A., Ricard M. Laproductivite du lagon d'atoll Takapoto // Vie et milieu B. 1976b. Vol. 26. P. 243–279.

Springer V.G., McLean A.J. Behaviour of some Florida coral fish // Amer. Med. Natur. 1962. Vol. 67. P. 386–397.

Springer V.G., Smith-Vaniz W.E. Mimic relationships of Blennidae fishes // Smithsonian Contrib. Zool. 1972. Vol. 112. P. 1–36.

Stanley G.D. Early history of scleractinian corals // Geology. 1981. Vol. 9. P. 507–511.

Stanton R.J. Factors shaping organic carbonate buildups // Bull. Amer. Assoc. Retrol. Geol. 1967. Vol. 51. P. 2463–2467.

Starck W.A., Schroeder K.E. A coral reef at hight // Sea Flont. 1965. Vol. 11. P. 66–79.

Starck W.A., Schroeder R. The grey snapper Lutjanus griseus // Stud. Trop. Oceanogr. 1970. Vol. 10. P. 224.

Stark L. Almodovar L., Krauss R. Rate of calcification in Halimeda // J. Phycol. 1969. Vol. 5. P. 305–312.

Stearn C.W., Scoffin T.P., Martindale W. $CaCO_3$ budjet of a fringing reef in Barbados // Bull. Mar. Sci. 1977. Vol. 27. P. 479–510.

Stehli F., Wells J. Diversity and age patterns in hermatypic corals // Syst. Zool. 1971. Vol. 120. P. 115–126.

Stephens G.C., Schinske R.A. Uptake of amino acids by marine invertebrates // Limnol. and Oceanogr. 1961. Vol. 6. P. 175–181.

Stephenson T.A., Stephenson A. Growth and asexual reproduction of corals // Sci. Rep. GBR Exped. 1933. Vol. 3. P. 200–207.

Stephenson W., Endean R., Bennet I. Survey of marine fauna of Low Isles, Queensland // Austral. J. Mar. and Freshwater Res. 1958. Vol. 9. P. 266–318.

Stevenson D.K., Marshall N. The ficheries potential of coral reefs // PCRS-2. 1974. Vol. 1. P. 147–156.

Stevenson R.A. On feeding behaviour of the bicolor damselfish Eupomacentrus partitus // Behaviour of marine animals. N.Y.: Plenum press, 1972. P. 278–302.

Stiasny G. System der Octocorallia // Zool. meded. 1939. Vol. 21. P. 367–368.

Stiasny G. Gorbonaria aus dem Roten Meer // Publ. Mar. Biol. Stn. Ghardaga. 1940. N 2. P. 121–131.

Stimson J.S. Mode and timing of reproduction in some corals of Hawaii and Enevetak // Mar. Biol. 1978. Vol. 48. P. 173–184.

Stoddart D.R. Catastrophic storm effects on the British Hondruas reefs and cays // Nature. 1962. Vol. 196. P. 512–515.

Stoddart D.R. Ecology and morphology of recent coral reefs // Biol. Rev. 1969a. Vol. 44. P. 433–498.

Stoddart D.R. Post hurricane changes on the British Honduras reefs // Atoll. Res. Bull. 1969b. Vol. 131. P. 1–25.

Stoddart D.R. On the Indian Ocean reef morphology // Symp. Zool. Soc. London. 1971. Vol. 28. P. 3–38.

Stoddart D.R. Catastrophic damage to coral reef by earthquake // Nature. 1972. Vol. 239. P. 51–52.

Stoddart D.R. Post Hurricane changes on the British Honduras reefs // PCRS-2. 1974. Vol. 2. P. 473–484.

Stoddart D.R. Mangroves as successional stages at inner reefs of GBR // J. Biogeogr. 1980. Vol. 7. P. 269–289.

Stoddart D.R. Coral reefs: the coming crisis // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 33–36.

Stoddart D.R. Hurricane effects of coral reefs // PCRS-5. 1985. Vol. 3. P. 349–351.

Stoddart D.R., Johannes R.E. Coral reefs research methods. P.: UNESCO, 1978. 581 p.

Stoddart D.R. et al. Evolution of reefs and islands // Philos. Trans. Roy. Soc. London B. 1978. Vol. 248. P. 149–161.

Stoddart J.A. Asexual production of planulae in coral Pocillopora // Mar. Biol. 1983. Vol. 76. P. 272–284.

Stoddart J.A., Black R. Cycles of gametogenesis and planulation in coral Pocillopora // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1985. Vol. 23. P. 153–164.

Stoll L.M. Hormonal control of sexually dimorphing pigmentation of Thalassoma bifasciatum // Zoologica. 1968. Vol. 40. P. 125–131.

Stone R.B. Artificial reef and fishery management // Fisheries. 1978. Vol. 3. P. 2–4.

Stone R.B. et al. Fish population on artificial and natural reefs // Mar. Fish. Rev. 1979. Vol. 41. P. 1–11.

Stubblefield C.J. Sessile marine organisms in pre-Masozoic strata // Quart. J. Geol. Soc. London. 1960. Vol. 116. P. 219–238.

Suchanek T.H. Sponges as space competitors in deep coral reef communities // Ecology of deep and shallow coral reefs. Wash. (D.C.), 1983. Vol. 1. P. 55–61.

Suchanek T.H., Green D.J. Competition between Palythoa and other sessile invertibrates // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 679–684.

Sudara S. Conditions of coral reefs in Thailand // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 209–214.

Sumner R., Loya Y., Slobodkin L.B. Rate of mucus production by corals and its assimilation by copepod // Limnol. and Oceanogr. 1975. Vol. 20. P. 918–923.

Sutton M. Relationships between reef fishes and coral reefs // Perspectives on coral reefs. Townsville, 1983. P. 248–252.

Swenney B.M. Circadian phythms in corals Fungiidae // Biol. Bull. 1976. Vol. 151. P. 236–246.

Sy J. C. et al. Coral community structure at Mactan Island. Philippines // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 263–269.

Szamant A. Reproductive ecology of Caribbean reef corals // Coral Reefs. 1986. Vol. 5. P. 43–54.

Szamant-Froelich A. Coral nutrition // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1981. Vol. 55. P. 133–144.

Szamant-Froelich A. Functional aspects of nutrient cycling on coral reefs // Ecology of deep and shallow coral reefs. Wash. (D.C.), 1983. Vol. 1. P. 133–140.

Szamant-Froelich A. Reproduction and recruitment of corals // PCRC-5. 1985a. Vol. 4. P. 399–402.

Szamant-Froelich A. Colony size and reproduction abllity of coral Montastrea // PCRC-5. 1985b. Vol. 4. P. 295–300.

Szamant-Froelich A., Pilson M.E. Feeding frequency and symbiosis with zooxanthellae // J. Exp. Biol. and Ecol. 1980. Vol. 48. P. 85–97.

Szamant-Froelich A., Riggs L., Reutter M. Sexual reproduction in Caribbean reef corals // Amer. Zool. 1984. Vol. 23. P. 961.

