

**ОСНОВНЫЕ АВТОТРОФНЫЕ ПРОДУЦЕНТЫ ОРГАНИЧЕСКОГО
ВЕЩЕСТВА НА ТРОПИЧЕСКИХ РИФАХ И УСЛОВИЯ
ДОМИНИРОВАНИЯ НЕКОТОРЫХ ИЗ НИХ****М.М.Литтлер, Д.С.Литтлер, Э.А.Титлянов***Отдел ботаники Национального музея естественной истории Смитсоновского института, США, Вашингтон 20560, Лаборатория фотосинтеза Института биологии моря ДВО АН СССР, Владивосток 690032*

На основе литературных и собственных данных характеризуется продукционная физиология основных бентосных автотрофных организмов и их сообществ на тропических рифах: рифостроящих кораллов, талломных макроводорослей, морских трав, кораллиновых красных водорослей и макроводорослей, образующих маты. Показано, что талломные макрофиты, морские травы и рифостроящие кораллы обладают наибольшими продукционными возможностями, однако реализация этих возможностей зависит от комплекса внешних условий, основными из которых являются освещенность, уровень минерального питания и активность растительноядных животных. При одинаковом уровне освещенности условиями доминирования будут для рифостроящих кораллов — высокая активность растительноядных животных и низкий уровень минерального питания; для талломных макрофитов и морских трав — низкая активность растительноядных животных и высокий уровень минерального питания, для кораллиновых красных водорослей — высокие уровни активности растительноядных животных и минерального питания, для водорослевых матов — низкие уровни активности растительноядных животных и минерального питания.

Producers of organic matter on tropical reefs and their relative dominance.
M. M. Littler, D. S. Littler, E. A. Titlyanov (Department of Botany, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C. 20560, USA; Laboratory of Photosynthesis, Institute of Marine Biology, Far East Branch, Academy of Sciences of the USSR, Vladivostok 690032)

The literature and original data were used to characterize the production physiology of main benthic autotrophic organisms and their communities on tropical reefs — reef-building corals, thalline macroalgae, coralline red algae and mat-forming macroalgae. It is shown that thalline macrophytes, seagrasses and reef-building corals have the greatest production capacities, however, realization of these capacities is dependent on a complex of environmental conditions, primarily, illumination, level of nutrients and activity of herbivorous animals. At the same illumination, conditions of dominance on a tropical reef for reef-building corals are high activity of herbivores and low nutrient level, for thalline macrophytes and seagrasses — low activity of herbivores and high nutrient level, for coralline red algae — high levels of nutrients and grazing by herbivores, for algal mats — low levels of grazing and nutrients. (*Biologiya morya*, Vladivostok, 1991, № 6, p. 3-14).

Тропические рифы, состоящие из богатейших и сложнейших экосистем, расположены главным образом на известковом фундаменте, образовавшемся из остатков водорослей, кораллов и раковин моллюсков. В масштабе Земли тропические рифы образуют важнейшие природные запасы известняка и органического вещества, а также богатейший генофонд животных и растений (Lewis, 1977; Smith, 1978). Общая площадь водной поверхности над рифами равна приблизительно 0,17% (6×10^6 км²) от общей площади Мирового океана и около 15% от площади над мелководьем (от 0 до 30 м). Рыбные запасы тропических рифов

составляют около 9% (6×10^9 кг · год⁻¹) от запасов Мирового океана (Smith, 1978). По самым скромным оценкам (Smith, 1978) на мелководных рифах осаждается около 50% (6×10^{12} моль CaCO_3) ежегодного накопления кальция в Мировом океане.

Рифовые экосистемы распространены до изотермы 22 °С (к югу и к северу) во всех океанах. Биологическое разнообразие рифов достигло поразительного уровня. Цементирующий кальций (известковый шпат), продуцируемый красными кораллиновыми водорослями, скрепляет известковые скелеты кораллов (арагонит) и других животных вместе с терригенными осадками, в результате чего образуется риф. Нечленистые кораллиновые водоросли родов *Porolithon* и *Lithophyllum* могут образовывать направленный к морю литоральный гребень, который гасит силу волн и уменьшает эрозию рифов. Большое значение в осадконакоплении имеют частички скелетов водорослей из рода *Halimeda*, составляющие до 77% от общего количества осадков на тропическом побережье Атлантики. Тропические рифы значительны развитием массивных структур в сочетании с высокой первичной продукцией.

Живые рифы являются одной из наиболее продуктивных природных экосистем (Westlake, 1963; Lewis, 1977), хотя и встречаются в водах, бедных биогенными элементами. Продуктивность мелководных риф-фронтов обычно в 50-100 раз превышает продуктивность соседних участков открытого Океана. Такую высокую продуктивность тропических рифов можно объяснить следующим: большой площадью метаболических поверхностей; постоянным поступлением питательных веществ из водных потоков, проходящих через эти поверхности; большим количеством бентосных азотфиксирующих синезеленых водорослей и бактерий; аккумуляцией биогенных элементов и их неоднократным использованием.

Основными поставщиками первичной продукции тропических рифов являются микронитевидные водоросли, образующие корки (или маты) симбиотические микроводоросли кишечнорастных животных, талломные макроводоросли и известковые кораллиновые водоросли. На несцементированных осадочных грунтах значительный вклад в общую продукцию вносят морские травы, водоросли, эпифиты и некоторые сифоновые водоросли.