Tait R.J. Wave set up on coral reefs // J. Geophys. Res. 1972. Vol. 77. P. 2077–2211.

Talbot F.H., Gilbert A. Reef fishes in samples from Indo-West Pacific // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 485–489.

Talbot F.H., Russel B.C., Anderson G.R. Coral reef fish communities // Ecol. Monogr. 1978. Vol. 48. P. 425–440.

Taylor D.L. Symbiotis pathways of carbon in coral reef ecosystems // Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch. 1973a. Bd. 24. S. 276–296.

Taylor D.L. Algal symbionts of invertebrates // Annu. Rev. Microbiol. 1973b. Vol. 27. P. 171–181.

Taylor F.J.R. Possible free living zooxanthellae in tide pools // Endocytobiology. B.: De Gruyter, 1980. Vol. 2. P. 666–669.

Taylor J.D. Coral reef around Mahe, Seychelles // Philos. Trans. Roy. Soc. London. B. 1968. Vol. 254. P. 129–206.

Taylor J.D. Marine mollusca from the Diego Garsia // Atoll. Res. Bull. 1971a. Vol. 149. P. 105–125.

Taylor J.D. Reef associated molusca in the western Indian Ocean // Symp. Zool. Soc. London. 1971b. Vol. 28. P. 501–531.

Taylor J.D. Brachyura and Anomura from Diego Garcia // Atoll. Res. Bull. 1917c. Vol. 149. P. 93–101.

Taylor J.D. Abundance and diel of muricacean gastropods at Aldabra Atoll // Zool. J. Linn. Soc. 1976. Vol. 59. P. 155–193.

Taylor J.D. Diel of predatory gastropods at Addu Atoll, Maldives // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1978. Vol. 31. P. 83–107.

Taylor J.D. Food web involving predatory reef gastropods // Ibid. 1984. Vol. 74. P. 273–290.

Taylor J.D., Lewis M. The fauna of sea grass beds of Mahe // J. Natur. Hist. 1970. Vol. 4. P. 199–220.

Taylor W.R. Plants of Bikini. Ann Arbor: Univ. Mich. press, 1950. 227 p.

Taylor W.R. Marine algae of eastern tropical coasts of Americas. Ann Arbor: Univ. Mich. press, 1960. 870 p.

Teichert C. Coid- and deep-water coral banks // Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol. 1958. Vol. 42. P. 1064–1082.

Theodor J. Trois formes adaptatives d'Eunicella // Vie at milieu. 1963. Vol. 14. P. 815–818.

Theodor J. Ecologie et comportement de la planula des gorgones // Vie et milieu. A. 1967. Vol. 18. P. 291–301.

Thom B.G., Chappell J. Holocene sea levels relative to Australia // Search. 1975. Vol. 6. P. 90–93.

Thom B.G., Chappell J. Holocene sea level change: An interpretation // Philos. Trans. Roy. Soc. London A. 1978. Vol. 291. P. 187–194.

Thomas P.A. Boring sponges of Gulf of Mannar // PCRS-1. 1971. P. 334–344.

Thomassin B. Peuplements de sables coralliens, Recif de Tulear // Rec. Trav. Sr. Mar. Endoume. 1969. Vol. 9, suppl. P. 59–133.

Thomassin B.A. Carcinological fauna from Tulear // PCRS-2. 1974. Vol. 1. P. 297–307.

Thomassin B.A. Feeding behaviour of sea star Culcita schmideliana // Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch. 1976. Bd. 28. S. 51–65.

Thomassin B.A., Ganelon P. Molluscan assemblages on the boulder tracts of Tulear coral reefs // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 249–252.

Thomassin B.A. et al. Macrofauna and meiofauna in the coral sediment on Tiahura reef, Moorea // Tethys. 1982. Vol. 10. P. 392–397.

Thomassin B.A., Masse J.P. Les recifs coralliens actuels et leur controle sur l'environment // Ibid. 1985. Vol. 11. P. 288–301.

Thomassin B.A., Vivier M.H., Vitiello P. La meiofaune et macrofaune des sables coralliens de Tulear // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1976. Vol. 22. P. 31–53.

Thompson J. et al. Effect of drilling mud on reef corals // Marine environmental pollution. Amsterdam: Elsevier, 1980. P. 433–453.

Thompson R.D., Golding T.J. Tidelly induced "upwelling" by GBR // J. Geophys. Res. 1982. Vol. 86. P. 6517–6521.

Thornton E.B., Lee T.T., Black K.T. Wave transformation across coral reef // Trans. Amer. Geophys. Union. 1976. Vol. 79. P. 1–98.

Thorp E.M. Calcareous deposits of Florida and Bahams // Carnegie Inst. Wash. Pap. Dep. Mar. Biol. 1936. Vol. 29. P. 37–120.

Thresher R.E. Determinants of social organization of reef fishes // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 551–553.

Thrasher R.E. Reproduction in reef fishes // T. F. N. Publishers Neptune Sity, 1984. 390 p.

Thurber D.J. Ages of Pacific atoll corals // Science. 1965. Vol. 149. P. 55–58.

Tiffon Y., Bouillon J. Digestion extracellulaire dans la cavite gastrique de Cerianthus // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1975. Vol. 18, P. 255–269.

Titlyanov E.A. Adaptation of reef building corals to low light intensity // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 39–44.

Titlyanov E.A., Shaposhnikova M.G., Zvalinsky V.I. Photosynthesis and adaptation of corals to irradiance // Photosynthetica. 1980. Vol. 14. P. 413–421.

Tixier-Durivault A. Les Octocoralliaires de Madagascar // Faune Madagascar. 1966. Vol. 21. P. 1–456.

Tolbert N.E., Osmond C.B. The GBR photorespiration expedition // Austral. J. Plant. Physiol. 1976. Vol. 3. P. 1–8.

Tracey J.J., Ladd H.S., Hoffmeister J.E. Reefs of Bikini // Bull. Geol. Soc. Amer. 1948. Vol. 59. P. 861–878.

Tracey J.J., Ladd H.S. Quaternary history of Enivetak and Bikini atolls // PCRS-2. 1974. Vol. 2. P. 537–550.

Tranter D.J., George J. Zooplankton abundance at atolls in the Laccadives // PCRS-1. 1972. P. 239–256.

Trench R.K. The effect of homogenates of host tissues on the excretion of photosynthetic products in vitro by zooxanthellae // Proc. Roy. Soc. London B. 1971. Vol. 177. P. 251–263.

Trench R.K. Nutritional potential of Zoanthus sociatus // Helgoland. Wiss. Meeresuntersuch. 1974. Bd. 26. S. 174–216.

Trudgill S.T. The erosion of limestrones on Aldabra atoll // J. Geomorphol. 1976. Vol. 26, suppl. P. 64–200.

Trudgill S.T. Rates of erosion of reef Limestones // Perspectives on coral reefs. Townsville, 1983. P. 256–260.

Tsuda R.T. The brown algae of Guam // Micronesica. 1972. Vol. 8. P. 87–115.

Tsuda R.T. Seasonal aspects the Guam Phaeophyta // PCRS-2. 1974. Vol. 1. P. 43–47.

Tsuda R.T. Zonation Phaeophyta reefs of Guam // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 371–376.

Tsuda R.T. Seagrasses on reff flats of Micronesia // Abstr. 14th Pacif. sci. congr. Khabarovsk, 1979. Pt G. P. 13.

Tsuda R.T., Kami H.T. Algal succession on artificial reef // J. Phycol. 1973. Vol. 9. P. 260–264.

Tsuda R.T., Wray F.O. Bibliography of marine benthic algae in Micronesia // Micronesica. 1977. Vol. 13. P. 85–120.

Tunnicliffe V. The role of boring sponges in coral Fracture // Biologie des Spongiaires. P.: CNRS, 1978. P. 309–319.

Tunnicliffe V. Breakage and propagation of coral Acropora // Proc. Nat. Acad. Sci. US. 1981. Vol. 78. P. 2427–2431.

Tunnicliffe V. Effects of wave induced flow on a reef coral // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1982. Vol. 64. P. 1–10.

Tursch B. et al. Terpenoids from coelenterates // Marine natural products. N.Y.: Acad. press, 1978. P. 247–296.

Tursch B., Tursch A. The soft coral communite at Laing Island, Papua New Guinea // Mar. Biol. 1982. Vol. 68. P. 321–332.

Tyler J.C. Habitat preferences of fiches in shrub corals GBR // Proc. Nat. Acad. Sci. US. 1971. Vol. 123. P. 1–26.

Ulken A. Role of phycomycetes in food web on mangrove swamps // Kiel. Meeresforsch. 1981. Bd. 5, S.-H. S. 425–428.

UNEP coral reef monitoring handbook. Nairobi, 1984. 22 p.

UNESCO reports in marine science. Coral taxonomy. P., 1985. 44 p.

Vacelet J. L'association une cyanophycea chroococcale et eponge Verongia // J. Microsc. 1971. Vol. 12. P. 363–380.

Vacelet J. La place des spongiares dans les systems trophiques marins // Spongiaires. P.: CNRS, 1979. P. 259–270.

Vacelet J. Algal-sponge symbioses in the coral reefs // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 713–719.

Vacelet J., Donaday C. Association between sponges and bacteria // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1977. Vol. 30. P. 301–314.

Vacelet J., Vasseur P. Sponge distribution in coral reefs // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 113–117.

Vadas R.L., Ogden J.C., Taxis T.M. Population dynamics of algae Penicillus // Amer. Zool. 1989. Vol. 20. P. 811.

Van den Hoek C. Algal vegetation off coasts of Curačao // Proc. Knkl. nederl. acad. wetensch. C. 1969. Vol. 72. P. 537–577.

Van den Hoek C. et al. Algal zonation in reef off Curacao // Aquat. Bot. 1975. Vol. 1. P. 269–308.

Van den Hoek C. et al. The distribution of algae, corals and gorgonians in coral reef of Curacao // Ibid. 1978. Vol. 5. P. 1–46.

Vandermeulen J.H. Structure of planula of coral Pocillopora // Mar. Biol. 1974. Vol. 21. P. 239–249.

Vandermeulen J.H., Davis N., Muscatine L. The effect on inhibitors of photosynthesis on of zooxanthellae in corals // Ibid. 1972. Vol. 16. P. 185–195.

Vandermeulen J.H., Muscatine L. Influence of symbiotic algae on calcification in reef corals // Symbiosis in the sea. Columbia (S.C.), 1974. P. 1–19.

Vandermeulen J.H., Watabe N. Skeleton formation by newly settled planula of coral Pocillopora // Mar. Biol. 1973. Vol. 23. P. 47–57.

Van Morsel G.W. Reproductive strategy in two closely related corals, Agaricia // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1983. Vol. 13. P. 273–283.

Vant Hof T. Economic benefits of marine parks in Caribbean // PCRC-5. 1985. Vol. 6. P. 551–555.

Vasseur P. Dark reef galleries of Tulear and theit sessile communities // PCRS-2. 1974. Vol. 2. P. 143–159.

Vasseur P. Cryptic sessile communities on reef flats of Tulear // PCRS-2. 1977. Vol. 1. P. 95–100.

Vaugelas V.J. de. Organic matter compostion in lagoon sediments of French Polynesia // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 411–417.

Vaughan T.W. Studies of gelolgy and of Madreporaria of the Bahamas // Carnegie Inst. Wash. Yb. 1912. N. 11. 290 p.

Vaughan T.W. Ecology of the Floridian and Bahaman corals // Proc. Nat. Acad. Sci. US. 1916. Vol. 2. P. 95–100.

Vaughan T.W. Fossil corals with an account of Ancient and Recent coral reefs // US Nat. Mus. Bull. 1919a. Vol. 103. P. 189–524.

Vaughan T.W. Corals and formation of coral reefs // Smithsonian Institute annual report. Wash. (D.C.), 1919b. P. 189–258.

Vaughan T.W., Wells J.W. Revision of Scleractinia // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1943. N 44. P. 363.

Veeh H. Uranium dating of phosphate deposits on coral islands // PCRC-5. 1985. Vol. 3. P. 463–466.

Velimirov B., King J. Calcification in octocoral Eunicella // Mar. Biol. 1979. Vol. 50. P. 349–358.

Vereschi E., Fricke H. Light responses of coral Plerogyra // Ibid. 1986. Vol. 90. P. 395–402.

Veron J.E.N. Biogeography of corals // PCRC-5. 1985. Vol. 4. P. 83–90.

Veron J.E.N., Hudson R.C. Ribbon reefs // Philos. Trans. Roy. Soc. London B. 1978. Vol. 284. P. 3–21.

Veron J.E.N., Pichon M. Scleractinia of Eastern Australia. Pt 1. Townsville, 1976. 86 p. (Monogr. Ser. AIMS; Vol. 1).

Veron J.E.N., Pichon M. Scleractinia of Eastern Australia. Pt. 3. Townsville, 1979. 444 p. (Monogr. Ser. AIMS; Vol. 4).

Veron J.E.N., Pichon M., Wijsman-Best M. Scleractinia of Eastern Australia. Pt 2. Townsville. 1977. 233 p. (Monogr. Ser. AIMS; Vol. 3).

Veron J.E.N., Wallace C.C. Scleractinia. Pt 5. Canberra, 1984. 481 p.

Verseveldt J. Alcyonaceae from Red Sea // Isr. J. Zool. 1974. Vol. 23. P. 53–67.

Verseveldt J. Australian Octocorallia // Austral. J. Mar. and Freshwater Res. 1977. Vol. 28. P. 171–240.

Verseveldt J., Tursch A. Octocorallia from the Bismarck Sea // Zool. meded. 1979. Vol. 54. P. 134–148.