Талломные макроводоросли

Распространение талломных макроводорослей на тропических рифах сдерживается главным образом травоядными рыбами и морскими ежами (Littler, Doty, 1975; Hay, 1981; Hatcher, Larkum, 1983). Малочисленность микронитевидных водорослей на мелководье риф-фронта также является результатом интенсивного выедания многочисленными травоядными и всеядными животными. Там, где на коралловых рифах высокая турбулентность воды или мало укрытий от хищников, активность травоядных животных невысока (Wanders, 1976; Brock, 1979), что способствует развитию неизвестковых макрофитов (например, *Sargassum*, *Turbinaria*,

Acanthophora, *Eucheuma*). На глубоководных песчаных равнинах часто встречаются отдельные скальные обломки — подходящий субстрат для закрепления водорослей из родов *Halimeda*, *Kallimena*, *Dasya*, *Gracilaria*. Эти водоросли находят здесь убежище от травоядных животных. Однако в большинстве случаев на тропических рифах наибольшую первичную продукцию в расчете на единицу площади дна дают заросли быстрорастущих конкурентоспособных нитевидных водорослей (Odum, Odum, 1955; Marsh, 1976; Carpenter, 1985). Тонкие нитевидные талломы значительно более продуктивны в расчете на единицу массы, чем более крупные пластинчатые или массивные талломы. Это связано с их морфофункциональными особенностями (Littler, Littler, 1980; Littler et al., 1983), благодаря которым виды с наибольшим отношением площади поверхности таллома к его объему являются наиболее продуктивными в сообществе. Величина отношения масс фотосинтезирующих клеток к структурным или несущим запасные вещества клеткам значительно больше у тонких нитчатых водорослей, чем у пластинчатых и массивных.

Одним из важнейших факторов, увеличивающих продуктивность рифа, является фиксация и восстановление атмосферного азота синезелеными водорослями (*Calothrix crustacea* и др.) (Mague, Holm-Hansen, 1975; Wiebe et al., 1975). Более высокая продуктивность бентосных сообществ рифа по сравнению с таковой планктонных сообществ океана является в большей степени результатом интенсивной ассимиляции молекулярного азота в сообществах нитчатых водорослей и аккумуляции органического азота, а также фосфора в метаболических циклах симбиотических организмов (Johannes et al., 1972).

Другими рифовыми организмами, тоже тесно связанными с синезелеными водорослями и демонстрирующими высокие темпы азотфиксации, являются различные популяции макроводорослей (Carone et al., 1977) и кораллов (Crossland, Barnes, 1976). Такие ассоциации синезеленых водорослей с нитчатками, саргассовыми водорослями и кораллами фиксируют азот на том же уровне, что и известные азотфиксаторы наземных растений (например, поля люцерны, 985 кг · га⁻¹ · год⁻¹).

Известковые водоросли

Известковые водоросли давно считаются основными компонентами тропического рифа как по массе, так и по значению в создании определенной конструкции рифа (James, Macintyre, 1985). С отложениями известковых водорослей часто связывают запасы нефти, что привлекло к ним внимание геологов, палеоботаников, экологов.

На рифе атолла Фунафути (о-ва Эллис, 8°30' с.ш., 179°10' в.д.) рифообразующие организмы располагаются в зависимости от порядка их участия в строительстве рифа (Finckh, 1904): нечленистые кораллиновые водоросли (Rhodophyta), зеленые известковые водоросли из рода *Halimeda* (Chlorophyta), фораминиферы, кораллы. Последующие работы по экологии (Womersley, Vailly, 1970; Littler, 1971) и палеонтологии (Easton, Olson, 1976) подтвердили доминирующую роль кораллиновых водорослей в связывании крупно- и мелкозернистых известковых

остатков зеленых водорослей, моллюсков, фораминифер и герматипных кораллов (James, Macintyre, 1985).

Адаптивным экологическим преимуществом известковых рифовых водорослей перед другими является твердый скелет, который предохраняет от повреждающего действия волн и песка, от поедания травоядными животными и снижает количество обрастателей (Littler, 1976). Кроме этого, известковые водоросли, производя свой собственный известковый субстрат, улучшают условия для своего существования: выравнивают субстрат, вынося себя ближе к поверхности воды или к выходу из пещеры. Известковые красные водоросли обитают на твердом субстрате на литорали и в сублиторали до глубины 268 м (Littler et al., 1985, 1986). Рифостроящие кораллиновые водоросли способны расти при значительно меньшей освещенности, чем другие автотрофы (Littler et al., 1985), но наибольшего развития они достигают на мелководных прибойных участках дна.

Устойчивые к прибою и защищенные от выедания животными, известковые водоросли уступают массивным талломным водорослям в интенсивности продукционного процесса (Littler, Littler, 1980, 1984; Littler et al., 1983). Интересно отметить, что темпы кальцификации у различных морфологических форм известковых водорослей (членистые, нечленистые, корковые, дерновидные) почти одинаковы (Smith, 1973; Wanders, 1976). Виды родов *Porolithon* и *Lithophyllum*, которые доминируют на гребне риффлета (например, *P.oncodes*, *P.pachydermum*, *P.craspedium*, *P.gardineri*, *L.kotschyuanum*, *L.congestum*, *L.moluccense*), способны выдерживать высушивание, высокие температуры и интенсивную инсоляцию (Penrose, Woelkerling, 1988).