Vine P.J. Densities of Acanthaster in the Pacific // Nature. 1970. Vol. 228. P. 341–342.

Vine P.J. Acanthaster plaques: the natural cases theory // Atoll. Res. Bull. 1973. Vol. 166. P. 10–15.

Vine P.J. Algal grazing and aggressive bebaviour of Pomacentrid and acanthurid fishes // Mar. Biol. 1974. Vol. 24. P. 131–136.

Vittor B.A., Johnson P.G. Polychaetes in coral reef communities at Bahama and Florida // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 163–168.

Vivien M. Ecology of fishes of reef flat at Tulear // J. Mar. Biol. Assoc. (Ind.). 1973. Vol. 15. P. 20–45.

Vooren C.M. Photosynthetic rates of benthicalgae from deep coral reef of Curacao // Aquat. Bot. 1981. Vol. 10. P. 143–154.

Vosburgh F. Structure, mechanics and ecology of coral Acropora reticulata // Proc. Roy. Soc. London B. 1982. Vol. 214. P. 481–499.

Wafar M.V.M. et al. Nitrogen uptake by phytoplankton and zooxanthellae in coral atoll // PCRC-5. 1985. Vol. 6. P. 29–37.

Wahbeh M.I. Biomass of seagrass community in Gulf of Aquaba // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 453–459.

Wahle C.M. The roles of sex, size and injury in sexual reproduction on Jamaican gorgonians // Amer. Zool. 1983. Vol. 24. P. 961–962.

Wainwright S.A. Sceletal organization in coral Pocillopora // Quart. J. Microsc. Sci. 1963. Vol. 104. P. 169–183.

Wainwright S.A. Diurnal activity of hermatypic gorgonians // Nature. 1967. Vol. 216. P. 1041–1042.

Wainwright S.A., Koel M.A.R. Reaction of benthic Cnidaria to flow // Coelenterate ecology and behavior. N.Y.: Plenum press, 1976. P. 5–21.

Walker D.I., Ormond R.F.G. Coral death from pollution at Agaba // Mar. Pollut. Bull. 1982. Vol. 13. P. 21–25.

Walker T.A. Dependence of phytoplankton on bottom resuspension // Austral. J. Mar. and Freshwater Res. 1981. Vol. 32. P. 981–986.

Walker T.A., Bull G.D. A new method of reproduction in a gorgonian // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1983. Vol. 12. P. 137–143.

Wallace C.C. Seasonal and annual fluctuations in recruitment of juvenile corals // Ibid. 1985. Vol. 21. P. 289–298.

Wallace C.C., Bull G.D. Juvenile coral recruitment during a springsummer period // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 345–350.

Wallace R.J., Schaefersman S.D. Patch-reef ecology and sedimentology at Belize // Reefs and related carbonates. Tulsa (Okla), 1977. P. 37–52.

Walsh G.E., Bowers R.I. Order Zoanthiniaria // Reef and shore fauna of Hawaii. Honolulu, 1977. P. 148–157.

Walsh R.J. et al. Report of Committee on crown of thorns problems. Melbourne: CSIRO, 1971. 45 p.

Wanders J.B. Primary productivity and benthic algae of Curacao reefs // Aquat. Bot. 1976a. Vol. 2. P. 235–270.

Wanders J.B. Primary productivity of Sargassum beds at Curacao reefs // Ibid. 1976b. Vol. 2. P. 327–335.

Wanders J.B. Role of benthic algae in reefs of Curacao the significance of grazing // Ibid. 1977. Vol. 3. P. 357–390.

Warme J.E. Carbonate borers // Reefs and related carbonates. Tulsa (Okla), 1977. P. 261–271.

Warner G.F. Black corals from Trinidad // Bull. Mar. Sci. 1981. Vol. 31. P. 147–163.

Webb K.L. et al. Nitrogen cycle on Enivetok coral reef // Limnol. and Oceanogr. 1975. Vol. 20. P. 198–210.

Webb K.L., Du Paul W.D., D'Elia C.F. Biomass and nutrient flux in Hobothuria atra on reef of Enivetok // PCRS-3. 1977. Vol. 1. P. 409–415.

Webb K.L., Wiebe W.J. Nitrification on a coral reef // Canad. J. Microbiol. 1975. Vol. 21. P. 1427–1431.

Webb K.L., Wiebe W.J. Kinetics of nitrate uptake by several algal-invertebrate symbioses // Mar. Biol. 1978. Vol. 47. P. 21–27.

Weber J.N., White E. Long term growth data of coral Montastrea // Reefs and related carbonates. Tulsa (Okla), 1977. P. 171–179.

Weinberg S., Weinberg F. The life cycle of gorgonian Eunicella // Bijdr. dierk. 1979. Vol. 48. P. 127–140.

Weinheimer A.J., Spraggins R.L. Prostaglandin derivatives in gorgonian Plexaura honomalla // Tetrahedron Lett. 1969. Vol. 59. P. 5185–5188.

Weise W., Rheiuheimer J. Bacterial colonization of marine sands // Microb. Ecol. 1978. Vol. 4. P. 175–178.

Weiss M.P., Goddart D.A. Man's impact on reefs in Venezuela // Reefs and related carbonates. Tulsa (Okla), 1977. P. 111–124.

Wellington G.M. Reversal of digestive interactions in Pacific reef corals // Oecologia. 1980. Vol. 47. P. 340–343.

Wells J.W. Recent corals of Marshall Islands // US Geol. Surv. Prof. Pap. 1954. Vol. 260–I. P. 285–486.

Wells J.W. Scleractinia // Treatise on invertebrate paleontology. Lawrence, 1956. Pt F. P. 329–443.

Wells J.W. Coral reefs // Geol. Soc. Amer. Mem. 1957. N 67. P. 609–631.

Wells J.W. Evolution in scleractinian family Fungiidae // The cnidaria and their evolution. L.: Acad. press, 1966. P. 223–246.

Wells J.W. What is a colony in anthozoan coral // Abstr. Annu. Meet. Geol. Soc. Amer. Wash. (D.C.), 1971. Vol. 3. P. 748.

Wells J.M. et al. Metabolism in benthic reef communities // Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch. 1973. Bd. 24. S. 78–81.

Wells S.M. Trade in ornamental corals and shells // PCRS-4. 1981. Vol. 1. P. 323–330.

Westrum B., Meyers P.A. Organic contents of seawater from Caribbean reefs // Bull. Mar. Sci. 1978. Vol. 28. P. 153–158.

Wethey D.S., Porter J.W. Habitat related productivity of coral Pavona // Coelenterate biology and behavior. n.Y.: Plenum press, 1976. P. 59–66.

Wickler W. Soziales verhalten as Ökologische Anpassung // Verh. Dt. zool. Ges. 1971. Bd. 64. S. 291–304.

Wiebe W.J. Nitrogen cycle on a coral reef // Micronesica. 1976. Vol. 12. P. 23–26.

Wiebe W.J. Nitrogen dynamics on coral reefs // PCRC-5. 1985. Vol. 3. P. 401–406.

Wiebe W.J., Johannes R.E., Webb K.L. Nitrogen fixation in a coral reef community // Science. 1975. Vol. 188. P. 257–259.

Wiens H.J. Atoll environment and ecology. New Haven: Yale Univ. press, 1962. 535 p.

Wilbur K.M. Recent studies on invertebrate mineralization // Mechanisms of mineralization in the invertebrates and plants. Columbia, 1976. P. 79–108.

Wilkerson F.P., Parker G.M., Muscatine L. Cell division in natural populations of endosymbiotic algae // Limnol. and Oceanogr. 1983. Vol. 28. P. 1009–1014.

Wilkinson C.R. Nutrient translocation from symbiotic Cyanobacteria to sponges // Biologie des Spongiaries. P.: CNRS, 1978a. P. 373–380.

Wilkinson C.R. Microbial populations of coral reef sponges // Mar. Biol. 1978b. Vol. 49. P. 161–176.

Wilkinson C.R. Cyanobacteria symbiotic in marine sponges // Endocytobiology. B.: De Gruyter, 1980. Vol. 1. P. 553–563.

Wilkinson C.R. Significance of sponges with cyanobacterial symbionts: on Davies Reef, GBR // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 705–718.

Wilkinson C.R. Phylogeny of bacterial symbiosis in sponges // Endocytobiology. B.: De Gruyter, 1983a. Vol. 2. P. 993–1002.

Wilkinson C.R. Net primary productivity in coral reef sponges // Science. 1983b. Vol. 219. P. 410–412.

Wilkinson C.R. Role of sponges in coral reef structural processes // Perspectives on coral reefs. Townsville, 1983c. P. 263–274.

Wilkinson C.R., Fay P. Notrogen fixation on coral reef sponges with symbiotic cyanobacteria // Nature. 1979. Vol. 279. P. 527–529.

Wilkinson C.R., Garrone R. Nutrition of marine sponges: role of symbiotic bacteria // Nutrition in the lower Metazoa. Oxford: Pergamon press, 1980. P. 157–161.

Wilkinson C.R., Sammarco P.W. Effects of fisch grazing on coral reef algae: N_2-fixation // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1983. Vol. 13. P. 15–19.

Wilkinson C.R., Trott L.A. Light as a factor in distribution of sponges // PCRS-5. 1985. Vol. 5. P. 125–130.

Wilkinson C.R., Vacelet J. Transplantation of sponges to different conditions of light and current // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1979. Vol. 37. P. 91–104.

Wilkinson C.R. et al. Specificity of bacterial symbionts in sponges // Microb. Ecol. 1981. Vol. 7. P. 13–21.

Wilkinson C.R. et al. Rates of nitrogen fixation across GBR // Mar. Biol. 1984. Vol. 80. P. 255–262.

Williams A.H. Behaviour and ecology of threespot damselfish // Oecologia. 1979. Vol. 38. P. 223–230.

Williams A.H. The threespot damselfish key stone species // Amer. Natur. 1980. Vol. 116. P. 138–142.

Williams A.H. Competitive interaction in back reef environment // Ecology. 1981. Vol. 62. P. 1007–1020.

Williams D.M. Distribution of fish communities across the central GBR // Coral Reefs. 1982. Vol. 1. P. 35–43.

Williams D.M. Longitudinal and latitudinal variation in the structure of reef fish communities // Proc. CBR conf. Townsville, 1983a. P. 265–270.

Williams D.M. Daily monthly and yearly variability in recruitment of a Guild of coral reef fishes // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1983b. Vol. 10. P. 231–237.

Williams D.McB., Hatcher A.I. Structure of fish communities on outer slopes of CBR // Ibid. 1983. Vol. 10. P. 239–250.

Williams D.McB., Wolanski E., Andrews J.C. Transport of planktonic larvae in GBR areas // Coral Reefs. 1984. Vol. 3. P. 229–236.

Williams E.H. et al. Mass bleaching on Atlantic coral reefs // Science. 1987. Vol. 238. P. 877–878.

Williams E.H., Williams L.B. Caribbean mass mortalities // Oceanus. 1987. Vol. 30. P. 69–75.

Willis B.L. et al. Mass spawning of corals on the GBR // PCRC-5. 1985. Vol. 4. P. 310–316.

Winn H.E. Mucus envelope at night by parrot fishes // Zoologica. 1955. Vol. 40. P. 145–149.

Winn H.E., Marshall J.A., Hazlett B. Behaviour and sound reaction in the squirrelfish // Copeia. 1964. P. 413–425.

Wolanski E., Bennett A.F. Continental shelf waves and the circulation around the GBR // Austral. J. Mar. and Freshwater Res. 1983. Vol. 34. P. 23–47.

Wolanski E., Jones M. Water circulation around Britomat Reef, GBR // Ibid. 1980. Vol. 31. P. 415–530.

Wolanski E., Pickard G.L. Upwelling by internal tides and Kelvin waves at the GBR // Ibid. 1983a. Vol. 34. P. 65–80.

Wolanski E., Pickard G.L. Currents and flushing of Britomat Reef lagoon, GBR // Coral Reefs. 1983b. Vol. 2. P. 1–8.

Wolanski E., Pickard G.L. Currents on GBR continental shelf // Ibid. 1985. Vol. 4. P. 47–57.

Wolanski E., Senden D.van. Mixing of the Budekin river flood waters in the GBR // Austral. J. Mar. and Freshwater Res. 1983. Vol. 34. P. 49–63.

Womersly B.S., Bailey A. The marine algal of Solomon Islands and their place in biotic reefs // Philos. Trans. Roy. Soc. London B. 1969. Vol. 255. P. 433.

Woodhead P.M., Parker J.H., Duedall I.M. The coal waste artificial reefs // Mar. Fish. Rev. 1982. Vol. 44. P. 16–23.

Woodley J.D. The behaviour of brittle stars // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1975. Vol. 18. P. 26–46.

Woodley J.D. et al. Hurricane Allen's impact on Jamaican coral reefs // Science. 1981. Vol. 214. P. 749–755.

Wray J.L. Algae in reefs through time // Proc. N. Amer. Paleontol. Conf. Chicago, 1971. Pt J. P. 1358–1373

Wulff J.L. Sponge mediated coral reef growth // Coral Reefs. 1984. Vol. 3. P. 157–163.

Wyers S.C. Sexual reproduction of coral Diploria // PCRC-5. 1985. Vol. 4. P. 301–306.

Yamaguchi M. Early life histories of Acanthaster and other reef asteroids // Biology and geology of coral reefs / Ed. O. Jones, R. Endean. N.Y.: Acad. press, 1973. Vol. 2. P. 369–386.

Yamaguchi M. Conservation and culture of giant clams in tropical Pacific // Biol. Conserv. 1977. Vol. 11. P. 13–20.