Известковые Chlorophyta доминируют главным образом на защищенных мелководных участках на мягких осадочных грунтах (*Udotea*, *Rhiposephalus*, *Tydemania*, *Penicillus*, *Halimeda*), часто вместе с морскими травами, а также на глубоководных рифовых склонах (виды из рода *Halimeda*) (Hillis-Colinvaux, 1977; Littler et al., 1985). Перечисленные известковые зеленые водоросли произрастают только в субтропических и тропических водах. Эти псаммофиты могут брать питательные вещества из поровых вод осадочного грунта с помощью уникальных луковичных ризоидальных систем (Williams, 1984). Экология известковых Chlorophyta исследована плохо, за исключением халимед (Hillis-Colinvaux, 1980; Roberts, Macintyre, 1988). Многочисленные виды из рода *Halimeda* в обилии произрастают на защищенных от действия волн рифах в широком диапазоне глубин на твердых и мягких субстратах среди морских трав и мангров.

Симбиотические организмы рифостроящих кораллов

Большая часть рифостроящих беспозвоночных, принадлежащих к типу Coelenterata, классам Anthozoa и Hydrozoa, являются симбиотическими организмами, содержат в своих тканях микроводоросли зооксантеллы, которые активно фотосинтезируют и

снабжают первичной продукцией животное (хозяина). Зооксантеллы, по всей вероятности, представляют виды двух родов динофлагеллят *Symbiodinium* и *Amphidinium* (Trench, 1981). Они защищены от планктоноядных животных и получают от хозяина важные фосфорсодержащие вещества, а также аммоний, мочевую кислоту, гуанин, аланин, аденин. Кишечнополостные получают от зооксантелл фотосинтетаты в виде глицерола (Muscatine et al., 1983) и глюкозы (Battey, Patton, 1984), а также кислород. Взаимная передача биогенных элементов между животными и растениями в симбиотических циклах является важнейшим механизмом аккумуляции этих элементов в системе кораллового рифа, способствующим высокой продуктивности рифа в олиготрофных водах Океана (Muscatine, Porter, 1977). Значительное количество органического углерода, требуемое животному-хозяину для покрытия его метаболических нужд (иногда до 100%), поставляется зооксантеллами через реакции фотосинтеза (Muscatine et al., 1983; Титлянов и др., 1988а).

Рифостроящие кораллы являются в большей степени автотрофами, чем гетеротрофами, даже на нижнем световом пределе своего существования. Так, у рифостроящих кораллов Сиамского залива *Pocillopora damicornis* и *Turbinaria reniformis*, обитающих при фотосинтетически активной радиации, составляющей 4 и 1% от падающей на воду (ФАРп), величины отношений количества ассимилированного за день углерода к количеству углерода, выделенного за 1 сут в процессе дыхания, равнялись 0,9 (Титлянов и др., 1990). При снижении освещенности с глубиной и в затененных пещерах исследованные массовые виды кораллов Индо-Пацифики не снижали уровня первичной продукции вплоть до 20-15% ФАРп (Титлянов и др., 1988б; Титлянов и др., 1990). Однако при крайне низкой освещенности количество фотосинтетически фиксированного углерода, поступающее от зооксантелл к полипу, уменьшается, несмотря на фотоадаптацию колоний кораллов (Muscatine et al., 1983; Porter et al., 1984; Титлянов и др., 1988а). Рифостроящие кораллы особенно конкурентоспособны в тропических водах при недостатке минеральных питательных веществ и теряют эти свойства в эвтрофированных водах, уступая доминирование кораллиновым красным водорослям (Hallock, 1985).

Важнейшими водорослевыми компонентами экосистем кораллового рифа являются проникающие, или сверлящие, водоросли, способствующие разрушению структуры рифа в процессе биоэрозии (Duerden, 1902). Наиболее обычными из проникающих водорослей являются синезеленые (Nadson, 1900; Purdy, Kornicker, 1958), которые разрушают главным образом арагонитные скелеты кораллов. Плотные известковые отложения кораллиновых водорослей оказываются более устойчивыми. Среди проникающих водорослей известны не только синезеленые, но также виды из Chlorophyta, Phaeophyta и Rhodophyta (Weber-van Bosse, 1932).

Нитевидные сверлящие зеленые водоросли, главным образом из рода *Ostreobium*, также встречаются внутри скелетов рифостроящих кораллов и вместе с зооксантеллами составляют значительную часть растительной биомассы колоний. Так, по данным Мускатине с соавторами (Muscatine et al.,

1983), на долю зооксантелл приходится 15% от общего белка колонии, а биомасса сверлящих водорослей может даже превосходить биомассу животного хозяина (Odum, Odum, 1955). Однако до сих пор неизвестно, какую долю первичной продукции колоний живого коралла можно отнести за счет сверлящих водорослей (Kapwisher, Wainwright, 1967).

Условия относительного доминирования отдельных сообществ бентосных автотрофов

На тропических рифах обычно доминируют известковые и неизвестковые группы макроводорослей, а также кораллы, хотя существуют и исключения (см. рисунок). Относительное доминирование на тропических рифах талломных макроводорослей, известковых кораллиновых багрянок, тонких нитевидных водорослей, образующих маты, а также кораллов прежде всего зависит от биотических факторов (межвидовая конкуренция и выедание животными), а косвенно от воздействия абиотических факторов среды (уровень питания, действие волн, освещенность и осушение). Порядок распределения водорослей и кораллов в большинстве случаев, по-видимому, результат межвидовой конкуренции, опосредованной сложными взаимодействиями уровней углеродного и минерального питания, повреждений, наносимых растительноядными животными, с действием волн. Кораллы обычно начинают доминировать при интенсивном выедании трав и водорослей рыбами и морскими ежами, при умеренном воздействии волн и очень низких концентрациях минеральных питательных веществ (Bakus, 1969).

Уменьшение кораллового покрытия в пользу талломных и известковых кораллиновых водорослей (Doty, 1971; Littler, 1971) на риффлетах Гавайских островов на протяжении последних 45 лет может быть следствием усиления эвтрофикации за счет сточных вод населенных пунктов. С увеличением количества питательных веществ рост эфемерных нитевидных и пластинчатых талломных водорослей увеличивается значительно больше, чем медленнорастущих кораллов, которые не выдерживают конкуренции за жизненное пространство (Birkeland, 1977). Было обнаружено, что некоторые герматипные кораллы Гавайских островов (например, *Porites compressa*) очень чувствительны к увеличению концентрации фосфора (Doty, 1969). Известно, что ортофосфаты в концентрации 0,01 мкМ ингибируют образование кристаллов CaCO_3 , что может тормозить образование наружного скелета у морских животных (Simkiss, 1964). После минеральной подкормки одного из патч-рифов на Большом Барьерном рифе Австралии была обнаружена 50% редукция его кальцификации, что, вероятно, можно объяснить отравлением фосфатами (Kinsey, Domm, 1974; Kinsey, Davies, 1979).

Кораллиновые водоросли доминируют в местах с умеренным и сильным выеданием неизвестковых водорослей ежами и другими животными, а также при интенсивном воздействии волн, и не угнетаются высокими концентрациями минеральных питательных веществ (см. рисунок). В то же время известно, что высокое содержание фосфатов

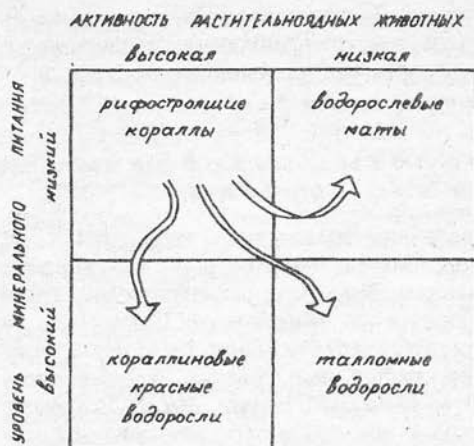


Диаграмма относительного доминирования отдельных групп водорослей и рифостроящих кораллов в зависимости от активности выедания травоядными животными и уровня питания. Деятельность человека уменьшает количество травоядных животных и увеличивает уровень питательных веществ, что смещает доминирование на тропических рифах от кораллов к водорослям

ингибирует кальцификацию и рост некоторых кораллиновых водорослей умеренных широт.

В эвтрофных водах, где выедание водорослей животными и воздействие волн невелики, создаются более благоприятные условия для талломных пластинчатых макроводорослей, которые в конечном итоге могут вытеснить кораллиновые водоросли (Littler, Doty, 1975) и кораллы (Banner, 1974). При низком уровне минерального питания и невысоком или умеренном выедании доминируют тонкие нитевидные формы водорослей с большой величиной отношения площади поверхности нитей к их объему (Vine, 1974; Brawley, Adey, 1977; Nixon, Brostoff, 1982). Биркеленд (Birkeland, 1977) также обращал внимание

на то, что нитевидные и массивные талломные водоросли вытесняют кораллы при высоком уровне минерального питания. Он пришел к выводу, что небольшие быстрорастущие талломы водорослей конкурентоспособны в борьбе за жизненное пространство только в условиях достаточного минерального питания. Там, где травоядность морских животных снижена и(или) наблюдается высокий уровень минерального питания, что является типичным следствием деятельности человека, доминируют талломные массивные пластинчатые и нитевидные макроводоросли (Banner, 1974; Weiss, Goddard, 1977; Lighty et al., 1980; Smith et al., 1981).

На основании собственных и литературных данных мы установили общий принцип доминирования тех или иных бентосных сообществ автотрофов на тропическом рифе. Однако мы можем видеть множество примеров, где этот общий принцип нарушается в силу исключительного действия какого-либо другого не включенного в нашу схему внешнего или внутреннего фактора. Так, например, на некоторых тропических рифах с сильным прессоом травоядных животных и высоким уровнем минерального питания преобладают не известковые кораллиновые водоросли, а талломные макрофиты из родов *Halimeda*, *Styopodium*, *Laurencia*, *Dictyota* (Rogers, Saleski, 1981; Norris, Fenical, 1982). Причиной этому является содержание в этих водорослях ядовитых и отпугивающих веществ (Norris, Fenical, 1982).