Yamaguchi M., Lucas J.S. Development and distribution of coral reef asteroid Ophidiaster // Mar. Biol. 1984. Vol. 83. P. 33–42.

Yamazato K. Expulsion of zooxanthellae by Okinawa corals // Sesoko Mar. Sci. Lab. Techn. Rep. 1981. Vol. 8. P. 9–18.

Yamazato K., Sato M., Yamashira H. Reproduction of octocoral Lobophytum crassum // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 671–678.

Yap H.T., Gomes E.D. Growth of Acropora pulchra // PCRS-4. 1981. Vol. 2. P. 207–213.

Yap H.T., Gomes E.D. Coral reef degradation in East Asian region // Abstr. 15th Intern. Pacif. sci. congr. Dunedin, 1983. P. 81.

Yonge C.M. Feeding mechanisms and food of corals // Sci. Rep. GBR Exped. 1930a. Vol. 1. P. 14–57.

Yonge C.M. Food assimilation and excretion in corals // Ibid. 1930b. Vol. 1. P. 83–91.

Yonge C.M. On digestion in ciliary feeding animals // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1935. Vol. 20. P. 341–346.

Yonge C.M. The biology of reef building corals // Sci. Rep. GBR. Exped. 1940. Vol. 1. P. 353–394.

Yonge C.M. The biology of coral reefs // Advances in marine biology. N.Y.: Acad. press, 1963. P. 209–260.

Yonge C.M. Observation on Pedum spondyloideum a scallop associated with corals // Proc. Malacol. Soc. London. 1967. Vol. 37. P. 311–323.

Yonge C.M. Living corals // Proc. Roy. Soc. London B. 1968. Vol. 169. P. 329–344.

Yonge C.M. The nature of hermatypic reef building corals // Bull. Mar. Sci. 1973. Vol. 23. P. 1–15.

Yonge C.M. Giant clams // Sci. Amer. 1975. Vol. 25. P. 96–105.

Yonge C.M., Nicholls A.G. Digestive enzymes and speed of digestion on in corals // Sci. Rep. GBR Exped. 1930. Vol. 1. P. 59–82.

Yonge C.M., Nicholls A.G. Structure and distribution of zooxanthellae in corals // Ibid. 1931. Vol. 1. P. 135–178.

Yong S.D. Calcification and skeletal organic material in corals // Comp. Biochem. and Physiol. A. 1973a. Vol. 44. P. 669–672.

Young S.D. Collagen and other mesoglea protein from coral Lobophyllia // Intern. J. Biochem. 1973b. Vol. 4. P. 339–344.

Young S.D., O'Connor J.D., Muscatine L. Organic material from scleractinian sceletons // Comp. Biochem. and Physiol. B. 1971. Vol. 40. P. 945–948.

Zahl P.A., McLaughlin J.J. Isolation and cultivation of zooxanthellae // Nature. 1957. Vol. 180. P. 199–200.

Zankl H., Schroeder J.H. Genetic processes in Holocene reefs off Bahamas // Geol. Rdsch. 1972. Vol. 61. P. 520–541.

Zann L.P., Bolton L. Ecology of the blue coral in the Pacific // Coral Reefs. 1985. Vol. 4. P. 125–134.

Zibrovius H. Les Scleractinies de la Mediterrance et de l'Atlantique // Mem. Inst. Océanogr. Monaco. 1980. Vol. 11. P. 1–284.

Zibrovius H. Asexual reproduction by bud-shedding in shallow-water Balanophyllia // PCRC-5. 1985. Vol. 5. P. 233–238.

Zieman J.C. Methods for the study of production of turtle grass // Aquaculture. 1974. Vol. 4. P. 139–143.

Zieman J.C. Quantitative aspects of ecology of turtle grass // Estuarine research. N.Y.: Acad. press, 1975. Vol. 1. P. 541–562.

Zieman J.C. et al. Production and export of sea grasses from a tropical bay // Ecology processes in coastal and marine ecosystems. N.Y.: Plenum press, 1979. P. 21–33.

Zmarzly D.L., Holland N.D. Rates of food transport in crinoid Comanthus // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1981. Vol. 6. P. 229–230.

Zohary T., Reiss Z., Hottinger L. Population dynamics of foraminifera in Gulf of Eilat // Helv. eclog. geol. 1980. Vol. 73. P. 1071–1094.

Svalinski V.I. et al. Photosynthesis and adaptation of corals to irradiance // Photosynthetica. 1980. Vol. 14. P. 421–430.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение 5

Глава 1. ГЕОЛОГИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ РИФОВЫХ ПОСТРОЕК, ПРОИСХОЖДЕНИЕ И КЛАССИФИКАЦИЯ СОВРЕМЕННЫХ РИФОВ 10

1.1. Основные этапы геологической истории рифов и эволюция организмов-рифостроителей 11
1.2. Условия формирования рифовых построек плейстоцена и голоцена 15
1.3. Классификация коралловых рифов 22

Глава 2. ЧЕРТЫ ГЕОМОРФОЛОГИИ СОВРЕМЕННЫХ РИФОВ, ИХ ЗОНАЛЬНОСТЬ 27

2.1. Зоны наветренного склона рифа 30
2.2. Структура наветренного флета 32
2.2.1. Флет приподнятых атоллов с водорослевым валом 33
2.2.2. Флет наветренных рифов тихоокеанских атоллов и барьерных рифов, осыхающий только при низких отливах 34
2.2.3. Рифы с погруженным флетом или со значительной депрессией в его подветренной половине 35
2.2.4. Линейные рифы 36
2.3. Подветренные рифы 36
2.4. Лагуна 37

Глава 3. ДИНАМИКА И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ФОРМИРОВАНИЯ И РАЗРУШЕНИЯ КАРБОНАТНОЙ ОСНОВЫ РИФА. ДОННЫЕ ОСАДКИ РИФА 39

3.1. Общие закономерности процессов образования биогенных карбонатов 39
3.2. Образование биогенного карбоната кальция животными рифа 41
3.3. Биогенная продукция карбоната кальция растениями рифа 43
3.4. Интенсивность продукции карбонатного материала на рифе, скорость роста кораллов и известковых водорослей 45
3.5. Эрозия известковой основы рифа 49
3.6. Донные осадки рифа 51

Глава 4. ФАКТОРЫ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ В ЭКОСИСТЕМЕ КОРАЛЛОВОГО РИФА 56

4.1. Гидрофизические факторы в экосистеме рифа 56
4.1.1. Приливно-отливные колебания уровня и внутренние волны 57
4.1.2. Волнение и волновой стресс 58
4.1.3. Гидродинамика в зоне рифа 60
4.1.4. Соленость и термохалинная структура рифовых вод 63
4.2. Органическое вещество в водах рифа 65

Глава 5. БИОГЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ В ЭКОСИСТЕМЕ РИФА 72

5.1. Концентрация биогенов в водах коралловых рифов 73
5.2. Физические и биологические механизмы поставки биогенов в сообщества рифа 75
5.3. Фиксация атмосферного азота 81
5.4. Динамика биогенов в экосистеме рифа 82
5.5. Заключение 90