Общий принцип распределения бентосных автотрофных организмов в зависимости от уровней прессы растительной и животных и минерального питания нарушается при распределении автотрофов в глубину.

Глуководные рифовые макрофиты и рифостроящие кораллы

Средства для подводных исследований значительно расширили наши знания о глубине распространения организмов, однако водоросли и кораллы до последнего времени мало привлекали внимание исследователей. Было показано, что корковидные Rhodophyta и нитевидные Chlorophyta в Дискавери Бэй на Ямайке растут до глубины 175 м (Lang, 1974). На крутых склонах Белизского и Багамского рифов нечленистые кораллиновые водоросли достигают глубины 200 м (Adey, Macintyre, 1973). Во время экологических исследований подводной возвышенности недалеко от о-ва Сан-Сальвадор (Багамские острова) была зарегистрирована рекордная глубина произрастания прикрепленных водорослей — 268 м (Littler et al., 1985). На той же возвышенности на глубинах от 81 до 268 м обнаружены четыре сообщества водорослей, составляющих вертикальные пояса с доминированием видов: из рода *Lobophora* (Phaeophyta) — глубина 81-90 м; *Halimeda* (Chlorophyta) — 90-130 м; *Peyssonnelia* (Rhodophyta) — 130-189 м и зона корковидных кораллиновых водорослей (Rhodophyta) — 189-268 м.

Глуководная флора Багамских островов состоит как из уникальных глуководных таксонов, так и из обычных мелководных, характерных для затишных мест с низкой освещенностью. Виды Chlorophyta и самые глуководные из талломных водорослей (*Johnson-sea-linkia profunda* — 200 м), далее следуют Phaeophyta (*Sargassum hystrix* — 115 м и *Lobophora variegata* — 100 м). Наиболее глуководными являются инкрустирующие известковые Rhodophyta — 268 м. Поясная схема распределения водорослей, обнаруженная нами на Багамских островах (Littler et al., 1985) (бурые — зеленые — красные), полностью совпадает с найденной на южном побережье Мальты (Larkum et al., 1967). Доминирующие виды разнообразного и многонаселенного сообщества макрофитов на вершине возвышенности Сан-Сальвадор (глубина 81 м) показывают высокий уровень нетто-продукции, сопоставимый с уровнем продукции мелководных водорослей, хотя они получают всего 1-2% от ФАРп.

Значительно большая тенестойчивость макроводорослей по сравнению с таковой рифостроящих кораллов отмечена Фриком и Мейснером на Бермудских островах (Fricke, Meischner, 1985), где на глубине 70 м (5% ФАРп) сообщества герматипных кораллов сменялись сообществами макроводорослей. Доминирование талломных и особенно кораллиновых макроводорослей на нижней границе фитали при 0,1-0,05% ФАРп показано как в субтропических, так и в тропических водах (Molinier, 1960; Frodij, 1972; Lang, 1974). В то же время общепринято, что световой лимит обитания склерактиний составляет около 1% ФАРп. Фрик и Шумахер (Fricke, Schuhmacher, 1983) отодвинули его до 0,17% ФАРп только для видов рода *Leptoseris*, имеющих уникальную световоспринимающую систему. Мы

также недавно установили, что наиболее тенестойчивые виды склерактиний в Сиамском заливе обитают в пещерах и гротах при освещенности не менее 0,3% ФАРп (Титлянов и др., 1988б). Похоже, что распределение кораллов по глубине мало зависит от уровня минерального питания, а в большей части светового диапазона их обитания (от 90 до 10% ФАРп) практически не зависит и от освещенности (Титлянов и др., 1988в). Так, 40% видов склерактиний Сиамского залива и Южно-Китайского моря распределены по всему спектру глубин (на равномерно освещенных участках дна) при освещенности от 90 до 5-2% ФАРп. Близкие результаты были получены для 35% видов склерактиний о-вов Полинезии, Ямайки и Кубы (Kuhlmann, 1982). Мы не нашли фитофильных видов склерактиний, нет указания на их существование и в последних работах по другим районам Мирового океана (Pichon, 1976; Kuhlmann, 1982; Fricke, Schuhmacher, 1983; Fricke, Meischer, 1985). На предельной глубине обитания в Сиамском заливе и в Южно-Китайском море при освещенности 8-2% ФАРп обитают 82% всех исследованных видов кораллов, однако типично сциофильными можно назвать 8% видов, обитающих только при освещенности менее 30% ФАРп (Титлянов и др., 1988в). Приведенные выше данные показывают, что рифостроящие кораллы имеют большие возможности адаптации к количеству и качеству света, а их распределение по глубинам в большей части светового диапазона не регулируется количеством ФАР.