Глава 6. ПЛАНКТОН В ЭКОСИСТЕМЕ РИФА 90

6.1. Планктонная микрофлора 90
6.1.1. Бактериопланктон приостровных окаймляющих и барьерных рифов и атоллов в бассейне Тихого океана 91

6.1.2. Бактериопланктон рифов Индийского океана, Южно-Китайского моря и Сиамского залива . . . 95
6.1.3. Суточные колебания биомассы и продукции бактериопланктона . . . 96
6.1.4. Агрегированность бактериопланктона . . . 98
6.1.5. Влияние коралловых рифов на биомассу и продуктивность бактериопланктона окружающих вод океана . . . 98
6.1.6. Роль бактерий как пищи фауны рифа . . . 104
6.1.7. Светящиеся бактерии в составе планктонной микрофлоры рифа . . . 104
6.2. Фитопланктон и первичная продукция . . . 105
6.2.1. Состав сообществ фитопланктона в зоне коралловых рифов . . . 106
6.2.2. Биомасса, первичная продукция фитопланктона и хлорофилл . . . 110
6.3. Зоопланктон в водах коралловых рифов . . . 118
6.3.1. Состав зоопланктона рифа . . . 119
6.3.2. Некоторые особенности поведения основных групп зоопланктона рифа . . . 129
6.3.3. Численность и биомасса зоопланктона рифов . . . 131
6.3.4. Микрозоопланктон вод коралловых рифов . . . 133

Глава 7. МИКРОФЛОРА, МИКРОФИТОБЕНТОС И ПЕРИФИТОН В ДОННЫХ БИОТОПАХ РИФА . . . 138
7.1. Бактериальное население донных осадков рифа . . . 138
7.1.1. Качественный состав, численность, биомасса и продукция бактерий . . . 138
7.1.2. Дыхание микрофлоры и сульфатредукция . . . 144
7.2. Микрофитобентос . . . 147
7.3. Перифитонные обрастания . . . 150

Глава 8. ДОННЫЕ РАСТИТЕЛЬНЫЕ АССОЦИАЦИИ КОРАЛЛОВЫХ РИФОВ . . . 157
8.1. Состав сообществ бентосных водорослей и морских трав . . . 158
8.2. Зональное распределение и структура донных фитоценозов рифа . . . 162
8.3. Биомасса, метаболизм и некоторые особенности экологии донных растительных ассоциаций коралловых рифов . . . 168

Глава 9. ЗООБЕНТОС КОРАЛЛОВЫХ РИФОВ . . . 174
9.1. Моллюски . . . 175
9.1.1. Нехищные гастроподы и хитоны . . . 175
9.1.2. Хищные гастроподы, гастроподы-кораллофаги . . . 178
9.1.3. Двустворчатые моллюски . . . 183
9.1.4. Тридакны и их симбиоз с зооксантеллами . . . 185
9.1.5. Сверлящие моллюски . . . 187
9.1.6. Структура сообществ моллюсков и их роль в экосистеме рифа . . . 189
9.2. Губки . . . 192
9.2.1. Черты морфологии и экологической физиологии . . . 192
9.2.2. Состав сообществ губок, черты их экологии . . . 196
9.2.3. Сверлящие губки . . . 198
9.3. Полихеты и прочие черви . . . 199
9.4. Донные ракообразные . . . 205
9.4.1. Низшие раки . . . 205
9.4.2. Высшие раки . . . 206
9.4.3. Симбиоз у рифовых ракообразных . . . 208
9.5. Иглокожие . . . 210
9.5.1. Морские ежи . . . 211
9.5.2. Морские звезды . . . 212
9.5.3. Офиуры . . . 213
9.5.4. Морские лилии . . . 214
9.5.5. Голотурии коралловых рифов . . . 215
9.6. Асцидии . . . 217
9.7. Мшанки . . . 218
9.8. Фораминиферы и другие донные простейшие . . . 219
9.9. Насекомые . . . 222
9.10. Общие черты структуры сообществ зообентоса . . . 222
9.11. Биомасса бентоса . . . 226

Глава 10. РЫБЫ КОРАЛЛОВЫХ РИФОВ . . . 229
10.1. Методы исследования . . . 229
10.2. Таксономический состав ихтиофауны рифов . . . 230
10.2.1. Рыбы планктофаги . . . 234

10.2.2. Донные рыбы с широким спектром питания . . . 235
10.2.3. Рыбы бентофаги . . . 237
10.2.4. Растительноядные рыбы . . . 240
10.2.5. Пелагические хищные рыбы рифа . . . 242
10.2.6. Донные хищные рыбы . . . 243
10.3. Структура сообществ рифовых рыб . . . 245
10.4. Численность, биомасса, продукция и распределение рифовых рыб . . . 249
10.5. Питание рифовых рыб . . . 251
10.6. Некоторые аспекты поведения рыб коралловых рифов . . . 260
10.6.1. Суточная ритмика, миграции . . . 260
10.6.2. Пищевое поведение рыб . . . 263
10.6.3. Элементы социального и территориального поведения . . . 264
10.6.4. Комменсализм и симбиоз среди рифовых рыб . . . 269
10.7. Размножение рифовых рыб . . . 271

Глава 11. СООБЩЕСТВА КОРАЛЛОВ В ЭКОСИСТЕМЕ РИФА . . . 277
11.1. Система кораллов, терминология . . . 277
11.2. Склерактиниевые кораллы . . . 279
11.3. Зоантарии и антипатарии . . . 283
11.4. Восьмилучевые кораллы . . . 283
11.5. Структура сообществ кораллов и закономерности их формирования . . . 285
11.5.1. Основные закономерности формирования сообществ кораллов . . . 286
11.5.2. Сообщества склерактиниевых кораллов . . . 290
11.5.3. Зоантарии в сообществах рифов . . . 297
11.5.4. Восьмилучевые кораллы как компонент сообществ рифа . . . 298
11.5.5. Факторы, определяющие структуру сообществ кораллов в разных зонах рифа . . . 301
11.6. Половое размножение кораллов . . . 306
11.7. Вегетативное размножение кораллов . . . 316

Глава 12. ЧЕРТЫ МОРФОЛОГИИ И ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ФИЗИОЛОГИИ КОРАЛЛОВ . . . 319
12.1. Особенности экологической морфологии кораллов . . . 319
12.2. Биомасса живой ткани кораллов и ее структурных элементов . . . 322
12.3. Экологические и физиологические аспекты эндосимбиоза у кораллов . . . 326
12.3.1. Таксономия и специфичность водорослей-симбионтов зооксантелл . . . 326
12.3.2. Строение зооксантелл, способы инфицирования хозяев . . . 329
12.3.3. Фотосинтетическая функция зооксантелл . . . 332
12.3.4. Метаболические взаимодействия зооксантелл с полипом-хозяином . . . 335
12.4. Черты экологической физиологии фотосинтеза кораллов . . . 338
12.4.1. Суточный ход фотосинтеза . . . 338
12.4.2. Зависимость фотосинтеза кораллов от интенсивности светового потока . . . 340
12.5. Экологическая биохимия кораллов . . . 346
12.5.1. Антибиотики, токсины и простагландины . . . 346
12.5.2. Состав и функция слизи у кораллов . . . 348