Л и т е р а т у р а

- Титлянов Э.А., Магомедов И.М., Колмаков П.В., Буторин П.В. 1988а. Адаптация к свету, первичная продукция и ее использование у массовых видов рифостроящих кораллов Индо-Пацифики // Биология коралловых рифов. Фотосинтез рифостроящих кораллов. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 19-45.
- Титлянов Э.А., Колмаков П.В., Ле Нгуен Хмеу и др. 1988б. Структура и продукционная функция колоний кораллов рода *Pocillopora* в пределах светового диапазона их обитания // Биология коралловых рифов. Фотосинтез рифостроящих кораллов. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 52-71.
- Титлянов Э.А., Латыпов Ю.Я., Ермак В.Д. 1988в. Влияние света на распределение склерактиний в сублиторали островов Антоий, Тхотю (Сиамский залив) и Кондао (Южно-Китайское море) // Биология коралловых рифов. Фотосинтез рифостроящих кораллов. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 5-18.
- Титлянов Э.А., Лелеткин В.А., Ермак В.Д., Воскобойников Г.М. 1990. Адаптация массовых видов рифостроящих кораллов к разной освещенности // Биол. моря. № 1. С. 30-37.
- Adey W.H., Macintyre I.G. 1973. Crustose coralline algae: a re-evaluation in the geological sciences // Geol. Soc. Amer. Bull. V. 84. P. 883-904.
- Bakus G.J. 1969. Energetics and feeding in shallow marine waters // Int. Rev. Gen. Exp. Zool. V. 4. P. 275-369.
- Banner A.H. 1974. Kaneohe Bay, Hawaii: urban pollution and a coral reef ecosystem // Proc. 2nd Int. Symp. Coral Reefs. Brisbane, Australia. V. 2. P. 685-702.
- Battley J.F., Patton J.S. 1984. A reevaluation of the role of glycerol in carbon translocation in zooxanthellae-coelenterate symbiosis // Mar. Biol. V. 79. P. 27-38.
- Birkeland C. 1977. The importance of rate of biomass accumulation in early successional stages of benthic communities to the survival of coral recruits // Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp., Miami, Florida. P. 15-21.
- Brawley S.H., Adey W.H. 1977. Territorial behavior of threespot damselfish (*Eupomacentrus planifrons*) increases reef algal biomass and productivity // Environ. Biol. Fish. V. 2. P. 45-51.
- Brock R.E. 1979. An experimental study on the effects of grazing by parrotfishes and role of refuges in benthic community structure // Mar. Biol. V. 51. P. 381-388.

- Capone D.G., Taylor D.L., Taylor B.F. 1977. Nitrogen fixation (acetylene reduction) associated with macroalgae in a coral-reef community in the Bahams // *Mar. Biol.* V. 40. P. 29-32.
- Carpenter R.C. 1985. Relationships between primary production and irradiance in coral reef algal communities // *Limnol. Oceanogr.* V. 30. P. 784-793.
- Crossland C.J., Barnes D.J. 1976. Acetylene reduction by corals // *Limnol. Oceanogr.* V. 21. P. 153-155.
- Doty M.S. 1969. The ecology of Honaunau Bay, Hawaii // *Bot. Sci. Pap. No. 14.* Honolulu, Hawaii: Univ. Hawaii. P. 1-221.
- Doty M.S. 1971. Physical factors in the production of tropical benthic marine algae // *Fertility of the sea*. V. 1. N.Y.: Gordon and Breach. P. 99-121.
- Duerden J.E. 1902. Boring algae as agents in the disintegration of corals // *Bull. Am. Mus. Natur. Hist.* V. 16. P. 323-332.
- Easton W.H., Olson E.A. 1976. Radiocarbon profile of Hanauma Reef, Oahu, Hawaii: reply // *Geol. Soc. Amer. Bull.* V. 87. P. 711-719.
- Finckh A.E. 1904. Biology of reef-forming organisms at Funafuti Atoll, Section VI // *The atoll of Funafuti: Report of the Coral Reef Committee.* Lond.: Royal Society. P. 125-150.
- Fricke H.W., Schuhmacher H. 1983. The depth limits of Red Sea stony corals: an ecophysiological problem (a deep diving survey by submersible) // *P.S.Z.N.I. Mar. Biol.* V. 4. P. 163-194.
- Fricke H., Meischner D. 1985. Depth limits of Bermudan scleractinian corals: a submersible survey // *Mar. Biol.* V. 88. P. 175-187.
- Frodj G. 1972. Compte rendu de plénee on SP 300 sur les fonds *Laminaria redriguesi* Bornet de la Pointe de Revellata (Corse) // *Bull. Inst. Oceanogr. Monaco.* V. 71. P. 1-42.
- Hallock P. 1985. Why are larger foraminifera large? // *Paleobiology.* V. 11. P.195-208.
- Hatcher B.G., Larkum A.W.D. 1983. An experimental analysis of factors controlling the standing crop of the epilithic algal community on a coral reef // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 69. P. 61-84.
- Hay M.E. 1981. Spatial patterns of grazing intensity on a Caribbean barrier reef: herbivory and algal distribution // *Aquat. Bot.* V. 11. P. 97-109.
- Hillis-Colinvaux L. 1977. *Halimeda* and *Tydemania*: distribution, diversity and productivity at Enewetak // *Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp., Miami, Florida.* P. 365-370.
- Hillis-Colinvaux L. 1980. Ecology and taxonomy of *Halimeda*: primary producer of coral reefs // *Adv. Mar. Biol.* V. 17. P. 1-327.
- Hixon M.A., Brostoff W.N. 1982. Differential fish grazing and benthic community structure on Hawaiian reefs // *Fish food habits studies: Proc. 3rd Pac. Workshop.* Seattle, Washington: Washington Sea Grant Program, Univ. Washington. P. 249-257.
- James N.P., Macintyre I.A. 1985. Carbonate depositional environments: modern and ancient. Part 1. Reefs — zonation, depositional facies, diagenesis // *Colorado School of Mines, Quarterly.* V. 80. P. 1-70.
- Johannes R.E. et al. 1972. The metabolism of some coral reef communities // *Bioscience.* V. 22. P. 541-543.
- Kanwisher J.W., Wainwright S.A. 1967. Oxygen balance in some reef corals // *Biol. Bull.* V. 133. P. 378-390.
- Kinsey D.W., Davies P.J. 1979. Effects of elevated nitrogen and phosphorus on coral reef growth // *Limnol. Oceanogr.* V. 24. P. 935-940.
- Kinsey D.W., Domm A. 1974. Effects of fertilization on a coral reef environment-primary production studies // *Proc. 2nd Int. Symp. Coral Reefs, Brisbane, Australia.* V. 1. P. 49-66.
- Kuhlmann H.H. 1982. Zusammensetzung und Ökologie von Tiefwasserkorallenassoziationen // *Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin Math-Naturwiss.* R. B. 31. S. 233-244.
- Lang J.C. 1974. Biological zonation at the base of a reef // *Amer. Sci.* V. 62. P. 272-281.
- Larkum A.W.D., Drew E.A., Crosset R.N. 1967. The vertical distribution of attached marine algae in Malta // *J. Ecol.* V. 55. P. 361-371.
- Lewis J.B. 1977. Processes of organic production on coral reef // *Biol. Rev.* V. 52. P. 305-347.
- Lighty R.G., Macintyre I.G., Neumann A.C. 1980. Demise of a Holocene barrier-reef complex Northern Bahamas // *Geol. Soc. Amer.* V. 12. P. 471.
- Littler M.M. 1971. Standing stock measurements of crustose coralline algae (Rhodophyta) and other saxicolous organisms // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V.6. P. 91-99.

- Littler M.M.** 1976. Calcification and its role among the macroalgae // *Macronesica*. V. 12. P. 27-41.
- Littler M.M., Doty M.S.** 1975. Ecological components structuring the seaward edges of tropical Pacific reefs: the distribution, communities and productivity of *Porolithon* // *J. Ecol.* V. 63. P. 117-129.
- Littler M.M., Littler D.S.** 1980. The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional form model // *Amer. Natur.* V. 116. P. 25-44.
- Littler M.M., Littler D.S., Taylor P.R.** 1983. Evolutionary strategies in a tropical barrier reef system: functional-form groups of marine macroalgae // *J. Phycol.* V. 19. P. 229-237.
- Littler M.M., Littler D.S.** 1984. Relationships between macroalgal functional form groups and substrata stability in a subtropical rocky-intertidal system // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 74. P. 13-34.
- Littler M.M., Littler D.S., Blair S.M., Norris J.N.** 1985. Deepest known plant life discovered on an uncharted seamount // *Science*. V. 227. P. 57-59.
- Littler M.M., Littler D.S., Blair S.M., Norris J.N.** 1986. Deepwater plant communities from an uncharted seamount off San Salvador Island, Bahamas: distribution, abundance, and primary productivity // *Deep-Sea Res.* V. 33. P. 882-892.
- Mague T.H., Holm-Hansen O.** 1975. Nitrogen fixation on a coral reef // *Phycologia*. V. 14. P. 87-92.
- Marsh J.A.** 1976. Energetic role of algae in reef ecosystems // *Micronesica*. V. 12. P.13-21.
- Molinier R.** 1960. Etude des biocoenoses marines du Cap Corse // *Vegetatio*, Den Haag. V. 9. P. 121-312.
- Muscantine L., Porter J.W.** 1977. Reef corals; mutualistic symbioses adapted to nutrient-poor environments // *Bioscience*. V. 27. P. 454-460.
- Muscantine L., Falkowski P.G., Dubinsky Z.** 1983. Carbon budgets in symbiotic associations // *Endocytobiology*. V. 2. Berlin: Walter de Gruyter. P. 646-658.
- Nadson G.** 1900. Die perforierenden (kalkbohrenden) Algen und ihre Bedeutung in der Natur // *Bot. scripta*. V. 18. P. 1-40.
- Norris J.N., Fenical W.** 1982. Chemical defence in tropical marine algae // *The Atlantic barrier reef ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize. 1. Structure and communities*. P. 417-431. (Smithsonian Contr. Mar. Sci.; V. 12).
- Odum H.T., Odum E.P.** 1955. Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok Atoll // *Ecol. Monogr.* V. 25. P. 291-320.
- Penrose D., Woelkerling W.J.** 1988. A taxonomic reassessment of *Hydrolithon Fosliei*, *Porolithon Fosliei* and *Pseudolithophyllum Lemoinei* emend. Adey (Corallinales, Rhodophyta) and their relationships to Spongites Kuetzing // *Phycologia*. V. 27. P. 159-176.
- Pichon M.** 1976. Comparative analysis of coral reef community structure in the vicinity of Lizard island (Australia) // *Nat. Geogr. Soc. Res. Repts. Projects*. P. 711-719.
- Porter J.W., Muscantine L., Dubinsky Z., Falkowski P.G.** 1984. Primary production and photoadaptation in light- and shade-adapted colonies of the symbiotic coral *Stylophora pistillata* // *Proc. Roy. Soc. Lond.* V. 222. P. 161-180.
- Purdy E.G., Kornicker L.S.** 1958. Algal disintegration of Bahamian limestone coasts // *J. Geol.* V. 66. P. 97-99.
- Roberts H.H., Macintyre I.G.** (Eds.) 1988. *Halimeda* // *Coral Reefs*. V. 6. P. 121-280.
- Rogers C.S., Salesky N.H.** 1981. Productivity of *Acropora palmata* (Lamarck), macroscopic algae, and algal turf from Tague Bay Reef, St.Croix, U.S. Virgin Islands // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 49. P. 179-187.
- Simkiss K.** 1964. Phosphates as crystal poisons of calcification // *Biol. Rev.* V. 39. P. 487-505.
- Smith S.V.** 1973. Carbon dioxide dynamics: a record of organic carbon production, respiration, and calcification in the Eniwetok reef flat community // *Limnol. Oceanogr.* V. 18. P. 106-120.
- Smith S.V.** 1978. Coral reef area and the contributions of reefs to processes and resources of the world's oceans // *Nature*. V. 273. P. 225-226.
- Smith S.V., Kimmerer W.J., Laws E.A., Brock R.E., Walsh T.W.** 1981. Kaneohe Bay sewage diversion experiment: perspectives on ecosystem responses to nutritional perturbation // *Pac. Sci.* V. 35. P. 279-397.