Глава 13. ПИТАНИЕ КОРАЛЛОВ . . . 350
13.1. Автотрофное питание кораллов . . . 350
13.1.1. Методы исследования . . . 350
13.1.2. Результаты измерений автотрофной продукции и дыхания кораллов . . . 354
13.2. Гетеротрофное питание кораллов . . . 363
13.2.1. Методы изучения питания кораллов . . . 366
13.2.2. Питание склерактиниевых кораллов . . . 367
13.2.2.1. Способы захвата пищи и ее переваривание . . . 367
13.2.2.2. Спектр, интенсивность и эффективность питания . . . 373
13.2.2.3. Суточная ритмика активности и питания . . . 375
13.2.2.4. Количественные показатели интенсивности питания . . . 377
13.2.3. Питание зоантарий, антипатарий и цериантарий . . . 384
13.2.4. Питание мягких (восьмилучевых) кораллов . . . 384
13.2.4.1. Состав пищи . . . 386
13.2.4.2. Механизм захвата пищи и ее переваривание . . . 388
13.2.4.3. Интенсивность гетеротрофного питания октокораллов . . . 390
13.3. Баланс питания кораллов и удельная скорость роста полипов и зооксантелл . . . 394

Глава 14. БИОГЕОХИМИЧЕСКИЙ МЕТАБОЛИЗМ И ЭНЕРГЕТИКА КОРАЛЛОВОГО РИФА 398
14.1. Методы определения 400
14.2. Суточные колебания содержания кислорода и CO_2 в воде над рифами 403
14.3. Интенсивность процессов биогеохимического метаболизма сообществ рифа 404
14.4. Модельные исследования энергетики экосистемы рифа 414

Глава 15. РАЗРУШЕНИЕ И ВОССТАНОВЛЕНИЕ ЭКОСИСТЕМ РИФОВ. РИФ И ЧЕЛОВЕК. . 419
15.1. Проблемы акантастера 419
15.1.1. Черты биологии 419
15.1.2. Плотность популяций акантастера и районы поражения рифов 422
15.1.3. Последствия нашествия звезд и регенерация рифа 423
15.1.4. Причины вспышек численности акантастера, меры борьбы 424
15.2. Гибель кораллов под действием физического стресса 427
15.3. Массовое обесцвечивание кораллов и гибель фауны рифа, связанные с глобальными физическими процессами 430
15.4. Болезни кораллов 432
15.5. Антропогенный стресс 433
15.5.1. Влияние сброса бытовых и промышленных стоков, нефтяное загрязнение 434
15.5.2. Военная и строительная деятельность, туризм, деструктивное рыболовство, перелов, коллекционирование 435
15.5.3. Антропогенный стресс и экологическая обстановка на рифах разных регионов 437
15.6. Промысел на рифах 440
15.7. Рыбный промысел и болезнь сигуатерра 444
15.8. Проблемы рационального использования ресурсов рифа 445
15.8.1. Регулирование промысла на рифах 446
15.8.2. Морские заповедники в зоне рифов, мониторинг экосистемы рифов 448
15.8.3. Управление продуктивностью рифов, искусственные рифы 450

ЛИТЕРАТУРА 453

Научное издание

Сорокин Юрий Иванович

ЭКОСИСТЕМЫ
КОРАЛЛОВЫХ РИФОВ

Утверждено к печати
Институтом океанологии им. П.П. Ширшова

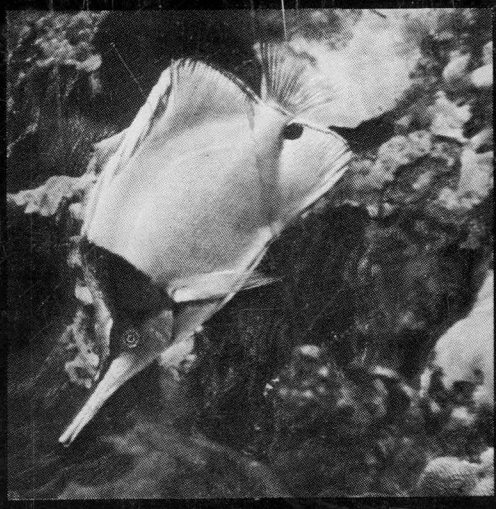
Художник *В.В. Алексеев*
Художественный редактор *Н.Н. Михайлова*
Технический редактор *И.И. Джиоева*
Корректор *О.А. Разуменко*

Набор выполнен в издательстве
на наборно-печатающих автоматах

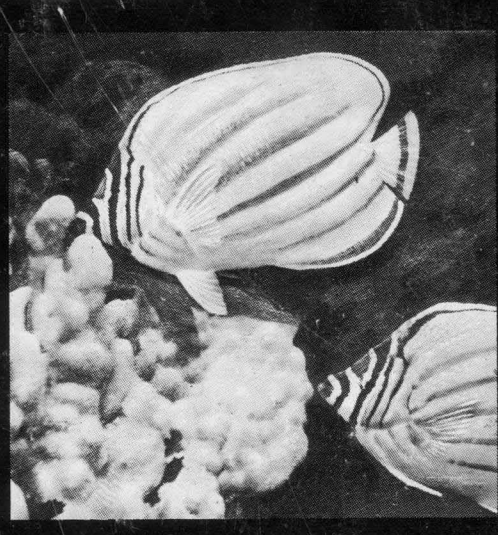
ИБ № 46724

Подписано к печати 05.04.90
Формат 70 × 100 1/16. Бумага книжно-журнальная
Гарнитура Пресс-Роман. Печать офсетная
Усл.печ.л. 41,0 + 0,7 вкл.
Усл.кр.-отт. 42,4. Уч.-изд.л 50,8
Тираж 600 экз. Тип. зак. 4308
Цена 10 р. 40 к.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство "Наука" 117864 ГСП-7,
Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90
2-я типография издательства "Наука"
121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 6







ЭКОСИСТЕМЫ коралловых рифов

Экосистемы коралловых рифов — наиболее зрелые и эффективно функционирующие экосистемы нашей планеты. На протяжении геологических эпох созданы грандиозные известковые постройки. Благодаря необычайно высокой продуктивности и функции биофильтра современные рифы играют важнейшую роль в глобальных биогеохимических процессах. В предлагаемой вниманию читателя книге на основе экосистемного подхода рассмотрены основные проблемы геологической истории, строения, биологии и экологии коралловых рифов. Книга написана известным гидробиологом и исследователем коралловых рифов проф. Ю.И. Сорокиным, проведшим сотни часов под водой на рифах Австралии и Океании.

10 р. 40 к.