- Trench R.K. 1981. Cellular and molecular interactions in symbioses between dinoflagellates and marine invertebrates // Pure Appl. Chem. V. 53. P. 819-835.
- Vine P.J. 1974. Effects of algal grazing and aggressive behaviour of the fishes *Pomacentrus lividus* and *Acanthurus sohal* on coral reef ecology // Mar. Biol. V. 24. P. 131-136.
- Wanders J.B.W. 1976. The role of benthic algae in the shallow reef of Curacao (Netherlands Antilles). I. Primary production in the coral reef // Aquat. Bot. V. 2. P. 235-270.
- Weber-van Bosse A. 1932. Algues // Mem. Mus. roy. hist. natur. Belg. V. 6. P. 1-27.
- Weiss M.P., Goddard D.A. 1977. Man's impact on coastal reefs — an example from Venezuela // Amer. Assoc. Petrol. Geol. Stud. Geol. V. 4. P. 111-124.
- Westlake D.F. 1963. Comparison of plant productivity // Biol. Rev. V. 38. P. 385-425.
- Wiebe W.J., Johannes R.E., Webb K.L. 1975. Nitrogen fixation in a coral reef community // Science, N.Y. V. 188. P. 257-259.
- Williams S.L. 1984. Uptake of sediment ammonium and translocation in a marine green macroalga *Caulerpa cupressoides* // Limnol. Oceanogr. V. 29. P. 374-379.
- Womersley H.B.S., Bailey A. 1970. Marine algae of the Solomon Islands // Phil. Trans. Roy. Soc. Ser. V. 259. P. 257-352.

Поступила 30 VIII 1990, утверждена 27 III 1991

КНИЖНОЕ ОБОЗРЕНИЕ

Ч.-С.Ю. Корейские раковины в цвете. (Jong-Saeng Yoo. Korean shells in colour. Seoul: Il Ji Sa Publishing Co. 1976. 196 p.)

Представляемая книга опубликована сеульским издательством "Il Ji Sa" еще в 1976 г., однако это издание отсутствует в основных зоологических библиотеках страны и, по-видимому, никогда не цитировалось в отечественной малакологической литературе. Книга представляет собой атлас, сходный с широко известными японскими атласами-определителями С.Хиразе, Т.Хабе, Т.Кира, С.Косюге и др., и иллюстрирована 35 цветными и 1 черно-белой фототаблицами. Вводные главы содержат краткий очерк морфологии и классификации моллюсков, затем следуют описания 297 видов хитонов, моноплакофор, лопатоногих, брюхоногих, двустворчатых и головоногих моллюсков (на корейском языке, иногда с английскими названиями). Кроме фототаблиц имеются 33 рисунка, некоторые выполнены достаточно схематично. В атласе приведены также описания нескольких безраковинных гастропод.

В заключительной части описана история малакологических исследований Кореи, дан список основных малакологических журналов мира; латинский, английский и корейский указатели названий видов (корейский с английской транслитерацией). В книге описан новый для науки вид моллюсков — *Neptunea koreana* Yoo.

Остается надеяться, что этот атлас, который на настоящий момент дает наиболее полное представление о морских моллюсках южной Кореи, будет использоваться не только любителями, но и специалистами-малакологами для предварительного определения видов и при биогеографических построениях.

Зоомузей Дальневосточного
университета, Владивосток

К.А.Луцаенко